

v. 1930: 6349

Studien

zur

vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten

von

C. von Kupffer.

3. Heft:

Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*.



1895.

MÜNCHEN.

Verlag von J. F. Lehmann.

Vertretung für die Schweiz: E. SPEIDEL in ZÜRICH.



12129

Nachdem ich im zweiten Hefte dieser Studien die Entwicklung des peripheren Nervensystems des Kopfes von *Ammocoetes* in den Grundzügen kurz geschildert habe, sollen hier die Vorgänge eingehender dargelegt werden, als es in meinen älteren Publikationen geschehen war. Es wird sich die Beschreibung naturgemäss in drei Abschnitte gliedern. Der erste Abschnitt wird die primären Anlagen umfassen, die man als epitheliale bezeichnen kann. Es fehlen da noch, wie im Centralorgan, so auch in den peripheren Bildungen die Fasern vollständig, die Nervenanlagen bestehen aus Zellenketten. Der zweite Abschnitt wird eingeleitet durch das Erscheinen der weissen Substanz an dem Centralorgan und von Plasmasträngen an den peripheren Zellenketten, welche Stränge je länger um so deutlicher fibrillär werden. Es reicht dieser Abschnitt bis zur vollen Ausbildung aller überhaupt angelegten Ganglien am Kopfe, was bei circa 4 mm langen *Ammocoeten* der Fall ist. — An wenig älteren Stufen beginnen bereits Umgestaltungen dieses primitiven Kopfnervensystems, es fallen Teile aus, andere spalten sich von einander ab, oder vorher getrennte Stücke verbinden sich mit einander. Damit beginnt der dritte Abschnitt, der die Umwandlung des primitiven, larvalen in das bleibende Nervensystem des Kopfes umfasst. — Diese morphologisch nicht unbeträchtliche Metamorphose ist bei *Ammocoeten* von 20 mm Länge bereits vollendet. — Während derselben gehen wichtige histologische Veränderungen an den Ganglien sowohl, wie an den Nerven vor sich. Vorher fehlten den Ganglienzellen noch die sie umschliessenden Kapseln und den Nervenfasern die definitiven Scheiden. Diese Bildungen beginnen bei *Ammocoeten* von 8—10 mm Länge und sind bei 20 mm langen fast allgemein vorhanden. In meiner Absicht liegt es aber nicht, in diesem Hefte die Histogenese eingehender zu behandeln.

Erster Abschnitt.

Die primären Anlagen der Kopfnerven.

Es ist nicht zu vermeiden, dass, um des Zusammenhanges willen, Wiederholungen bereits früher gegebener Schilderungen vorkommen. So habe ich nochmals darauf hinzuweisen, dass die Bildung des massiven Cerebrospinal-Stranges bei Ammocoetes im Kopf- und Rumpfteil nicht übereinstimmend verläuft. Am Kopfteil erfolgt die Einsenkung des Exoderms unter Bildung mächtiger

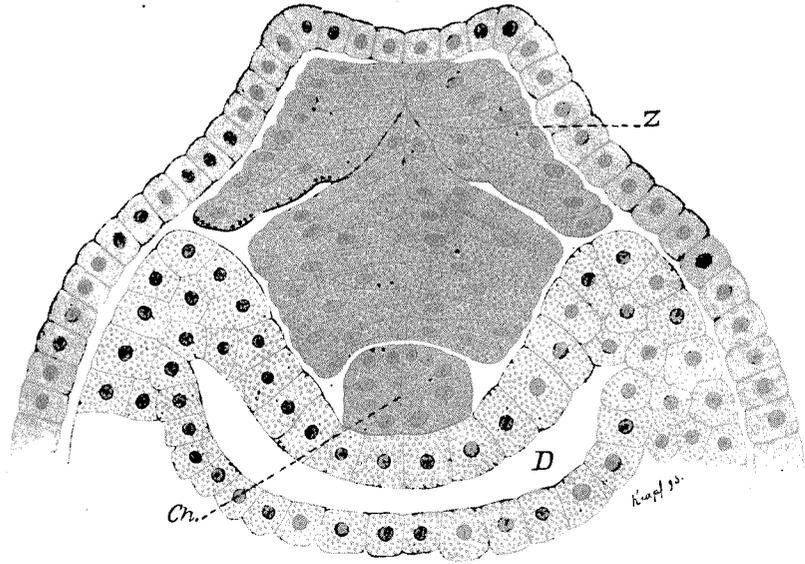


Fig. 1. Querschnitt durch den Kopftheil am 4. Tage der Entwicklung. 200/1. z = Zwischenstrang, Ch = Chorda, D = Urdarm.

Zwischenstränge (His), die im Rumpfteil ausfallen. Es erscheint an Eiern, bei welchen der Kopf noch nicht frei vorzuwachsen begonnen

hat, der Querschnitt des Neuralstranges im Rumpfteil tonnenförmig, vorn aber dreifach gegliedert, indem hier die zuletzt eingesenkten Regionen des Exoderms als mächtige Zwischenstränge sich paarig von einem darunter gelegenen Mittelstrange abheben. Die Umrisse dieser Teile ändern sich natürlich stetig, und so weicht die Zeichnung, die ich hier in Fig. 1 gebe, von älteren Abbildungen etwas ab (1. Taf. 28, Fig. 23—25), die Zwischenstränge können zeitweilig viel schärfer von dem Mittelstrange sich abheben, als es hier erscheint.

Diese Lage der Zwischenstränge ist keine bleibende, die Situation ändert sich mit dem Fortgange des Processes und dem gleichzeitig stattfindenden Längenwachstum. Wenn die Abgliederung des Neuralstranges vom Exoderm sich vollzieht, die vorher in ganzer Ausdehnung vorhandene Rückenrinne verstreicht und der Kopfteil wie ein Helmkamm über die sphärische Oberfläche des Eies hervorzuwachsen beginnt, rücken die Zwischenstränge über dem Mittelstrange zu einer starken unpaarigen Platte zusammen. Dabei hat durch stetige Teilung eine beträchtliche Verkleinerung und Vermehrung der vorher grossen und besonders lang gestreckten Zellen stattgefunden, ohne dass die Kerne sich entsprechend verkleinerten.

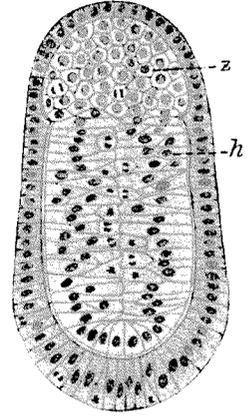


Fig. 2. Querschnitt nahe dem vorderen Kopfpol. 5 Tag. 200/1. h = Hirn, z = unpaariger Zwischenstrang.

Ein Querschnitt durch den prominierenden Kopfteil eines Embryo, an dessen Stirnpol aber der Zusammenhang mit einer verdickten Platte des Exoderms noch besteht, zeigt ein von dem früheren ganz abweichendes Bild, welches in Fig. 2 wiedergegeben ist. Von dieser Entwicklungsstufe habe ich in Heft 2 Fig. 1 den Medianschnitt durch den Kopf abgebildet. Wie man in Fig. 2 sieht, erscheint das hohe schmale Hirn jetzt aus zwei Portionen zusammengesetzt. Der ventrale Teil des Stranges zeigt symmetrische Anordnung, die langen Cylinderzellen sind annähernd gleichmässig zur Medianebene gelagert, die ruhenden Kerne ziemlich in der Mitte der Zellen, die Mitosen finden sich an den inneren Enden. Der dorsale Teil erscheint ganz abweichend davon, setzt sich aus gedrängt an einander liegenden, polyedriscen Zellen zusammen, wie ein Ganglion auf früher Ent-

wicklungsstufe, und lässt eine symmetrische Ordnung zur Medianebene nicht erkennen. Auch hier finden sich zahlreiche Mitosen. Diesen dorsalen, aus den paarigen Zwischensträngen entstehenden Teil des erst noch massiven Hirnes habe ich früher als dorsale Hirnplatte bezeichnet. Es scheint mir jetzt passender, die von His eingeführte Bezeichnung Zwischenstrang beizubehalten und, zur Unterscheidung von früheren Stadien, jetzt vom unpaarigen Zwischenstrange zu sprechen. — Derselbe erstreckt sich bei Ammocoetes über die ganze Hirnregion und entwickelt die dorsalen Neuralleisten zu dem Zeitpunkte, wo in der ventralen Region des Hirnes durch Auseinanderweichen beider Seiten eine spaltförmige Lichtung eben erscheint. — Es besteht nun ein gewisser Unterschied in der Bildungsweise der Leisten am Kopf- und Rumpfteile. Am Rumpfe entstehen die Leisten später und erscheinen als Auswüchse eines bereits hohlen Rohres, dessen Lichtung mehr oder weniger deutlich sich in die Leisten hinein erstreckt. Am Hirne wächst der massive Zwischenstrang beiderseits in Leisten aus, ehe die eben erscheinende spaltförmige Lichtung sich bis dahin ausgedehnt hat. Die Leisten erscheinen daher zunächst nur als unregelmässige Zellenplatten, aber darnach zeigt sich doch an denselben eine Ordnung in zwei durch einen Spalt getrennte Lager. — Da der Zwischenstrang bis hart an die Stelle heranreicht, wo die Ablösung des Hirnes von der Epidermis d. h. von der medianen Riechplakode erfolgt, also bis hart an die dem Neuroporus entsprechende Stelle, so entstehen auch dorsale Neuralleisten im Bereiche des Vorderhirnes und von diesen soll zunächst gehandelt werden.

I. Nervenanlagen vor dem Trigeminus.

Dieser vorderste Teil der dorsalen Neuralleiste wächst am 6^{ten} Tage aus dem Zwischenstrange hervor. Sehr bald darnach, jedenfalls nur in einem Abstände von wenigen Stunden, erweitert sich die spaltförmige Hirnlichtung ventral zu einer rundlichen Blase, dem Recessus opticus und man sieht dem entsprechend an der Aussen-seite des Hirnes jederseits eine vorspringende Kante erscheinen, als erste Spur der aus dem Recessus hervorwachsenden Augenblasen. Damit ist eine Orientirung über die Regionen der Leiste gegeben, denn eine Abgrenzung von Vorder-, Mittel- und Nachhirn besteht

noch nicht. Jedenfalls reicht diese Leiste kontinuierlich über die Augenblase nach hinten hinaus und lässt sich nicht scharf von der Trigeminusleiste sondern.

Eine dem Vorderhirn zukommende dorsale Leiste ist auch bei Acanthias von Miss Platt nachgewiesen worden (8 S. 259 ff.). Aus derselben sollen hervorgehen: 1. Der primitive Olfactorius; 2. ein gegen die Augenblase ziehender Strang, den Miss Platt als Nervus thalamicus bezeichnet; 3. das Ganglion ciliare, mit welchem der N. thalamicus sich verbindet. Dem Olfactorius und Thalamicus entsprechend gliedert sich die Leiste in zwei mit dem Hirn zusammenhängende Wurzelpartien, die aber distal verschmolzen seien; 4. eine Zellenkette, die aus dieser verschmolzenen Partie zu der Wand der bei Acanthias vorhandenen, vor der Praemandibularhöhle gelegenen vordersten Kopfhöhle (anterior head cavity) verlaufe.

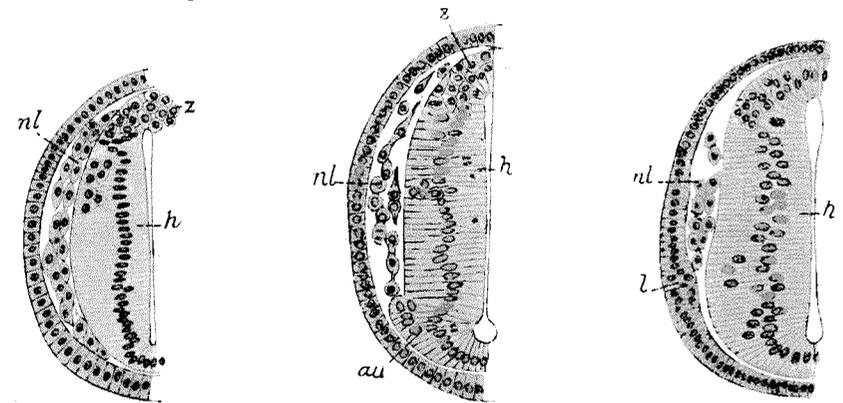


Fig. 3. Querschnitte durch den Kopf eines Embryo vom 6. Tage. 200/1. *h* = Vorderhirn, *nl* = Neuralleiste, *z* = unpaariger Zwischenstrang, *au* = in Bildung begriffene Augenblase, *l* = Plakode hart hinter der Augenblase, Linsenplakode.

In allen Einzelheiten decken sich meine Beobachtungen mit diesen Angaben nicht, was schon deshalb nicht zu erwarten war, weil bei Ammocoetes sowohl jene vorderste Kopfhöhle, wie auch das Ciliarganglion ausfällt, aber in der Hauptsache befinde ich mich mit Miss Platt in Übereinstimmung, so darin, dass an der in Rede stehenden Leiste zwei Hauptzüge zu unterscheiden sind, ein vorderer gegen die Riechregion verlaufender und ein hinterer, der auf die Augenblase trifft und noch darüber hinten hinausreicht. Ich bilde hier drei Querschnitte aus einer Schnittserie ab, die vom Kopfe eines

Embryo des 6^{ten} Tages stammt. Diese drei Schnitte bezeichnen die Punkte, wo die Leiste die grösste Ausdehnung in ventraler Richtung besitzt. In Fig. 3 erreicht sie ventral die noch nicht abgegrenzte, unpaarige Riechplakode, in Fig. 4 den Vorsprung der Augenblase und in Fig. 5, hinter der Augenblase, eine eben sich bemerklich machende Plakode der Epidermis.

Die Abbildungen lassen auch wahrnehmen, wie, nach dem Hervorwachsen der Leiste aus dem Zwischenstrange und ihrer Ausdehnung über die Seitenfläche des Vorderhirns, die nachbleibenden Zellen des Zwischenstranges sich in die epitheliale Ordnung der Hirnwand einzugliedern beginnen.

Was den vordersten aus dieser Leiste hervorgehenden Zug betrifft, so ist die Bestimmung desselben erst zu erkennen, wenn

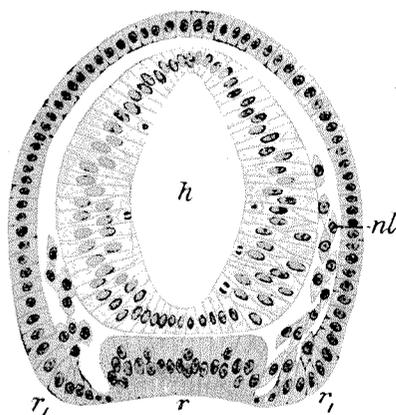


Fig. 6.

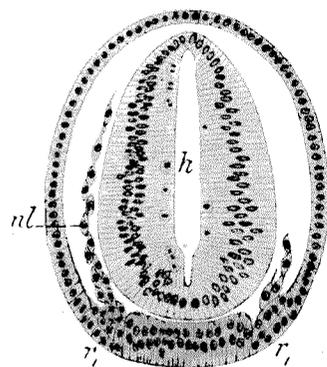


Fig. 7.

Querschnitte durch Vorderhirn und Riechplakoden. Fig. 6 von einem Embryo des 6. Tages, Fig. 7 von einem um mehrere Stunden ältern. *h* = Vorderhirn, *nl* = Neuralleiste, *r* = unpaarige Riechplakode, *r*₁ = paarige Riechplakoden. ^{20/1}.

die unpaarige Riechplakode sich scharf von der Umgebung abgrenzt. Das erfolgt gegen Ende des 6^{ten} Tages. Die Zellen der Plakode verlängern sich zu schlanken Cylindern und diese dicke Platte setzt sich durch das Auftreten einer tiefen Grenzfurche von der Nachbarschaft ab. Darnach tritt symmetrisch, lateral von der Grenzfurche, auch eine Verdickung der Epidermis auf, es erscheinen die von mir bereits in einer früheren Publikation erwähnten paarigen Riechplakoden (5 S. 60). Sobald diese Situation vorliegt, zeigt es sich, dass der aus der dorsalen Leiste hervorgewachsene und gegen diese Region

gerichtete Zellenzug sich in die Grenzfurche zwischen den unpaarigen und den paarigen Riechplakoden einsenkt und sich mit letzteren verbindet, indem sich centrogene Zellen, die aus der Leiste stammen, zwischen die peripheren Zellen der Plakode einkeilen, während andere die Grenzfurche ausfüllen. Die unpaarige Riechplakode bleibt bei diesem Vorgange ganz unbeteiligt. Nie habe ich Bilder getroffen, die ein Eindringen solcher centrogener Zellen zwischen die wohl charakterisierten schlanken Cylinder der mittleren Platte gezeigt hätten.

Unterdessen haben sich die Verhältnisse an der Leiste verändert. Die Zellen sind kleiner geworden, verlieren den Zusammenhang mit dem Hirn und unter sich und die vorher ziemlich regelmässige Ordnung in zwei Lagen schwindet. Es werden nun durchaus nicht alle Zellen dieses gegen die Riechregion gerichteten Zuges in der geschilderten Weise verwendet, ein Teil, vielleicht der grössere, geht nicht in die Bildung des Riechorgans ein, sondern verbleibt in dem Raume zwischen Seitenwand des Hirnes und Epidermis in Form zerstreuter, spindelförmiger und sternförmiger Elemente.

Dieser Vorgang der Vereinigung centrogener, aus der dorsalen Neuralleiste stammenden Zellen mit einer peripheren Plakode ist an sich nicht auffallend, das gleiche beobachtet man an sämtlichen dorsalen Kopfnerven. Was aber hier als das Besondere sich darbietet, ist das Verbleiben der Plakode im Verbands der Epidermis, das Unterbleiben der Bildung eines Ganglion, das sich teils aus den centrogenen Zellen, teils aus der sich ablösenden Plakode zusammensetzt. Ein solches entsteht an dieser Stelle nicht. — Mit diesen meinen Beobachtungen harmoniert die Schilderung, die Miss Platt von dem gleichen Vorgange bei *Acanthias* bietet. Sie giebt an, der ursprüngliche Olfactorius entspringe als breite Masse von Zellen und verschmelze mit dem verdickten Exoderm, welches jederseits vom Neuroporus die Anlage des Riechepithels darstelle. Später gehe die Verbindung mit dem Hirn verloren und eine neue Verbindung zwischen dem Hirn und den vereinigten Exoderm- und Ganglienzellen (soll heissen Zellen der Neuralleiste) stelle sich her.

Indem die Grenzfurche zwischen den unpaarigen und den paarigen Riechplakoden von *Ammocoetes* durch die centrogenen Zellen der hinabgewachsenen Neuralleiste ausgefüllt wird, ändert sich das Bild, die ursprünglich dreifache Anlage erscheint mehr einheitlich.

Indessen auch dann, wenn die Einstülpung der Platte zum Riech-sacke beginnt, während das Hirn nach vorn zu schnabelförmig sich gestaltet, lässt sich an der konvexen, dem Hirn zugekehrten Fläche des Riech-sackes die Dreigliederung des Organs noch erkennen, obgleich die trennende Furche ganz verschwunden ist. Ich verweise dazu auf Fig. 8.

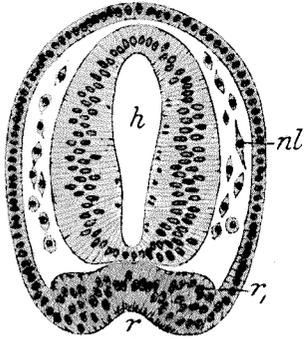


Fig. 8.

Querschnitt durch Vorderhirn und Riechorgan eines Ammocoetes. 200/1. Embryo vom 8. Tage, kurz vor dem Ausschlüpfen. r = unpaarige, r1 = paarige Riechplakode, h = Vorderhirn, nl = Zellen der Neuralleiste.

Ein ganz gleicher Vorgang der Einschaltung centrogner Zellen zwischen die Zellen einer Plakode, ohne dass sich an der betreffenden Stelle ein bleibendes Ganglion ablöste, zeigt sich auch an der Labyrinthblase, aber da an einer eng begrenzten Stelle.

Der dem N. thalamicus von Miss Platt entsprechende Zug von

Zellen teilt sich beim Hervorwachsen der Augenblase in drei Arme. Der eine bleibt in Berührung mit dem Scheitel der Augenblase, der andere lagert sich zwischen Augenblase und Hirn und der dritte reicht über die Augenblase hinaus und tangiert die bereits erwähnte, hart dahinter aufgetretene Plakode, aus welcher, wie der Verlauf ergibt, die Linse entsteht. Hier tritt nun aber durchaus keine innigere Vereinigung der sich berührenden Teile ein und von diesem Komplex erhält sich nur der Zug, der sich mit der Augenblase berührt. Nach der Ablösung vom Hirn findet derselbe Anschluss an das Hauptganglion des ersten Trigemini und erscheint später als der ventrale, an das Auge herantretende Zweig des N. ophthalmicus, den ich als N. ciliaris bezeichne. Die übrigen Zellen dieses Auswuchses der dorsalen Neuralleiste

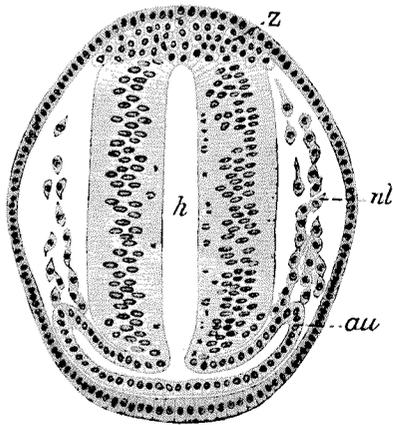


Fig. 9.

Augenblase als schmaler Schlauch hervorragend, in Berührung mit einem Zuge von Zellen aus der dorsalen Neuralleiste. 200/1. Embryo vom Anfang des 7. Tages. h = Vorderhirn, r = unpaarige Zwischenstrang, nl = Neuralleiste, au = Augenblase

verschwinden nicht etwa, sondern verharren, von einander gelöst in loco und liefern — Mesenchym.

2. Der Komplex des Trigemini.

Hinter der Augenblase erscheinen am 6^{ten} Tage die Anlagen, die zum Komplex des Trigemini gehören, eine zuerst noch zusammenhängende dorsale Neuralleiste und zwei scharf gesonderte Plakoden der Epidermis. Es treten in einer Linie, die ein wenig dorsal von der halben Höhe des Hirnes verläuft, hinter einander und auch der Zeit nach auf einander folgend, Wulstungen der Epidermis an zwei Stellen auf. Die Wulstung wird eingeleitet durch

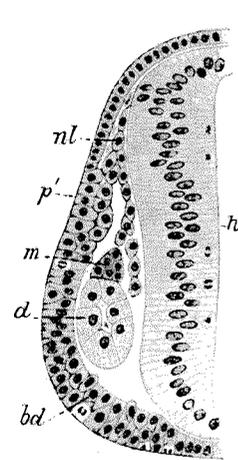


Fig. 10.

Querschnitt durch Kopf und die Plakode des ersten Trigemini. 200/1.

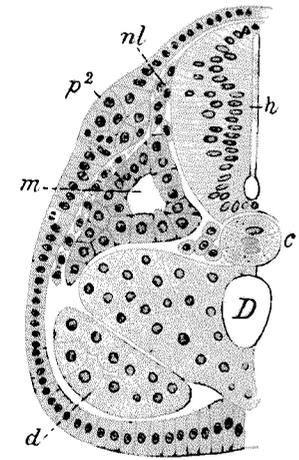


Fig. 11.

Querschnitt durch die Plakode des zweiten Trigemini. 200/1.

Beide Schnitte aus einem Embryo des 6. Tages. h = Hirn, nl = Neuralleiste, m = Mesoderm, d = praeoraler Darm, p¹ = Plakode des ersten, p² = Plakode des zweiten Hauptganglion vom Trigemini, bd = beginnende Bildung der Branchiodermis, D = postoraler Darm, c = Chorda.

Verlängerung der zylindrischen Epidermiszellen, dann folgt Längsteilung derselben und bei dem hierdurch gesteigerten Seitendrucke tritt Ausschaltung eines Teiles der Zellen aus der einfachen Schicht der Epidermis nach innen zu auf, die Wulstung wird zwei- und mehrschichtig, indem nun in diesem Zellenklumpen Teilungen in verschiedenen Richtungen erscheinen. So wächst die Plakode zu einem stark nach innen vorspringenden Epidermishöcker an und

der Gipfel dieses Vorsprunges wendet sich dorsalwärts. Regelmässig ist dabei Folgendes noch zu beobachten: die dorsal von der Plakode gelegene Region der Epidermis verdünnt sich allmählig gegen die Wulstung hin, als wenn durch die Wucherung ein Zug auf diesen Teil ausgeübt würde. Dann tritt geradezu Continuitätstrennung auf, ein enger Spalt erscheint zwischen den äussersten, zugeschärften, dorsal an die Plakode anstossenden Zellen der Epidermis und den in Wucherung begriffenen. Die ventral auf die Plakode folgende Region der Epidermis verhält sich entgegengesetzt, es erfolgt Verdickung durch Verlängerung der Zellen und es beginnt auch hier Ausschaltung einzelner Zellen nach innen.

Die dorsale Leiste erscheint schwach, die Zellen rücken nicht als geschlossene Masse aus dem Zwischenstrange am Hirn hervor, sondern sehr vereinzelt, dabei aber unter einander in Berührung bleibend. Sie stauen sich an der Plakode zum medialen Anteil des Ganglion an, andere nehmen die Richtung einmal zur dorsalen Kante des Mesoderms, dann, weiter, zwischen Hirn und Mesoderm ventralwärts, d. h. es treten die für die Entwicklung der Kopfnerven typischen Richtungen der Zellenketten schon während der Bildung der Hauptganglien deutlich hervor.

In der nächsten Zeit wachsen diese Anlagen rasch; beide Anteile der entstehenden Ganglien, der laterale, aus der Plakode stammende und der mediale, aus der dorsalen Neuralleiste hervorgehende nehmen an Umfang zu, die Plakode wächst der Leiste entgegen. Dabei lässt sich aber feststellen, dass an der Berührungsfläche beider Teile die Grenze erhalten bleibt, die Zellen von zweierlei Provenienz schieben sich nicht durcheinander, wenn auch der ganze Komplex äusserlich eine einheitliche Abgrenzung erlangt.

Von der Bildungsstätte der Plakoden beider Trigemini nimmt ein anderer Vorgang seinen Anfang, der sich über die ventrale Seite in der ganzen Ausdehnung der Kiemenregion allmählig erstreckt, nämlich die Ausschaltung exodermaler Zellen in den Spaltraum zwischen Epidermis und ventralem Mesoderm hinein. Fig. 10 zeigt die Einleitung zu diesem Prozess. Die Epidermis ist verdickt, zeigt zahlreiche Mitosen und einzelne nach innen vorragende Zellen. Diese werden ausgeschaltet in rasch steigender Zahl. Es haben diese Zellen keine einheitliche Bestimmung. Zunächst ordnen sie sich zu den Zellenketten, die den Verlauf der demnächst entstehenden

branchialen Nerven markieren, aber es bleibt nicht bei diesen Ketten; die ausgeschalteten Zellen teilen sich, andere rücken nach und es entsteht so allmählich eine kontinuierliche subepidermale Lage regelmässig geordneter Zylinderzellen, die an der Seitenlinie, übereinander geschichtet, eine einwärts vorspringende Kante bilden, im Uebrigen aber in einfacher Schichtung neben einander stehen, ohne in geschlossenem Verband zu treten. Ich habe diese epithelartige Schicht mehrmals, auch im zweiten Hefte dieser Studien, Taf. VI—VIII abgebildet und früher als Neurodermis bezeichnet. In Rücksicht auf ihre Ausdehnung über die ganze Branchialregion, vom

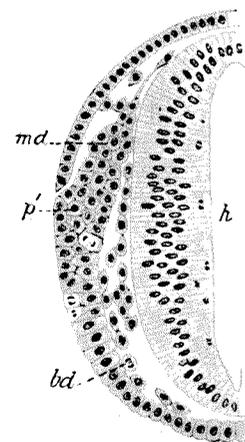


Fig. 12.
Querschnitt durch Hirn und in Bildung begriffenes Hauptganglion des ersten Trigemini. 200/1.

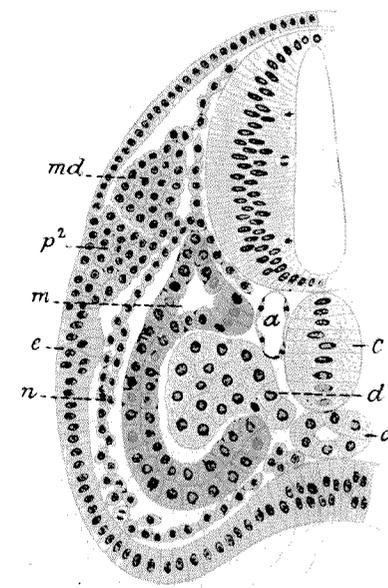


Fig. 13.
Querschnitt durch Hirn und Hauptganglion des zweiten Trigemini. 200/1.

Beide Schnitte von einem Embryo des 7. Tages. *h* = Hirn, *p¹* = Plakode des ersten, *p²* = Plakode des zweiten Hauptganglion vom Trigemini, *md* = medialer resp. centrogener Anteil beider Ganglien, *n* = Zellenkette als Anlage eines Nerven, *m* = Mesoderm, *c* = Chorda, *d* = praeoraler Darm, *e* = Plakode eines epibranchialen Ganglion, *a* = Aortenwurzel, *bd* = Branchiodermis.

Trigemini bis hinter die letzte Kiementasche und in fernerer Berücksichtigung ihrer Beteiligung an der Bildung anderer Organe des Kiemenapparates ziehe ich jetzt die Bezeichnung Branchiodermis vor. — Es lässt sich, wie selbstverständlich, nicht mit Bestimmtheit

ausschliessen, dass sich mit der Zeit mesodermale Zellen in diese Schicht einfügen, aber wer das Auftreten der Schicht im Anschlusse an die Plakoden und von der Seitenlinie aus verfolgt, wird keine irgend sicheren Anhaltspunkte dafür finden, dass andere als exodermale Elemente hieran sich beteiligen. Die lebhafteste Proliferation in der Epidermis und die Ausschaltung von Zellen aus derselben ist gar nicht zu übersehen.

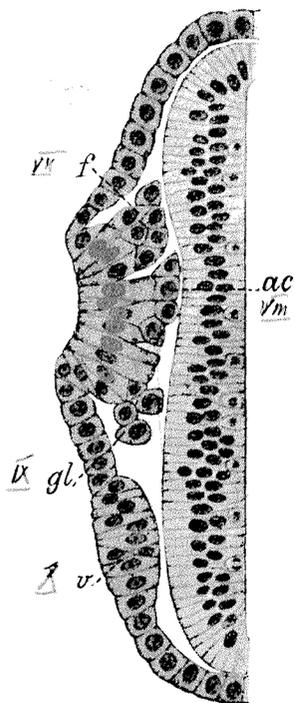


Fig. 14.

Horizontalschnitt durch das Hirn und die einheitliche Plakode der Labyrinthblase, des Facialis, Acusticus u. Glossopharyngeus. 400/1. Embryo vom 6. Tage. *f*, *ac*, *gl* bezeichnen je die lateralen Anteile der Ganglien des Facialis, Acusticus und Glossopharyngeus, *v* = Vagusplakode.

anderer für die Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Ammonoetes bedeutungsvoller Vorgang, die totale Unterbrechung des dor-

3. Der Complex des Acustico-Facialis und Glossopharyngeus.

Während an der Trigemini-Gruppe die beiden Plakoden, die in die Bildung der Hauptganglien eingehen, deutlich gesondert sind, erscheinen die Plakoden der Acustico-Facialis-Gruppe mehr zusammenhängend; es fällt schwer, die den definitiven Bildungen entsprechenden Anteile zu unterscheiden, besonders an Querschnittserien; besseren Aufschluss geben horizontale Schnitte. Als Erstes trifft man eine dicke Epidermisplatte mit langgestreckten Zellen. Die Platte senkt sich schüsselförmig ein und dann gliedern sich von der convexen Innenfläche derselben drei Gruppen von Zellen ab, eine vordere dem Facialisganglion, eine mittlere dem Acusticusganglion zukommende und eine hintere Portion, die in das Hauptganglion des Glossopharyngeus eingeht.

Es treten aus der Leiste Zellenketten an die drei Gruppen von Zellen heran und ziehen, zwischen Plakode und Hirn hinstreichend, weiter ventralwärts. — Hat die Plakode dieses Complexes die Ausbildung erreicht, die in Fig. 14 sich zeigt, so vollzieht sich ein

salen Mesoderms. — Die mechanische Ursache liegt in dem Wachstum der Labyrinthgrube, die mit ihrem Boden medialwärts vordringt und, was im Wege liegt, verdrängt, nämlich das bisher kontinuierliche Mesoderm. Der Vorgang leitet sich mit dem ersten Auftreten der Plakode am 6^{ten} Tage ein und vollendet sich noch im Laufe dieses Tages.

Die nächste Folge dieser Durchtrennung ist der Zerfall des protischen dorsalen Mesoderms in sich isolierende rundliche Zellen, ein Process, der an der Trennungsstelle beginnt und nach vorn fort-

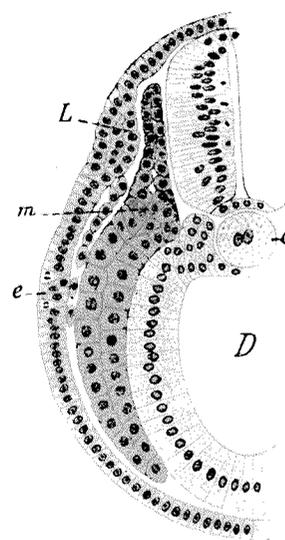


Fig. 15.

Querschnitt durch den Kopf eines Embryo vom 6. Tage. Plakode der Labyrinthgrube gegen das dorsale Mesoderm vordringend. 200/1. *L* = Labyrinthplakode, *c* = Chorda, *D* = Darm, *m* = Mesoderm, *e* = beginnende Bildung der epibranchialen Plakode.

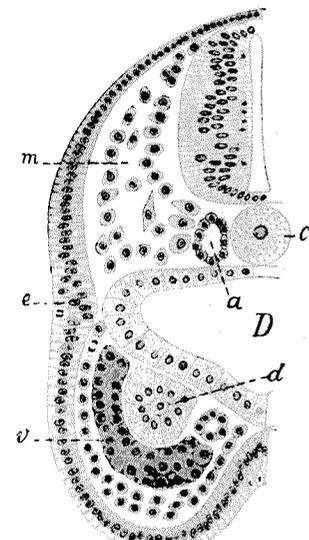


Fig. 16.

Querschnitt hart vor dem Facialis. Ende des 6. Tages. 200/1. *m* = zerfallendes dorsales Mesoderm, *c* = Chorda, *a* = Aorta, *D* = Darm, *d* = praeoraler Darm, *e* = epibranchiale Plakode, *v* = Visceralbogen.

schreitet. Trifft man gegen Ende des 6^{ten} Tages hart vor der Anlage des Facialis diese Auflösung bereits im Gange, wie Fig. 16 zeigt, so sieht man das Mesoderm im Bereiche des Trigemini noch im regulären epithelialen Aufbau (Fig. 13), es läuft mit verjüngtem Ende hinter dem Auge, in der Höhe des ersten Trigemini-ganglion aus.

Die Auflockerung und der Zerfall des Mesoderms leitet sich ein, bevor die Segmentierung in der Regio prootica scharf zum Ausdruck gelangt ist. Es zeigten sich zwar Einkerbungen, die auf eine beginnende Sonderung in 3—4 Segmente schliessen liessen, aber eine sichere Bestimmung der Zahl ist mir nicht möglich gewesen, wie ich auch nicht anzugeben vermag, ob die Unterbrechung einem Intermetamer entspricht. Aber es lässt sich weiterhin feststellen, dass das erste metaotische Myotom hinter der Trennungsfäche an seiner vorderen Fläche eine Muskelknospe entwickelt, die weiter vorwächst und mit konisch zugespitztem Ende medial von der Labyrinthblase, hart hinter dem Facialisganglion ausläuft, während sekundär der äussere Seitenmuskel des Vorderkopfes, aus einem hinteren, dem zweiten metaotischen Segmente hervorsprossend, an der Aussen-seite der Labyrinthblase vorwächst.

Das zerfallende dorsale Mesoderm vor der Labyrinthblase liefert das Mesenchym dieser Region.

In der ersten Hälfte des 7^{ten} Tages löst sich die Labyrinthplakode von der Epidermis und zwar erfolgt die Lösung zuerst am dorsalen Rande der Grube. Die Plakode erscheint nun als Blase. Dann zeigt sich eine rasch vorübergehende Phase, die ich bereits beschrieben und durch eine Zeichnung veranschaulicht habe (1 S. 523 Taf. 30, Fig. 54). Es tritt an der dorsalen Wand ein Spalt auf, die Wandzellen weichen mit ihren Basen an beschränkter Stelle auseinander, die freien gegen die Höhle sehenden Enden derselben Zellen bleiben aber in Berührung. Der Spaltungsprozess durchbricht also nicht vollständig die Wand, sondern schafft nur eine Lücke und in diese dringt ein Auswuchs der dorsalen Neuralleiste hinein, deren Zellen die Lücke ausfüllen und so die Wand der Blase wieder ergänzen. (Fig. 17.) Es schalten sich also centrogene Zellen in die Wand der aus einer peripheren Plakode entstandenen Labyrinthblase ein. Diese Erscheinung, so lange sie für mich vereinzelt dastand, erschien sehr auffällig. Seitdem habe ich an einem anderen Sinnesorgan denselben Vorgang entdeckt, ich meine die oben beschriebene Ausfüllung der Rinne zwischen den unpaarigen und den paarigen Riechplakoden durch centrogene Zellen. Die dorsale Wand der Labyrinthblase verhält sich also analog dem Riechorgan und auch darin stimmen beide Teile überein, dass an den betreffenden Stellen kein besonderes Ganglion gebildet wird.

Statt dessen erscheint an dieser Stelle der Ductus endolymphaticus. Nachdem die Lücke ausgefüllt ist, erhebt sich die Stelle zu einer leicht vorspringenden Kuppe, die keinen Zusammenhang mehr mit der Neuralleiste zeigt. (Fig. 18.) Die Kuppe streckt sich und wächst als hohler Ductus labyrinthi dorsalwärts.

Von allen Epibranchialganglien gliedert sich das dem Glosso-pharyngeus zugehörige am frühesten von seiner Plakode ab und erscheint auch als das mächtigste. Man sieht schon am Anfange des 7^{ten} Tages sich Zellen dieses Ganglion aus der starken Leiste der

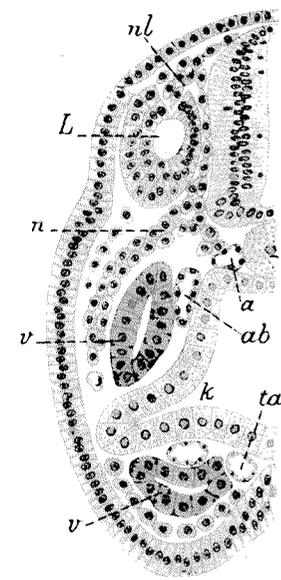


Fig. 17.

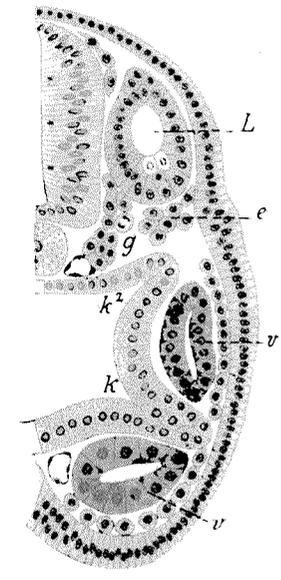


Fig. 18.

Zwei aufeinander folgende Stadien in der Entwicklung der Labyrinthblase, am 7. Tage. ^{200x}h. L = Labyrinthblase, nl = Neuralleiste, n = Anlage des N. branchialis vom Facialis, a = Aorta, ab = Aortenbogen, ta = Truncus arteriosus, c = Chorda, v = Visceralbogen, e = Epibranchiales Ganglion, g = Ganglion des spinalen Systems, k = erste, k² = zweite Kiementasche.

Epidermis ausschalten. Es stellt sich dann auch die Verbindung zwischen dem Hauptganglion und dem epibranchialen durch Zellenreihen her. Aber zugleich erhält das Epibranchialganglion eine direkte Wurzel, indem aus der dorsalen Neuralleiste eine Zellenkette hervorgeht, die die Labyrinthblase aussen umgreift und an den epibranchialen Zellenhaufen herantritt. Diese lateral von der Labyrinthblase hinziehende Kette von Zellen habe ich früher als die Anlage des Nervus recurrens vom Facialis gedeutet, welcher Nerv ja

später zwischen Integument und knorpeliger Labyrinthkapsel verläuft. An dieser Deutung halte ich nicht mehr fest. Der Recurrens aus dem Facialis tritt relativ spät auf. Die hier erwähnte Wurzel hat eine andere Bestimmung, ihr peripherer Teil persistiert als ein Zweig des Glossopharyngeus, der mit dem Hypoglossus anastomosiert. Es tritt übrigens auch an einer anderen Stelle eine direkte Wurzel eines epibranchialen Ganglion auf, wovon weiter unten die Rede sein wird.

4. Der Complex des Vagus.

Die Anlagen des Vagus erscheinen bei Ammocoetes isoliert, ohne Zusammenhang mit dem Glossopharyngeus. Zwischen der dorsalen Leiste der um die Labyrinthblase gruppierten Nerven und der Leiste des Vagus besteht eine Lücke, während vom Vagus an caudalwärts die Leiste in voller Continuität verläuft. Die Plakode des Vagus erscheint später, als die bisher besprochenen; erst am 7^{ten} Tage, nachdem das dorsale Mesoderm bereits durchtrennt ist, gewahrt man die Verdickung an der Epidermis und zwar an der dorsalen Kante des zweiten, intakt gebliebenen metaotischen Segmentes. Zeitweilig hat diese Plakode Ähnlichkeit mit der des Labyrinthes, indem auch eine schüsselförmige Einsenkung sich zeigt, aber diese verstreicht wieder. Das Verhalten der dorsalen Neuralleiste ist das typische, sie wächst bis an die Plakode und an die dorsale Kante des Mesoderms heran und entsendet einen, hier besonders deutlich zu verfolgenden spinalen Zug von Zellen, der bis an die Aorta sich erstreckt. (Fig. 20.)

So sind am 7^{ten} Tage — bei 8 Tage während der Entwicklung der Ammocoeten innerhalb der Eihaut — die Elemente, aus denen sich die dorsalen Kopfnerven mit ihren Ganglien hervorbilden, vollständig gegeben. Die dorsale Neuralleiste und die Epidermis, Centrum und Peripherie wirken dabei in wechselseitiger Bestimmung zusammen, die Plakoden bedingen die Richtung der Auswüchse aus der Leiste und wachsen ihrerseits diesen Auswüchsen entgegen. Alle Anlagen sind Complexe von Zellen, teils massive Klumpen, teils Zellenketten, nirgends sieht man distal Fibrillen sich vorstrecken, Zellen sind die Endglieder. — Von ventralen Auswüchsen aus dem Hirne ist bisher nur die Augenblase sicher nachzuweisen. — Im Verlauf des letzten Tages vor dem Ausschlüpfen, des 8^{ten} Tages nach der Befruchtung,

geht diese Phase in die folgende über. Am Hirne erfolgt die Differenzierung in das innere Stratum epitheliale und in die äussere Anlage der grauen Substanz, resp. in die Innenplatte und die Mantelschicht nach His. Mittel- und Nachhirn gehen hierin dem Vorderhirne voraus, es erscheinen ausserhalb des Stratum epitheliale jederseits zwei Portionen rundlicher Zellen, eine dorsale, eine ventrale, entsprechend den grauen Vorder- und Hintersäulen des Rückenmarkes. — Gleichfalls noch vor dem Ausschlüpfen tritt am Hirne als dünner seitlicher Belag die weisse Substanz auf. — Die Plakoden

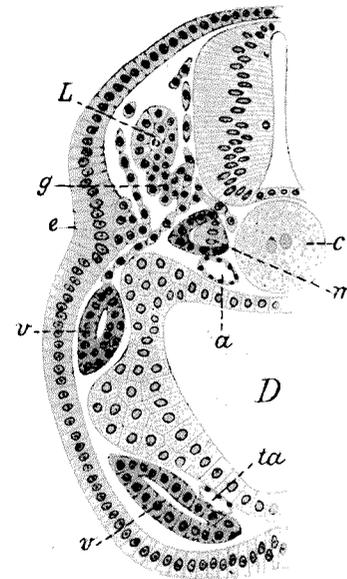


Fig. 19.
Querschnitt durch die Region des Glossopharyngeus. 7. Tag. 20^h/1. e = Epibranchiale Plakode, von welcher sich medial das Ganglion abgliedert. An dasselbe tritt die direkte Wurzel heran, lateral von der Labyrinthblase L, die hier im Anschnitt vorliegt; m = Myotom, g = Gl. Glossopharyngei, v = Visceralbogen, D = Darm, a = Aorta, ta = Truncus arteriosus, c = Chorda.

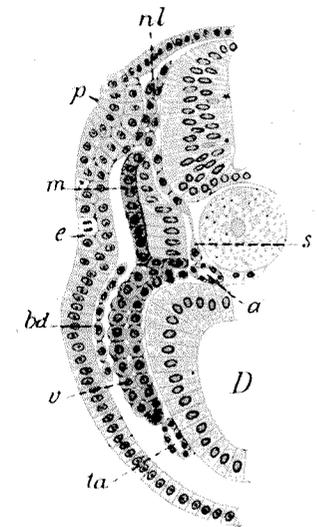


Fig. 20.
Querschnitt durch die Region des Vagus. 20^h/1. 7. Tag. nl = Neuralleiste, p = Plakode des Vagusganglion, e = Epibranchiale Plakode, s = Anlage eines spinalen Nerven, m = Myotom, v = Visceralbogen, ta = Truncus arteriosus, bd = Branchiodermis.

sämtlicher Hauptganglien lösen sich von der Epidermis ab und verbinden sich enger mit den medialen, centrogenen Anteilen zu bestimmt umschriebenen Ganglien. Auch an den epibranchialen Plakoden schreitet die Abgliederung der Ganglien fort, nachdem das dritte postorale, dem Glossopharyngeus zugehörige Epibranchialgang-

lion den Anfang gemacht hatte. Auf dieses folgen die im Gebiete des Facialis und zweiten Trigeminus gelegenen und später erst die praeoralen, die bei ausschöpfenden Embryonen sich noch als eine ungegliederte Leiste zeigen, deren vorderes Ende an die Augenblase stösst. An den Zellenketten der Wurzeln und der peripheren Nerven zeigt sich Bildung von Strängen eines stark lichtbrechenden, glänzenden Plasma, das Kerne einschliesst.

Zweiter Abschnitt.

Die Ausbildung fasriger Nerven und der larvalen Ganglien des Kopfes.

1. Die Nerven vor dem Trigeminus.

Die aus drei Plakoden entstandene Riechplatte, in welche sich centrogene Zellen in der oben beschriebenen Weise eingeschaltet haben, stülpt sich am 8^{ten} Tage der Entwicklung zum Riechsacke ein, welcher dorsalwärts gegen die Vorderwand des Hirnes andrängt. Gegen die Kuppe dieses Sackes ragt der von mir als Lobus olfactorius impar bezeichnete Schnabel des Hirnes vor. — Zunächst ist der äussere Eingang in den Riechsack, wie es Dohrn schon beschrieben und gezeichnet hat, von dem Eingange in die gleichzeitig auftretende Hypophysistasche getrennt. Indem beide Einstülpungen sich vertiefen, entsteht eine einfache, von einer Ringfalte der Epidermis gesäumte Oeffnung, die sich allmählig zu einem kurzen Kanal auszieht. Dann liegt der Riechsack dorsal über dem Eingange in die Hypophysistasche, die ich als Palaeostoma deute. Der Verlauf dieser Bildungen ist durch eine Reihe von Zeichnungen nach Median-schnitten im 2^{ten} Hefte der Studien, Fig. 2—8 veranschaulicht worden. An den ausschöpfenden Ammocoeten besteht gar kein Zusammenhang zwischen der Wand des Hirnes und dem Riechsacke. Wenig

später aber, bei 3—4 mm langen Exemplaren zeigt sich ein kurzer, fein gestrichelter Plasmastrang, der ein Paar Kerne enthält, zwischen dem schnabelförmigen Lobus olfactorius impar und der kantig gestalteten Kuppe des Riechsackes, an welcher der Strang sich konisch verbreitert. Auch an einem 5 mm langen Exemplar, wo der Schnabel bereits verstrichen war, konnte ich diesen Strang noch nachweisen, er war aber schwächer, als bei jüngeren Exemplaren. Häufig reisst derselbe schon bei der Fixation der Objecte ab. Nach dem Auftreten des paarigen Olfactorius fehlt jede Spur desselben. Es besteht also kurze Zeit hindurch ein rudimentärer Nervus olfactorius impar (vgl. 4 Fig. 3^a Taf. III).

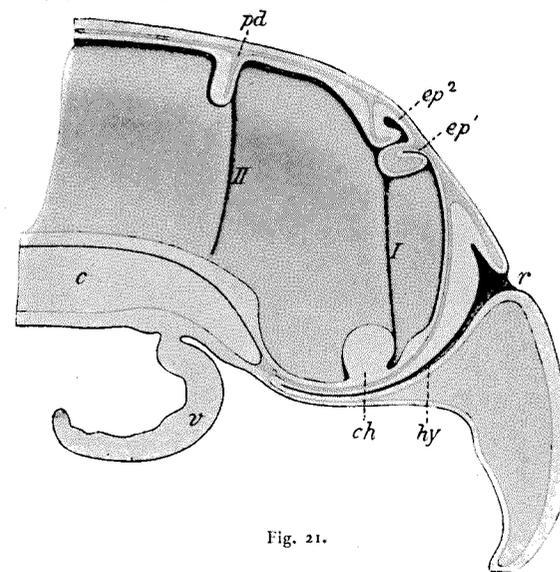


Fig. 21.

Ammocoetes 5 mm. Ansicht der Seitenwand des Hirnes von Innen. ^{200/1.} I = Vorderhirnweite, II = Mittelhirnweite, ep¹ = Paraphysis, ep² = Zirbel, pd = Plica dorsalis encephali, cb = Chiasma, r = Riechorgan, v = Velum, c = Chorda, hy = Hypophysistasche.

Den paarigen Olfactorius konnte ich mit Sicherheit erst bei 5 mm langen Ammocoeten entdecken. Es ist möglich, dass einzelne Fasern bereits früher erscheinen, aber jetzt erst zeigt der Nerv sich als ein kompakter, nicht mehr zu übersehender Strang. Das Hirn lässt zu diesem Zeitpunkte eine Configuration erkennen, die, meines Wissens, noch nicht berücksichtigt worden ist. Während eine Rautenweite am Nachhirn noch vermisst wird, erst sehr viel

später erscheint, und überhaupt nicht ausgeprägt hervortritt, zeigt das Hirn bei diesen 5 mm langen Exemplaren an horizontalen Schnitten je eine rhombische Erweiterung des Ventrikels am Vorderhirne und Mittelhirne. Jede dieser Erweiterungen reicht vom Dache bis zum Boden, erscheint also als eine in ganzer Höhe der Seitenwand hinziehende Furche, wie man an sagittalen Schnittserien sehen kann (cf. Fig. 21). Die Vorderhirnweite, wie die Erweiterung genannt werden mag, beginnt am Dache unter der Commissura superior, also zwischen Zirbel und Paraphysis, und umfasst den durch die Commissur bedingten einspringenden Wulst. Dann erstreckt sie sich kontinuierlich abwärts und läuft in den Recessus opticus aus. Gleich unterhalb dieses Wulstes der Commissur ist die Furche am tiefsten und von diesem Punkte aus erfolgt später die Bildung des Seitenventrikels. Die Mittelhirnweite befindet sich an der hinteren Grenze des Mittelhirns, beginnt am Dache hart vor der dorsalen Hirnfalte, aus deren hinterem Blatte das Cerebellum entsteht und läuft ventral in diejenige Kerbe aus, welche Burckhardt als hintere Mittelhirngrenze bezeichnet hat. Herr College H. B. Pollard hat mir Modelle vom Hirn eines jungen Teleosteer gezeigt, an dem dieselben Furchen zu sehen waren.

An diesem so gestalteten Hirne beginnt die massive Seitenwand des Vorderhirnes den mittleren Teil, d. h. die Vorderwand des Ventrikels, nach vorn zu überragen und es grenzt sich histologisch an den vor der Vorderhirnweite gelegenen Teilen dieser Seitenwände je ein äusserer Abschnitt als paariger Lobus olfactorius ab. — Das Riechorgan stellt einen dickwandigen Sack dar, dessen Wand von mächtigem, mehrzeiligem Epithel gebildet wird; die Höhle mündet durch eine kurze Röhre nach aussen. Die seitlichen Abschnitte der Wand des Sackes sind von dem mittleren Teile nicht abgesetzt, aber es verhält sich doch dieser mittlere Teil anders, als die seitlichen, indem in der Mitte eine kernfreie Zone des Epithels die Höhle begrenzt, was seitlich nicht der Fall ist. Die freien Enden der Epithelzellen erscheinen im Bereich dieser Zone fein längsgestrichelt und tragen kurze Flimmerhaare. Die Mitosen sind innerhalb dieser Zone anzutreffen. Es findet also eine sehr beträchtliche Verschiebung der Kerne bei der Teilung dieser langen Cylinder statt. Von der Bildung eines Septum ist noch keine Spur wahrzunehmen. Nach der Beschaffenheit des Epithels lassen

sich also, wenn auch nicht scharf, die Anteile der unpaarigen und der paarigen Riechplakoden an dem Sacke immerhin abgrenzen. Aus der lateralen Partie des Sackes, die also einer der paarigen Plakoden entspricht, geht jederseits ein Strang ab, der sich in die Fasermasse des in Bildung begriffenen Lobus olfactorius der gleichen Seite einsenkt, es ist der definitive Riechnerv dieser Seite. Von einem unpaarigen Strange war an diesem Objecte nichts mehr zu sehen. — Jeder der paarigen Riechnerven verbreitert sich an der basalen Fläche des Riechepithels konisch und enthält hier länglich elliptische

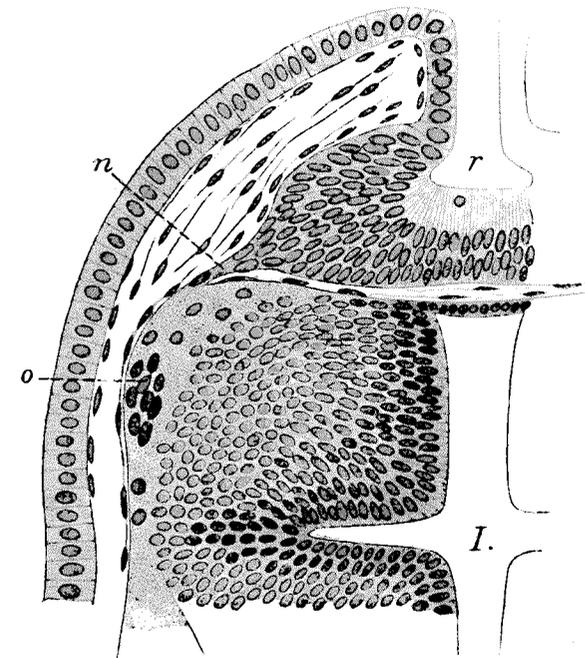


Fig. 22.
Ammocoetes 5 mm lang. Horizontalschnitt durch Riechorgan und Vorderhirn. $\frac{500}{1}$.
I = Vorderhirnweite, r = Riechorgan, o = paariger Lobus olfactorius, u = paariger Nervus olfactorius.

Kerne, die zum Teil noch innerhalb des Epithels stecken und von den Kernen des Epithels sich nicht unterscheiden. Einige längliche Kerne finden sich auch an dem Nerven in seinem kurzen Verlaufe, an der Oberfläche des Hirnes aber hören die Kerne auf. Eine irgend als Ganglion anzusprechende Zellenanhäufung besteht nicht.

In welcher Richtung der Nerv sich bildet, ob centripetal oder centrifugal, ist an diesem Objecte unmöglich zu entscheiden, denn die Strecke ist zu kurz, die Endpunkte berühren sich beinahe. Berücksichtigt man aber, dass vorher zwischen die unpaarigen und die paarigen Riechplakoden sich centrogene Zellen einfügten und dass jetzt die Austrittsstelle des Nerven aus dem Epithel des Riechsackes sich zwischen der Mitte und der Seitenwand des Sackes befindet, also jener Region entspricht, die früher von den centrogenen Zellen eingenommen wurde, so erscheint es sehr wahrscheinlich, dass die Bildung des Nerven vom Riechsacke ausgeht.

Wie man aus Fig. 22 ersieht, konvergieren die paarigen Riechnerven gegen das Riechorgan hin. Das ändert sich im weiteren Verlauf der Entwicklung mit der zunehmenden Ausbildung der Lobi olfactorii und mit der Umgestaltung, die das Riechorgan bei dem Auftreten eines medianen Septum erfährt. Das Septum erscheint in schwacher Spur bei Ammocoeten von 1,5 cm Länge. Dabei wird die Mitte der hinteren Wand des Riechsackes zu einer medianen Falte emporgehoben, deren Grundlage gefässreiches Bindegewebe ist. — Knorpelig wird die Scheidewand erst kurz vor der Metamorphose und während derselben. — Es wird also gerade der Teil des Epithels des Riechsackes, der der ursprünglichen unpaarigen Riechplakode entspricht, und an den 5 mm langen Ammocoeten das charakteristische Aussehen an den freien Enden der Zylinder zeigt, in die Bildung des Septum einbezogen. Mit der Ausdehnung des Septum ändert sich die Beschaffenheit des Epithels, die Zellen werden kürzer und die feingestrichelten Abschnitte an ihren freien Enden schwinden. Ammocoeten von 4—5 cm Länge bieten ein wesentlich anderes Bild dieser Region am horizontalen Schnitte dar, als das in der vorhergehenden Zeichnung widergegebene. Das Riechorgan ist hinten deutlich paarig geworden, zwei dickwandige Säcke werden durch die mediane Falte geschieden, das mächtige Zylinderepithel dieser Säcke zeigt die gleiche Beschaffenheit, die vorher an dem unpaarigen Riechsacke in der Mitte der hinteren Wand zu erblicken war, während jetzt die Scheidewand ein niedriges Zylinderepithel trägt. Die paarigen Säcke haben tubulöse Drüsen entwickelt, die zwischen Riechorgan und Hirn liegen und beiderseits vom Septum ausmünden. — Mit der Grössezunahme der Lobi olfactorii und mit der Ausbildung des zwischenkligen Seitenventrikels von

der Vorderhirnseite aus erfolgt eine Verlagerung der Riechnerven an dem Hirne. Die Eintrittsstellen der Nerven in das Hirn werden medialwärts verschoben, so dass nunmehr die Nerven gegen die Riechsäcke divergierend verlaufen. Nach dem Eintritt in den Lobus olfactorius weichen die Fasern auseinander, ein Hauptstrang derselben aber zieht um das vordere Ende des Lobus nach aussen, gegen die Region, die bei jungen Ammocoeten die Eintrittsstelle abgab. Die Riechnerven unterscheiden sich schliesslich im Aussehen durchaus nicht von den übrigen Hirnnerven. Ihre Fasern

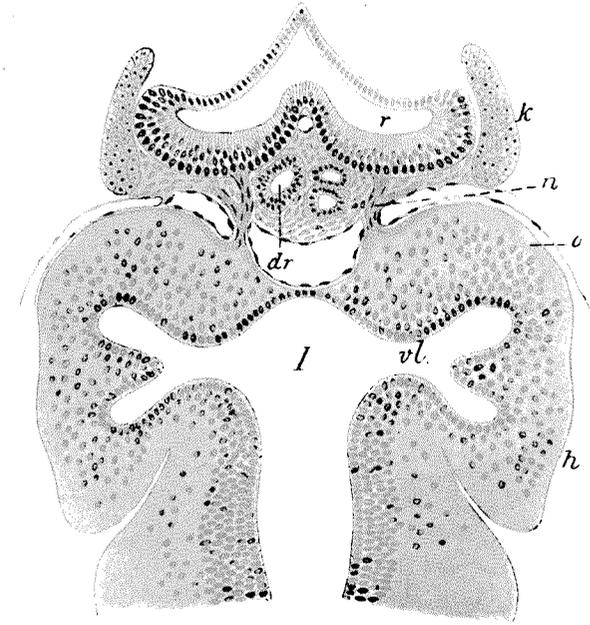


Fig. 23.
Ammocoetes 4 cm lang. Horizontalschnitt durch Riechorgan und Vorderhirn. 100 μ l.
l = Vorderhirnweite, vl = Ventriculus lateralis, o = Lobus olfactorius, h = Lobus hemisphaericus, r = Riechorgan, dr = Drüsen, k = Knorpel.

sind in Abständen mit länglichen, schlanken Kernen besetzt, die bis an die Oberfläche der Lobi zu verfolgen sind, im Innern der Lobi fehlt jede Spur von Kernen an den Fasern.

Wie ich bereits erwähnt habe, bleibt von der ganzen Neuralleiste vor dem Trigeminus nur eine zusammenhängende Zellen-

kette bestehen, die an die Augenblase und, in nächster Umgebung derselben, an die Epidermis heranreicht. Diese Kette hat den Zusammenhang mit dem Hirn verloren, ihr proximales Ende gewinnt einen neuen Anschluss und zwar an das Vorderende des unterdessen entstandenen Hauptganglion des ersten Trigeminus. Dabei erfährt die Kette eine Umwandlung in einen homogenen Plasma-

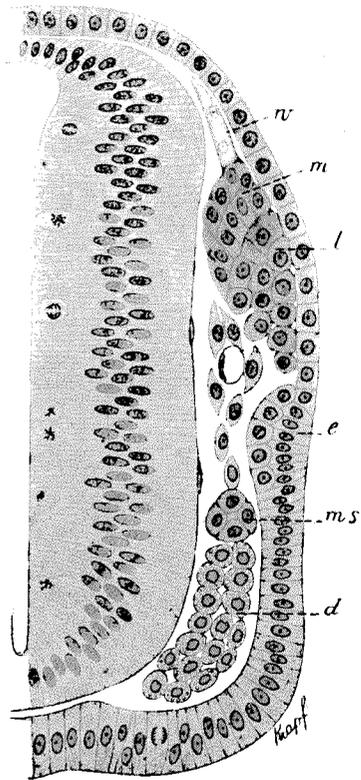


Fig. 24.

Achter Tag. Querschnitt. ⁴⁰⁰/i. *m* = medialer, *l* = lateraler Anteil des ersten Hauptganglion des Trigeminus, *w* = Wurzelstrang, *e* = epibranchiale Plakode, *ms* = Vorderes Ende des dorsalen Mesoderm, *d* = praeoraler Darm.

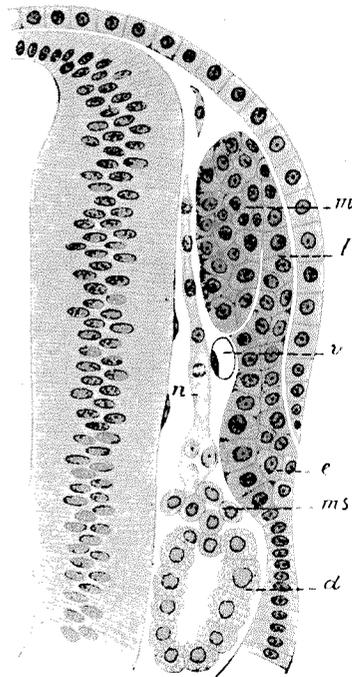


Fig. 25.

Nächster Querschnitt. ⁴⁰⁰/i. *m*, *l*, *e*, *ms*, *d* wie in Fig. 24, *n* = spinaler Nerv, *v* = Vene.

strang mit einzelnen eingebetteten Kernen. Der Strang erhält sich als der ventrale Ast des N. ophthalmicus und entspricht dem N. ciliaris. — Alle übrigen aus der dorsalen Neuralleiste des Vorder-

hirnes herstammenden Zellen haben sich zerstreut und lagern sich zum Teil an das Hirn und die Epidermis wie auch an die mittlerweile hier erschienenen Gefäße an.

2. Die Gruppe des Trigeminus.

Im Verlaufe des achten Tages nach der Befruchtung, noch vor dem Ausschlüpfen, erscheinen die beiden Hauptganglien der Tri-

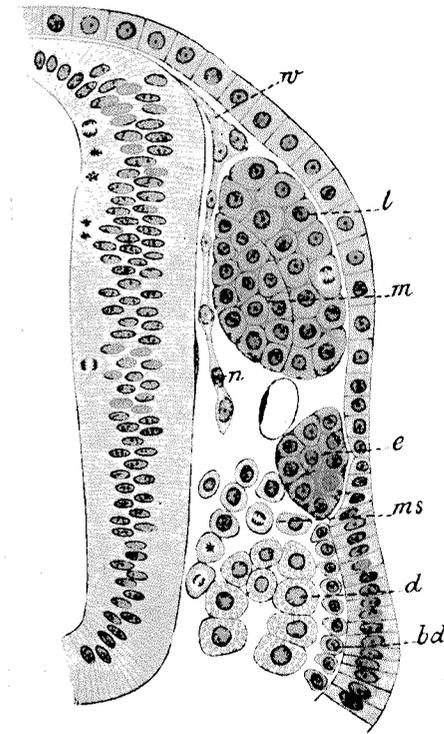


Fig. 26.

⁴⁰⁰/i. *m* = medialer, *l* = lateraler Anteil des ersten Hauptganglion von Trigeminus, *e* = epibranchiale Plakode, *n* = spinaler Nerv, *ms* = Mesoderm, *d* = praeoraler Darm, *bd* = Branchiodermis. Achter Tag.

geminus-Gruppe bereits von der Epidermis getrennt und diese hat sich an der Ablösungsstelle ergänzt; die lateralen Anteile der Ganglien berühren sich aber noch in ganzer Ausdehnung mit der Fläche, von welcher sie sich ablösen. An der praeoralen epibranchialen

Plakode erfolgt die Abtrennung und Sonderung in die einzelnen Glieder erst nach dem Ausschlüpfen. Da der Komplex des Trigemini ein besonderes Interesse beanspruchen darf, indem namentlich die präcoral gelegenen Teile desselben zuverlässigere Aufschlüsse über die Gliederung des Vorderkopfes gewähren, als Mesoderm und Darm, so lasse ich hier eine Reihe von Abbildungen folgen, die den Entwicklungsgrad des Komplexes kurz vor dem Ausschlüpfen illustrieren sollen (Fig. 24 ff.).

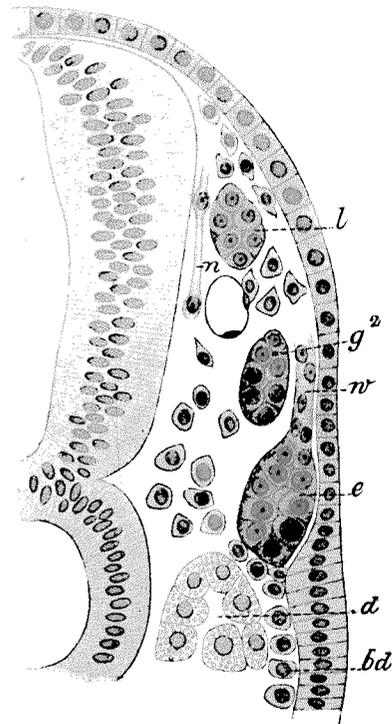


Fig. 27.

Achter Tag. 400 \times . *l* = lateraler Anteil des ersten Trigeminalganglion, *g*² = Anschnitt des zweiten Trigeminalganglion, *e* = epibranchiales Ganglion, *w* = Wurzelstrang, *n* = spinaler Nerv, *d* = präcoraler Darm, *bd* = Branchiodermis.

Der erste der abgebildeten Querschnitte, die zirka 0,015 mm dick sind, trifft das vordere Ende des Ganglion, an welchem die beiden Anteile, der mediale und laterale, noch deutlich gegen einander abgegrenzt erscheinen; mit dem medialen Teile hängt ein Wurzelstrang zusammen. Die epibranchiale Plakode springt als massiver Wulst einwärts vor. Es ist hier zu bemerken, dass in dem unmittelbar vorausgehenden Schnitte der Serie sich noch ein Anschnitt der Augenblase befindet und zwar in dem Horizont dieser Plakode. Ventral von dem Wulste hat der Schnitt den präcoralen Darm *d* und darüber das Vorderende des Mesoderms getroffen, an welchem die Zellen noch im epithelialen Verbands sich zeigen.

Der nächste in Fig. 25 gezeichnete Schnitt zeigt den medialen

Teil des Ganglion in seiner grössten Ausdehnung, umfasst von dem lateralen Teile, welcher sich durch eine breite Brücke ventralwärts mit der epibranchialen Plakode verbindet. Die Ablösung der letzteren von der Epidermis leitet sich hier ein. — Zwischen diesen Ganglienmassen und dem Hirne zieht ein Nerv gegen das Mesoderm hin

und schwillt an der Berührungsstelle zu einem mit mehreren Kernen versehenen Klumpen an. Eine Wurzel fehlt hier.

Der in Fig. 26 abgebildete Schnitt folgt unmittelbar auf den der Fig. 25, zwischen den Fig. 26 und 27 ist aber ein Schnitt ausgefallen.

Der mediale Teil des Ganglion nimmt ab, der laterale wird mächtiger, hat in dieser Ebene keinen Zusammenhang mit dem hier bereits abgeordneten epibranchialen Strang. Ein Wurzelstrang hängt mit dem Hirne zusammen. Aus der Wurzel entspringend verläuft ein Nerv in der Richtung zum Mesoderm, dessen Zellen lose neben einander gelagert sind.

In Fig. 27 liegt das hintere Ende des ersten, *l*, und das vordere Ende des zweiten Hauptganglion, *g*², vor. Besonders aber ist zu beachten, dass in den abgegliederten epibranchialen Strang eine an der Epidermis hinlaufende Wurzel eintritt. Es zeigt sich hier also dasselbe Verhalten, auf welches bereits bei der Besprechung des Glossopharyngeus hingewiesen wurde: epibranchiale Ganglien können direkte, nicht mit einem Hauptganglion in Verbindung stehende Wurzeln erhalten.

Alle Wurzeln und Nerven im Bereich des ersten Trigemini haben zu diesem Zeitpunkte die gleiche Beschaffenheit. Es sind nicht mehr aus discreten Zellen bestehende Ketten, sondern glänzende

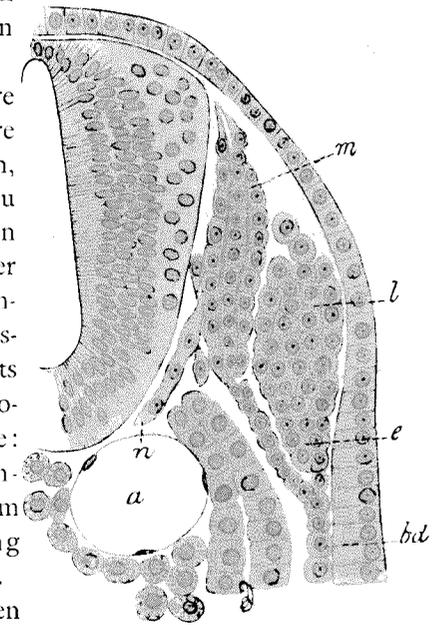


Fig. 28.

Achter Tag. 400 \times . *m* = medialer, *l* = lateraler Anteil des zweiten Trigeminalganglion, *e* = epibranchiales Ganglion, *n* = spinaler Nerv, *a* = Aortenwurzel, *d* = präcoraler Darm, *bd* = Branchiodermis.

homogene Plasmastränge, die in Abständen Kerne enthalten. Zellgrenzen treten nicht mehr hervor, es sind strangförmige Syncytien. — Die in den Figg. 25 und 26 gezeichneten Nervenstränge zur Seite des Hirnes entsprechen der ursprünglichen Ausdehnung der Neuralleiste bis zur dorsalen Mesodermkante und nur der hier be-

trächtliche Abstand des Mesoderms von der Dorsalseite des Hirnes bedingt die Abweichung vom typischen Bilde. Die kolbige Anschwellung des Nervenstranges am distalen Ende in Fig. 25 würde also das Primärganglion darstellen (4 S. 70). — Mit dem von hinten nach vorn fortschreitenden Zerfall des dorsalen Mesoderms in dieser Region verlieren diese Nerven das zugehörige periphere Organ und unterliegen auch ihrerseits dem Zerfall. An Ammocoeten von 4 mm Länge sieht man keine Spur mehr davon. —

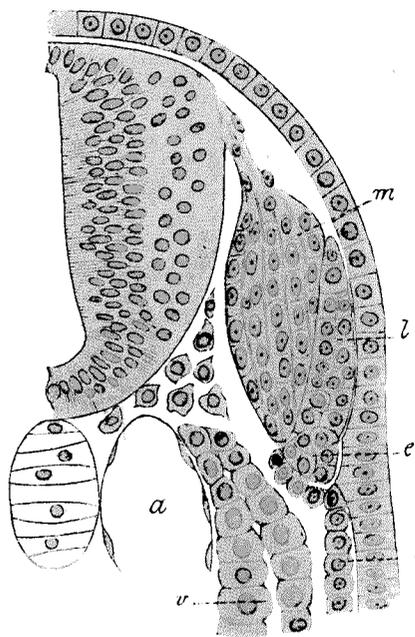


Fig. 29.
m, l, e, a, bd wie in Fig. 28. v = praecoraler
Visceralbogen. 400/1.

sie mit Kernen besetzt (Fig. 29). — Diese Ordnung der Ganglienzellen und die durchgehenden Fasern vermisst man durchaus noch an der lateralen Portion, da schliessen die Zellen in unregelmässiger Mosaik dicht an einander. Ein rudimentärer Nerv medial vom Ganglion, ist auch hier nachweisbar (Fig. 28 n). Das zugehörige Epibranchialganglion ist von der Epidermis abgesetzt und schliesst sich an das ventrale Ende des lateralen Ganglion an. Distale Nervenstränge sind noch nicht vorhanden; als eine distale Fortsetzung der Ganglienmasse

Das zweite Hauptganglion des Trigemini lässt gleichfalls noch während des letzten Tages vor dem Ausschlüpfen die Grenze zwischen dem medialen und lateralen Teile bestimmt unterscheiden. Die Unterscheidung wird dadurch noch erleichtert, dass die Ordnung der Zellen in beiden Portionen eine verschiedene ist. Der mediale Teil hängt bis jetzt erst allein mit der Wurzel zusammen und diese Verbindung bedingt eine regelmässige Ordnung der Ganglienzellen in einfache Reihen, resp. Schichten, die durch Faserzüge von einander getrennt werden. Auch die Wurzel selbst ist weiter entwickelt, als am ersten Ganglion und erscheint deutlich längsgestreift; an der Oberfläche ist

erscheinen nur die Zellen der Branchiodermis und zwar umfassen sie becherartig das Ende des Ganglion.

Die ersten in Strangform erscheinenden branchialen Nerven sind die aus diesem Ganglion hervorgehenden, der N. maxillaris und der N. mandibularis, beide gleichzeitig auftretend und sich übereinstimmend verhaltend. Es lässt sich an beiden von Anfang an ein äusserer und ein innerer Ast unterscheiden. Der äussere Ast tritt an die Epidermis, der innere an die Zellenmasse des Visceralbogens. Der erstere entspricht dem Ramus praetrematicus der postoralen branchialen Nerven und ist sensibel, der innere ist der R. posttrematicus und ist jedenfalls überwiegend motorisch.

In Fig. 30 habe ich die jüngste von mir beobachtete Entwicklungsstufe des N. maxillaris abgebildet. Das Präparat stammt von einem Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen.

Wie das Bild zeigt, sind medialer und lateraler Teil des Ganglion nicht mehr so scharf geschieden, als vorher. Faserzüge sind hier auch innerhalb des äusseren Teiles aufgetreten, aber die Zellen beider Portionen unterscheiden sich doch. Am medialen Teile erscheinen sie zwischen den Faserzügen in die Länge gereckt und haben entsprechend längliche Kerne, während die äusseren Zellen runde Kerne aufweisen. — Die Wurzel hat Zusammenhang mit beiden Portionen. Als besonderer Complex grenzt sich das epibranchiale Ganglion ventral und aussen von der lateralen Portion des Hauptganglion ab. — Aus dem medialen Teile des Hauptganglion geht ein kurzer, sich rasch verjüngender kernreicher Strang ab, der sich an die Aussenfläche des Visceralbogens anlagert, es ist der innere Ast des Nerven. Die Zellen dieser äusseren Schicht des

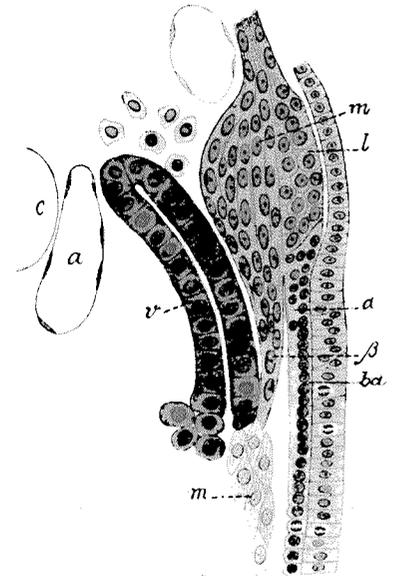


Fig. 30.
Zweites Hauptganglion des Trigemini. 400/1.
α = äusserer, β = innerer Ast des N. maxillaris,
m = medialer, l = lateraler Teil des Ganglion,
v = Visceralbogen, m = Muskelzellen, a =
Aortenwurzel, bd = Branchiodermis, c = Chorda.

Visceralbogens beginnen ventral zu spindelförmigen Muskelzellen auszuwachsen und bis zu diesen Muskelzellen erstreckt sich der Auswuchs aus dem Ganglion. Lateral davon, in intimer Verbindung mit der subepidermoïdalen Zellenlage, der Branchiodermis, erblickt man einen Streifen homogenen, glänzenden Plasmas, ventralwärts an Mächtigkeit abnehmend. Proximal hängt dieser Plasmastreifen mit der lateralen Hälfte des Ganglion und speciell auch mit dem Gl. epibranchiale zusammen und hier, wo der Strang breiter ist, sind Kerne in denselben eingetreten. Dieser homogene Streifen entspricht dem äusseren Aste des N. maxillaris.

Im Verlaufe der Entwicklung löst sich der helle Plasmastreifen von der Zellschicht, mit welcher derselbe bei seinem Erscheinen verbunden war, ab und, soweit die Ablösung reicht, zeigt sich diese Zellschicht dann unregelmässig, man sieht nun bedeutend kleinere Zellen von einander gelöst und verschoben, doppelt und dreifach übereinander gelagert. Der abgelöste Strang vereinigt sich mit dem inneren Aste, so entsteht ein einheitlicher Nervenstamm, der sich erst distal gabelt. Den Stamm, wie die Äste sieht man dann fein längsgestreift. Die Kerne daran sind nicht gleichmässig verteilt, im Innern der faserigen Masse des Nerven sind nur wenige zu erblicken, an der Oberfläche trifft man sie in Reihen an, wie es in Fig. 31 an der Gabelstelle zu sehen ist.

Der in Fig. 31 gezeichnete Schnitt stammt von einem ausgeschlüpften Embryo und zeigt dieses Stadium des einheitlichen Nervenstammes. Das Ganglion ist von Faserzügen in seiner ganzen Breite durchsetzt. Besonders beachtenswert ist die nunmehrige Lage des Epibranchialganglion, es ist dorsalwärts verlagert worden und liegt dem Hauptganglion aussen an. Dieses Verhältnis ist hier das bleibende. Noch bei erwachsenen Ammocoeten findet sich an dem sogenannten Gl. Gasseri ein lateral vorspringender Teil, der mit dem System der Seitennerven zusammenhängt, das ist dieses Epibranchialganglion. — In dem hier gezeichneten Stadium schliesst sich ein aus dem nun nicht mehr ventral, sondern lateral gelagerten epibranchialen Ganglion hervorgehender, kernhaltiger Strang dem Stamm des N. maxillaris an.

Der zweitnächste Schnitt derselben Serie enthält den N. mandibularis, der aber nicht so vollständig zu übersehen ist, wie sich in Fig. 31 der Maxillaris praesentirt. Der Mandibularis erscheint als

ein mächtiger, glänzender, fein gestreifter Strang, der mit dem Visceralbogen in Verbindung steht, Fig. 32. Am proximalen Ende, beim Austritt aus dem Ganglion enthält der Strang eine Kette kleiner, fast quadratisch gestalteter Kerne. Das im Schnitte sichtbare Endstück des innern Astes ist reichlich mit rundlichen Kernen ausgestattet und dieses kernreiche Ende stösst an die Muskelzellen des Bogens. Von

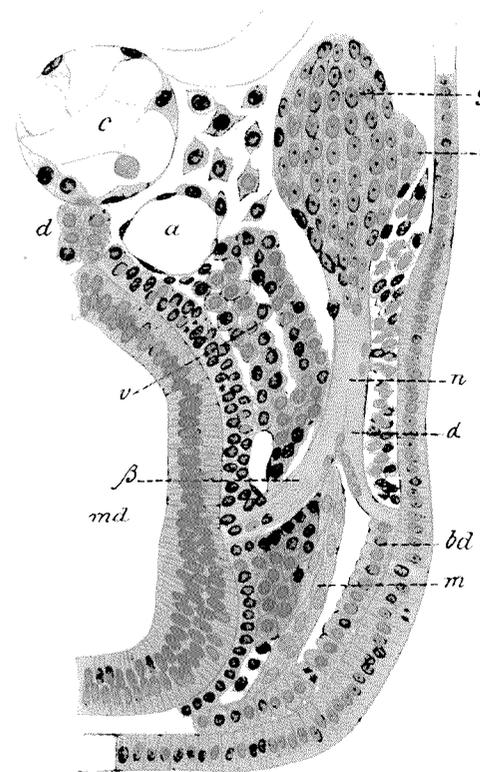


Fig. 31.
Ammocoetes ausgeschlüpft, 3,3 mm lang. ^{400x}. g = zweites Hauptganglion des Trigemini, e = Epibranchialganglion, n = Nerv. maxillaris, sich in äussern α , und in innern Ast β gabelnd, b d = Branchiodermis, v = Visceralbogen, m = Muskelzellen, md = Mundbucht, d = praeoraler Darm, a = Aorta, c = Chorda.

dem äussern Aste sieht man nur das Ende an der Branchiodermis; auch hier liegt ein Kern im Nerven. Die quadratisch gestalteten Kerne am proximalen Teil des Nerven halte ich für oberflächlich gelegene,

denn andere Präparate aus demselben Stadium zeigen solche Kernreihen zweifellos an der Oberfläche des Stammes, das Gleiche sieht man an der Gabelstelle in Fig. 31.

Ich überspringe keine wesentlichen Vorgänge in der Entwicklung dieser Ganglien, wenn ich demnächst den Complex des Trigeminus schildere, wie man denselben bei 4 mm langen Ammocoeten antrifft, an welchen der Durchbruch der Rachenhaut sich vollzieht, der pra-orale Darm sich abschnürt und die Bildung der die sekundäre Augen-

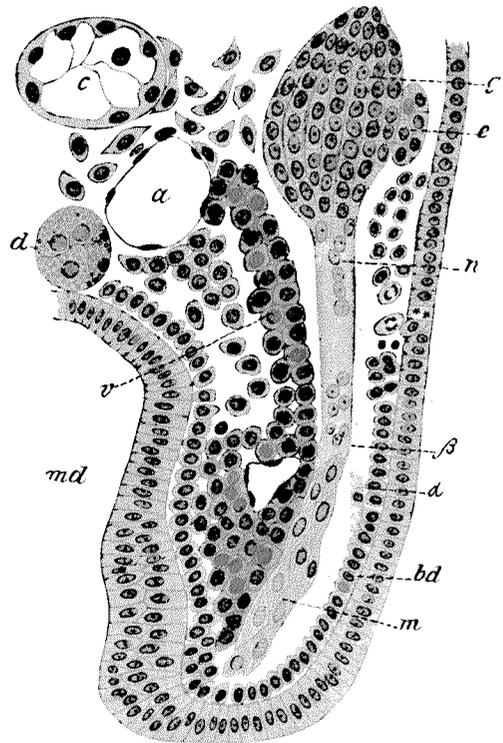


Fig. 32.

Der zweitnächste Querschnitt hinter dem in Fig. 31 gezeichneten. *n* = N. mandibularis. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 31.

blase umwachsenden mesodermalen Kapsel sich einleitet, wobei das Auge zugleich weiter nach hinten rückt, die Linse vom Vorderende der hier gelegenen epibranchialen Plakode sich abschnürt und von der Augenblase umfasst wird. — Hiermit gleichzeitig treten die

Augenmuskelnerven auf und es erscheint geboten, dieselben mit in die Beschreibung der Trigeminusgruppe einzubeziehen, da zwei derselben, der Trochlearis und Abducens, unmittelbar dazu gehören, indem beide als branchiale Nerven mit Ganglien des Complexes zusammenhängen, während allerdings der Oculomotorius eine besondere Stellung einnimmt.

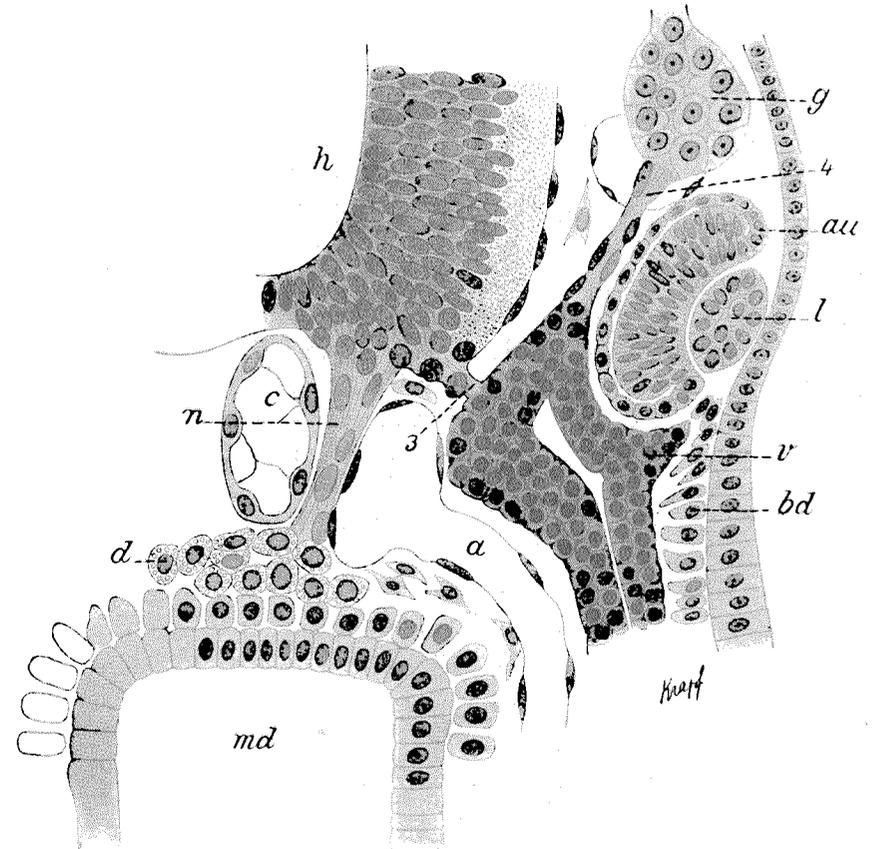


Fig. 33.

Ammocoetes 4 mm lang. 400 μ . *b* = Mittelhirn, *d* = praoraler Darm, *u* = Nerv des praoralen Darmes, *3* = Oculomotorius, *4* = Trochlearis, *g* = erstes Trigeminusganglion, *v* = Vorderster praoraler Visceralbogen, *au* = Augenblase, *l* = Linse, *md* = Mundbucht, *bd* = Branchiodermis, *c* = Chorda.

Der Oculomotorius tritt als ventraler Spinalnerv auf und zwar im Bereich der vorderen Hälfte des ersten Trigeminusganglion. Nach seiner Lage erscheint es mir zulässig, denselben mit dem in Fig. 25

gezeichneten, der Reduktion verfallenen Stränge in Beziehung zu setzen. Dieser Nervenstrang wäre der zugehörige dorsale Spinalnerv, während der Trochlearis den entsprechenden branchialen Nerven abgeben würde.

Ich habe in früheren Arbeiten den Oculomotorius an den Ammonoeten der ersten Tage nach dem Ausschlüpfen nicht nachweisen können und wurde durch einen anderen ventralen Nerven irre geführt, der, wie ich jetzt sehe, zwar in naher Beziehung zum Oculomotorius steht, aber keine Verbindung mit den Augenmuskeln erhält, sondern das Schicksal anderer praeoraler Nerven teilend der Reduktion anheim fällt. Erst indem ich von ältern Ammonoeten aus rückwärts schritt, gelang es, die Ursprungsstelle des Nerven auch bei $3\frac{1}{2}$ —4 mm langen Exemplaren aufzufinden. Die Schwierigkeit des Nachweises liegt in der Kürze der Nervenanlage, in der Enge des Raumes, den der Nerv in dieser frühen Zeit durchsetzt. Die Situation wird durch Fig. 33 illustriert.

Das Bild enthält drei Nerven, zwei ventrale, einen dorsalen. Der eine der ventralen Nerven ist von mir bereits seither besprochen und abgebildet worden (4 S. 43, Fig. 22, 23) und ist, so lange noch das Mittelstück des praeoralen Darmes besteht, zwischen dem vorderen Chordaende und der Aortenwurzel leicht aufzufinden. Dieser Nerv entspringt von der ventralen Wand des Mittelhirnes, hart neben der Bodenplatte und zieht als kompakter, längliche Kerne führender Strang zwischen den genannten Organen hindurch zum Mittelstücke des praeoralen Darmes, an den Endodermzellen sich etwas ausbreitend. Die Ursprungsstelle am Hirne wird durch eine Gruppe runder Kerne kenntlich, die über das Stratum epitheliale der Hirnwand hinausgerückt sind. Es ist also ein Darmnerv, der vorderste intestinale Nerv. Hart lateral von diesem Nervenursprunge ist eine zweite, sich mit der erwähnten berührende Gruppe runder, ausserhalb des epithelialen Stratums lagernder Kerne zu sehen, aus welcher ein kurzer Strang hervorgeht, um an die mediale Fläche des praeoralen Visceralbogens heranzutreten, welcher die muskulös-bindegewebige Augenkapsel entwickelt. Diese Beziehungen des vordersten Teiles der früh verschmelzenden praeoralen Visceralbögen zu dem Auge sind im 2. Hefte der Studien auseinandergesetzt worden und es wurde dort zugleich dargelegt, dass derselbe Teil die Anlage des Schädelbalkens enthält. Daher benannte ich ihn als Trabekularbogen. — Diese äussere

Gruppe runder Kerne ist der Oculomotoriuskern und der kurze Strang stellt den primitiven Oculomotorius dar, der in diesem Stadium an die mediale, dem Visceralbogene entsprechende Seite des Trabekularbogens herantritt. Die ventral von dem Nerven gelegene Partie des Visceralbogens enthält die Anlage des Schädelbalkens. Diese Deutung ist eine ganz sichere, denn die gegenseitige Lage der Teile ändert sich späterhin fast gar nicht, nur insofern, als das Auge später, wie bei allen Vertebraten, so auch hier, nach vorn verlagert wird. Der Oculomotorius erwachsener Ammonoeten und geschlechtsreifer Tiere entsteht mit zwei nahe hinter einander gelegenen Wurzeln aus der Ventralseite des Mittelhirnes. Die hintere Wurzel nimmt Fasern auf, welche sich in der Raphe kreuzen und entspringt zum anderen Teile aus einem hart neben der Raphe gelegenen Kerne kleiner Nervenzellen, ventral von dem Paare kolossaler multipolarer Zellen, welche Langerhans (10 S. 92) als zum Ursprungsgebiete des Oculomotorius gehörig beschrieben hat. Die andere hart davor gelegene Wurzel entsteht aus einem Kerne mittelstarker Nervenzellen; dieser Ursprungskern liegt lateral vom vorigen, ganz nahe der Oberfläche des Hirnes. Es ist dieser oberflächliche laterale Kern, der sich in allen Entwicklungsstadien leicht auffinden lässt. Indem ich diesen Kern von älteren zu jüngeren Stadien verfolgte und zugleich im Auge behielt, dass der Nerv stets hart über dem Trabekel die Schädelhöhle verlässt, gelang es die erste Anlage des Nerven aufzufinden. Der Nerv selbst reisst in frühen Stadien bei der Fixation der Objekte häufig durch.

Der dritte Nerv, den die Fig. 33 erkennen lässt, kommt aus dem über dem Auge gelegenen vorderen Teile des ersten Hauptganglion des Trigeminus hervor, durchsetzt einen Blutsinus und tritt an die dorsale Kante desjenigen Visceralbogens heran, welcher an der medialen Seite des Auges aufwärts wächst und den oberen Teil der muskulös-bindegewebigen Augenkapsel liefert. Es ist der Trochlearis; eine demselben entsprechende dorsale Wurzel des Ganglion geht aus der Valvula cerebelli hervor. Auch später behält der Nerv seine Verbindung mit dem Ganglion bei. Der Ursprungskern des Trochlearis liegt nahe vor der Decussation in der dorsalen Region des Mittelhirnes, nicht, wie Ahlborn angiebt, im Cerebellum selbst (11 S. 270). Nervenzellen innerhalb der Decussation, die Ahlborn zeichnet, finde ich zu keiner Zeit.

Der dritte Augenmuskelnerv ist der von Ahlborn als N. abducens beschriebene (11. S. 257). Es bleibe dahin gestellt, ob dieser Nerv dem gleichbenannten der Amphirhinen entspricht. Wie Ahlborn, nach Untersuchungen an erwachsenen Tieren, angiebt, und ich durchaus bestätigen kann, entspringt der Abducens aus dem vorderen Teile des motorischen Trigeminskernes, verlässt das Hirn hart ventral von der sensiblen Triginuswurzel, unmittelbar vor der motorischen Wurzel und schliesst sich beim Austritte aus dem Schädel der letzteren an. An den 4 mm langen Ammocoeten liegt seine Wurzel isoliert zwischen den Hauptwurzeln des ersten und zweiten Hauptganglion des Triginus, wie in Figg. 34 und 35 zu sehen ist, und senkt sich dann in das dritte Epibranchialganglion hinter dem Auge ein. —

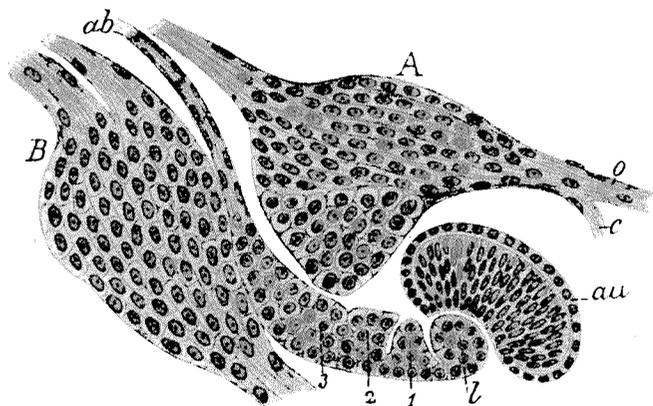


Fig. 34.

Ammocoetes 3,5 mm lang. ^{50/1}. Auge und Ganglien der Triginusgruppe nach einem Sagittalschnitte. Die Linse ist noch nicht isoliert. An dem epibranchialen Strange vollzieht sich eben die Gliederung. A = erstes, B = zweites Hauptganglion des Triginus, au = Augenblase, l = Linse, 1, 2, 3 = erstes, zweites, drittes Epibranchialganglion in Sonderung, o = N. ophthalmicus, c = N. ciliaris, ab = N. abducens.

Sieht man von den beiden oben besprochenen ventralen Nerven ab, so kommen den Ganglien des Triginus-Complexes fünf Wurzeln zu. Hiervon fallen zwei auf das erste Hauptganglion, die dritte ist die des Abducens und zwei gehören dem zweiten Hauptganglion an. In der Abbildung Fig. 35 sind alle diese Wurzeln zu sehen, weil die beiden letzten sich in der Seitenansicht noch nicht decken. An Ganglien hat man bei 4 mm langen Ammocoeten, ausser den

oideen Hauptganglien, vier, die Linse mitgerechnet aber fünf Epibranchialganglien.

An den ausschlüpfenden Ammocoeten stellen diese Epibranchialganglien noch einen zusammenhängenden Strang dar, dessen abgerundetes Vorderende in die Höhlung der sekundären Augenblase hineinragt. Erst während der ersten beiden Tage nach dem Ausschlüpfen erfolgt die Gliederung des Stranges in die einzelnen Stücke. Bei Ammocoeten, die fixiert eine Länge von 3.5 mm hatten, fand ich das vorderste Glied, die Linse, noch nicht völlig abgetrennt, wohl

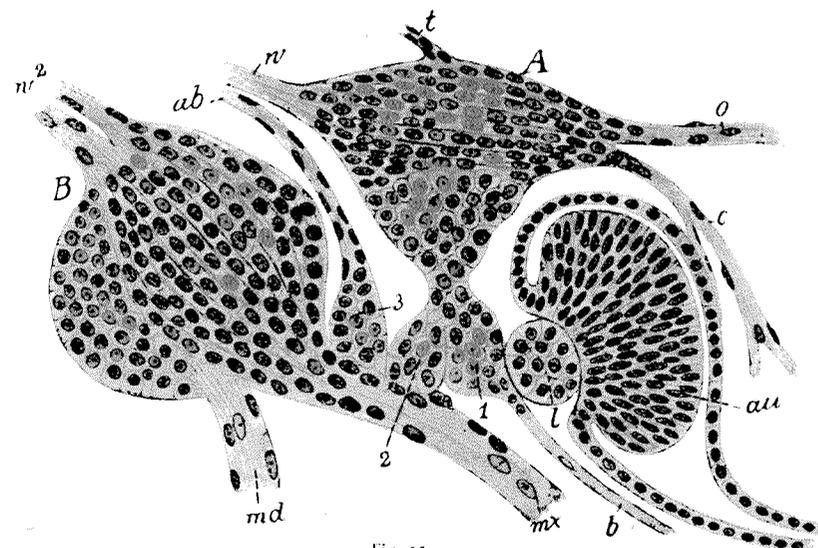


Fig. 35.

Ammocoetes 4 mm lang. ^{50/1}. Auge und Ganglien der Triginusgruppe in seitlicher Ansicht, nach erfolgter Abgliederung der Linse, aus einigen sagittalen Schnitten kombiniert. A = erstes, B = zweites Hauptganglion des Triginus, au = Augenblase, l = Linse, 1, 2, 3 = erstes, zweites, drittes Epibranchialganglion, o = N. ophthalmicus, c = N. ciliaris, t = N. trochlearis, ab = N. abducens, b = N. buccalis, mx = N. maxillaris, md = N. mandibularis, w = Wurzel des ersten, w² = Wurzeln des zweiten Hauptganglion.

aber bei 4 mm langen Exemplaren. Ich schliesse hier eine Abbildung an, die diesen Process der Linsenablösung illustrieren soll (Fig. 34).

Die Form dieser Ganglien erscheint selbstverständlicher Weise verschieden, je nach der oberflächlicheren oder tieferen Lage des sagittalen Schnittes. In der die Teile der ganzen Gruppe zusammenfassenden Zeichnung Fig. 35 sind sie so dargestellt, wie sie sich bei der Seitenansicht darbieten würden; man gewahrt da sämtliche

Verbindungen, die in dieser Entwicklungsphase zwischen denselben bestehen. Die beiden Hauptganglien hängen direkt gar nicht untereinander zusammen. Das erste Hauptganglion aber verjüngt sich ventralwärts konisch und verbindet sich unmittelbar durch einen Stiel sowohl mit dem ersten, noch an die Linse gelagerten, wie auch mit dem zweiten Epibranchialganglion. Die Durchschnitte ergeben nun einen scharfen Unterschied zwischen der dorsalen, mächtigeren und der ventralen, zu dem Verbindungsstiel sich verjüngenden Portion des ersten Hauptganglion. Jene Portion, in welche die Wurzeln eintreten und aus welcher vorn zwei Nerven entspringen, ist der ganzen Länge nach von Fasern durchzogen. Die ventrale Portion zeigt noch keine oder nur wenige Fasern zwischen den gedrängt an einander liegenden Zellen. Erstere besteht der Hauptsache nach aus dem medialen (centrogenen) Teil, letztere gehört dem lateralen (kutanen) Teil des Ganglion an. Wie diese ventrale Portion, so verhalten sich auch die beiden damit zusammenhängenden epibranchialen Ganglien, durchsetzende Fasern sind darin nicht zu sehen, trotzdem aus der vordern ventralen Ecke des ersten epibranchialen Ganglion ein bereits fasrig erscheinender Nerv hervorgeht, der ventral vom Auge nach vorn zieht und zu den persistierenden Nerven gehört. Es ist der N. buccalis.

Das dritte Epibranchialganglion, welches die Wurzel des Abducens aufnimmt, ist an seiner Basis weder von dem vorausgehenden zweiten epibranchialen, noch von dem zweiten Hauptganglion der Gruppe gesondert, so dass durch Vermittelung der beiden hintern Glieder der epibranchialen Reihe die beiden Hauptganglien indirekt mit einander verbunden erscheinen.

An dem grossen zweiten Hauptganglion der Gruppe lassen sich ebenfalls noch zwei nicht übereinstimmende Portionen unterscheiden, eine grössere vordere und dorsale und eine kleinere hintere ventrale. Erstere wird von Faserzügen durchsetzt, letztere nicht. Diese Sonderung deckt sich nicht ganz mit den ursprünglichen Grenzen der beiden der Herkunft nach verschiedenen Anteile, dem medialen und lateralen, denn wie die vorausgehenden Abbildungen wahrnehmen liessen, waren schon vorher Fasern zwischen den Zellen des lateralen Anteils erschienen. Derselbe hat überhaupt eine grössere Ausdehnung, erstreckt sich weiter nach vorn, als diese hier noch faserarme hintere Portion. Die Erscheinung erklärt sich vielmehr

daraus, dass die Entwicklung im lateralen Teile des Ganglion sich später einleitet und von vorn nach hinten fortschreitet. Die Bildung von Fasern ist an der hinteren ventralen Portion noch rückständig.

Es darf auch nicht angenommen werden, dass die früher und die später erscheinenden Fasern etwa funktionell verschiedene wären,

dass die zunächst zwischen den Ganglienzellen sichtbaren und anscheinend das Ganglion durchsetzenden Fasern nur motorische, die später auftretenden sensible seien. Dagegen sprechen einmal die Verhältnisse an dem vordern Ganglion, dessen Nerven jedenfalls überwiegend sensible sind, dann aber auch die Erscheinungen an diesem zweiten Ganglion selbst. Es zeigt sich nämlich, dass von dem Stadium an, welches hier vorliegt, die motorische Wurzel sich so verhält, wie man es später immer antrifft: diese Wurzel durchsetzt das Ganglion seiner ganzen Höhe nach als ein einfacher kompakter Strang.

Da nun eine solche Konzentration der motorischen Fasern an den jüngeren Ammocoeten gleich nach dem Ausschlüpfen nicht angetroffen wird, könnte, im Gegensatz zu der eben zurückgewiesenen Annahme geschlossen werden, die motorischen Fasern erschienen merklich später und die in den Ganglien der Fig. 30 und 31 gezeichneten Züge von Fasern wären die sensiblen. Aber auch diese Annahme liesse sich nicht halten, denn es bestehen ja schon motorische, an visceralen Muskeln endende Nerven, die inneren Äste des Maxillaris und Mandibularis, bevor noch die motorische Wurzel als einheitlicher Strang im Ganglion sich darstellt. Es bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die motorischen Fasern erst vereinzelt das Ganglion durchziehen und dann an den sie zunächst trennenden Reihen der Ganglienzellen sich verschieben

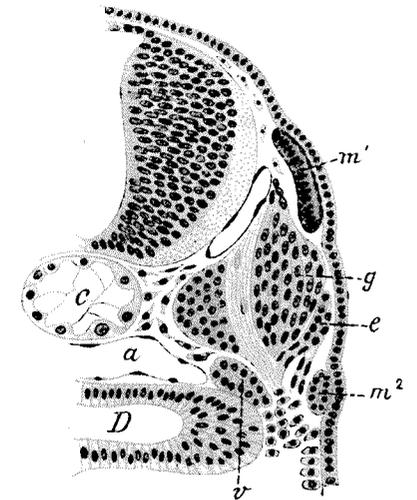


Fig. 36.

Ammocoetes Planeri 4 mm. ^{200/1}. g = zweites Hauptganglion des Trigeminus, von der motorischen Wurzel durchsetzt, e = viertes Epibranchialganglion, m¹ = oberer, m² = unterer Streifen des Seitenmuskels des Vorderkopfes im Querschnitt zu sehen, v = Visceralbogen, D = Darm, c = Chorda, a = Aorta.

und zusammenrücken. An einigen wenigen Exemplaren von 3.5—4 mm Länge habe ich es auch beobachtet, dass der später ausnahmslos kompakt und einheitlich erscheinende Strang zunächst in zwei bis drei gesonderten Portionen auftritt.

Das vierte Epibranchialganglion war in Fig. 36 nicht zu sehen, weil es in die Höhe gerückt ist, Fig. 37 lässt es an der lateralen Seite des Hauptganglion wahrnehmen.

3. Der Seitenmuskel des Vorderkopfes.

Nach dem Ausschlüpfen der Embryonen vollzieht sich ein Vorgang, der auf die schliessliche Lagerung der Ganglien, ihrer Hautäste, dann der Sinnesorgane, Auge wie Labyrinth, von wesentlichem Einflusse ist und hier berührt werden muss, bevor die um das Labyrinth gelagerten Ganglien zur Besprechung kommen.

Wie schon auseinander gesetzt worden ist, wird durch die Bildung der Labyrinthblase und der damit zusammenhängenden drei dorso-lateralen Ganglien das dorsale Mesoderm an dieser Stelle vollständig durchtrennt und der protische Teil desselben zerfällt dann allmählich, von der Labyrinthblase an bis zum Auge hin. Darauf bildet sich an dem jetzt freien vorderen Ende des ersten metaotischen Myotoms bei 3.5 mm langen Larven eine Muskelknospe, die an der Seite der Chorda, zwischen dieser und

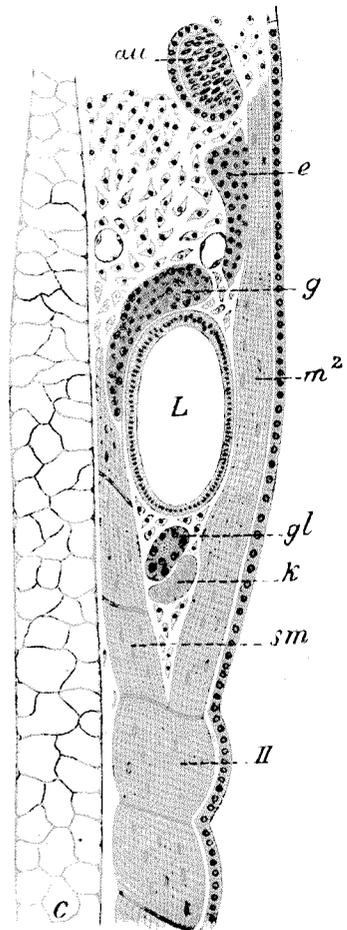


Fig. 37. Ammocetes Planeri 5 mm. 200*x*. Horizontalschnitt unterhalb der grössten Weite des Labyrinthes L. Gabelung der dorsalen Muskulatur, II = ursprünglich zweites metaotisches Myotom, bevor die Gabelung sich bildet, sm = ergänzte Stammreihe der Myotome, m² = unterer Streifen des Seitenmuskels des Vorderkopfes, c = Chorda, au = Auge, e = epibranchialer Strang, g = Gangl. acustico-faciale, gl = Gl. Glossopharyngei, k = Kiemenknorpel.

dem Gl. Glossopharyngei vorwächst und in regulärer Weise aus den Zellen ihrer medialen Wand Muskelplatten entwickelt. Gleichzeitig entsteht an dem jetzt zweiten metaotischen Myotom eine nach aussen gerichtete Knospe, die zwischen der Epidermis und den Ganglien von Vagus und Glossopharyngeus sich nach vorn erstreckt und gegenüber dem hinteren Pol der Labyrinthblase sich in einen oberen und unteren Streifen spaltet, welche je ober- und unterhalb des grössten Querdurchmessers der Labyrinthblase, hart an der Epidermis hinziehen, so dass zwischen diesen beiden Streifen die laterale Wand der Blase noch bis an die Epidermis reicht. Diese Vorgänge bewirken also eine Gabelung der dorsalen Muskulatur hinter dem Vagusganglion in eine mediale und laterale Reihe. Erstere bleibt einfach und kann als die Fortsetzung der Stammreihe der Myotome angesehen werden, letztere stellt den sekundär entstehenden Seitenmuskel des Vorderkopfes dar, der nicht einfach bleibt, sondern in zwei übereinander gelegene Bänder sich teilt. Das dorsale Band (M. lateralis capitis anterior superior) wächst rascher, als das ventrale (M. lat. cap. anterior inferior) und reicht bei 12 cm langen Ammoceten bis über die äussere Nasenöffnung hinaus, das andere bleibt stets ein wenig dahinter zurück, wird aber breiter in dorso-ventraler Richtung. Später tritt an diesem Seitenmuskel des Kopfes auch Segmentation auf. Bei 6 mm langen Exemplaren finde ich an dem dorsalen, M. lateralis cap. anterior super., erst ein Zwischenmuskelband, das sehr schräg von hinten und ventral nach vorn dorsal verläuft, an dem M. lat. capitis anterior inferior aber noch keine Gliederung.

Fig. 36 zeigt diese beiden Streifen des Muskels am Querschnitt und man sieht, dass, wie hinten die Labyrinthblase, so hier das zweite Hauptganglion des Trigemini zwischen den beiden Streifen zu liegen kommt. Dasselbe gilt auch für das Auge, die Streifen ziehen dorsal und ventral von dem Auge hin, sie umgehen die mit ihrer lateralen Fläche jetzt noch bis an die Epidermis reichenden Organe. Hierdurch kann nun der Irrtum entstehen, als wenn die Linse, das zweite Trigeminalganglion und das Labyrinth in demselben Horizont sich gebildet hätten, was durchaus nicht der Fall ist. Die Linse gehört ursprünglich einem tieferen Horizonte, dem epibranchialen an, die beiden anderen Organe entstehen als dorso-laterale höher; erst dadurch, dass

der Seitenmuskel des Vorderkopfes mit seinen beiden Armen ober- und unterhalb derselben hinzieht, kommen sie in denselben longitudinalen Muskelspalt zu liegen.

4. Die Labyrinthgruppe der Kopfnerven.

Zu dieser Gruppe gehören genetisch, ausser der Labyrinthblase, drei Hauptganglien und diesen entsprechen drei epibranchiale Ganglien. Die lateralen Anteile der drei Hauptganglien sprossen je an der vorderen, der medialen und der hinteren Wand der noch offenen Grube hervor (Fig. 14); an der Bildung des vordersten, des Facialisganglion, beteiligt sich aber auch die Epidermis vor der Grube. Von den drei Epibranchialganglien liegt das vorderste über der hyomandibularen, nicht durchbrechenden, sondern verstreichenden Tasche, die beiden folgenden, der Ordnung entsprechend, vor und über den nächsten sich öffnenden Taschen und zwar ist das dritte, dem Glossopharyngeus zukommende, das ursprünglich stärkste. Sekundär erfolgt eine Verschiebung, so dass die Ganglien den Visceralbögen entsprechend zu liegen kommen. — Getrennt auftretend vereinigen sich im Wachstum das Hauptganglion des Facialis und das des Acusticus und zwar mit beiden Anteilen, dem lateralen und medialen, es entsteht ein mächtiger Körper, der bei 4 mm langen Larven die Labyrinthblase am vorderen Pol und bis zur Mitte der medialen Wand umfasst und eng mit dem Epithel der Blase verbunden ist. An der Vereinigungsstelle erscheint die Ganglienmasse etwas eingeschnürt, so dass Schnitte, die darüber und darunter geführt werden, zwei Portionen aufweisen. — Die Wurzeln verhalten sich eigenartig. Das vorderste der hierher gehörigen Epibranchialganglien erhält, wie ich oben bereits erwähnte, eine eigene dünne Wurzel, die zwischen der Trigemini- und Facialiswurzel und zwar näher der ersteren verläuft; sie verschwindet bald. Die Hauptwurzel für das zusammenhängende mächtige Acustico-Facialisganglion ist proximal einheitlich und spaltet sich kurz vor dem Eintritt in die zwei, durch die Einschnürung getrennten Kuppen. Von dieser Hauptwurzel ist dann noch ein Strang zu unterscheiden, der hart hinter derselben an den Ductus endolymphaticus herantritt und diesen bis zu seiner Basis begleitet.

Diese Wurzelportion bringe ich, ihrer Lage und Verbindung nach, in Beziehung zu den centrogenen Zellen, welche sich vor der Bildung des Recessus in den Spalt der dorsalen Wand der Labyrinthblase einschalten, von welcher Stelle aus dann der Ductus hervorst wächst. Ich muss aber hinzufügen, dass ich nicht in der Lage gewesen bin, die Bildungsweise dieser eigentümlichen, später nicht mehr sicher nachweisbaren Wurzel aufklären zu können, namentlich nicht, ob sie sich centripetal oder centrifugal entwickelt. Ohne Zweifel liegt hier eine sehr alte Bildung vor.

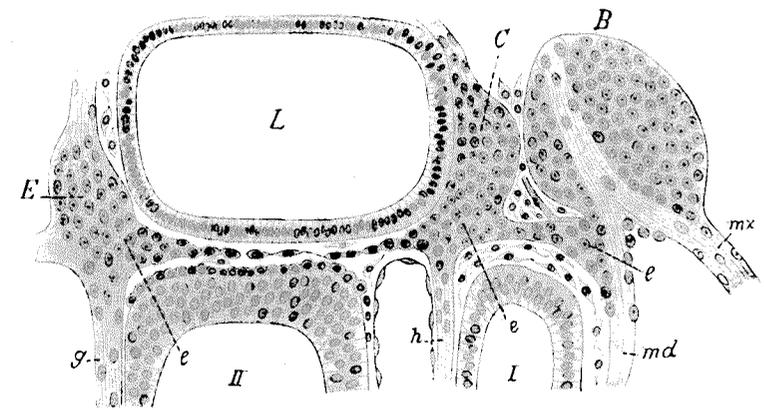


Fig. 38.

Ammocetes Planeri 4 mm. ^{100/1} Seitliche Ansicht der Haupt- und Epibranchialganglien von Facialis und Glossopharyngeus. L = Labyrinth, B = zweites Hauptganglion des Trigemini, C = Hauptganglion des Facialis, E = Hauptganglion des Glossopharyngeus, e = epibranchiale Ganglien, mx = N. maxillaris, md = N. mandibularis, b = Ramus hyoideus vom Facialis, g = N. glossopharyngeus, I, II = erste und zweite Kiementasche.

Das Ganglion des Glossopharyngeus löst sich von der Wand der Labyrinthblase und rückt caudal etwas ab; in noch auffälligerer Weise verlagert sich die Wurzel und nähert sich der Vaguswurzel derart, dass die genetische Zugehörigkeit des Glossopharyngeus zur Labyrinthgruppe gar nicht mehr bemerklich ist. Diese Zugehörigkeit bestand aber ursprünglich und zwar nicht allein für den lateralen, sondern auch für den medialen Anteil des Ganglion, denn ein sowohl von dem Wurzelgebiete der Trigemini-Gruppe, wie von dem des Vagus scharf abgegrenzter Abschnitt der dorsalen Neuralleiste liefert die centrogenen Elemente für den Acustico-Facialis, wie für den Glossopharyngeus. Diese Verschiebung der Wurzel des Glosso-

pharyngeus ist wohl mit bedingt durch das Wachstum der Labyrinthblase in longitudinaler Richtung.

Die beiden vordern Epibranchialganglien dieser Gruppe sind dem durch Verwachsung einheitlich gewordenen grossen Acustico-Facialis-Ganglion zuzurechnen, mit welchem beide zusammenhängen. Das vordere Ende des grossen Ganglion erstreckt sich verjüngt bis an das vordere dieser zwei epibranchialen Ganglien, das medial von der Labyrinthblase gelegene hintere Ende des kombinierten Hauptganglion, also die Acusticus-Portion desselben, hängt unterhalb der ventralen Wand der Blase durch eine Zellenkette mit dem zweiten Ganglion zusammen, Fig. 39, aber diese Kette verschwindet, bevor sie noch Fasern gebildet hat. Damit verliert das Acusticusganglion die Verbindung mit dem epibranchialen Strange, schon bevor eine knorplige Labyrinthkapsel erscheint.

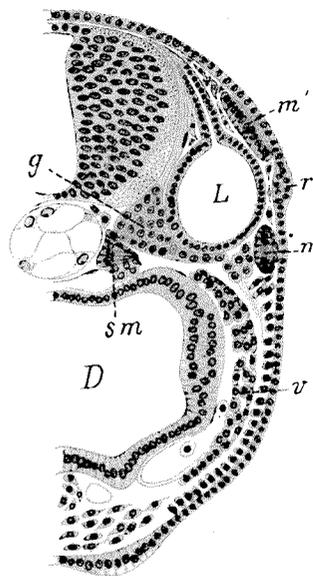


Fig. 39. Ammocoetes Planeri 4 mm. 22/1. Querschnitt durch die Labyrinthblase, vor dem Recessus labyrinthi, zeigt das Ganglion acustici, *g*, durch eine Zellenkette mit dem zugehörigen Epibranchialganglion verbunden. *r* = Plakode des Ramus recurrens vom Facialis, *L* = Labyrinth mit ductus endolymphaticus, *sm* = Vorderstes ergänztes Myotom der Stammreihe, *m*¹ = oberer, *m*² = unterer Streifen des Seitenmuskels des Vorderkopfes, *v* = Visceralbogen, *D* = Darm.

Es sind der Ramus hyoideus Facialis und der N. Glossopharyngeus, Fig. 38. Beide teilen sich in je einen inneren und äusseren Ast. Der letztere ist beim R. hyoideus wohl ein ausschliesslicher Hautnerv.

Noch vor dem Stadium, welchem diese Schilderung gilt, also noch bevor die Ammocoeten eine Länge von 4 mm ganz erreicht

haben, erscheint eine neue Plakode, als eine lange Epidermisleiste lateral von der Labyrinthblase, zwischen den beiden übereinander liegenden Streifen, in welche sich der Seitenmuskel des Vorderkopfes spaltet, Fig. 39, *r*. Von dieser Leiste gliedert sich eine Reihe von Zellen ab, entlang welcher ein Nerv auftritt, der vorn Anschluss an das Facialisganglion gewinnt, hinten, unter Umgehung des Acusticus und Glossopharyngeus, sich mit dem Hauptganglion des Vagus verbindet. Es ist der von Fürbringer als Ramus recurrens des Facialis bezeichnete Nerv, welcher, dorsal von dem epibranchialen Strange, sekundär eine Längscommissur zwischen zwei Hauptganglien herstellt, indem er zwei dazwischen gelegene Ganglien derselben Kategorie überspringt. Diese nicht ursprüngliche, später erworbene Verbindung findet ihre Erläuterung dadurch, dass bald danach der epibranchiale Strang sich durchtrennt.

5. Der Vagus und die fünf hintersten Epibranchialganglien.

Der laterale Teil des Vagusganglion liegt gleich anfänglich ein wenig mehr dorsal, als der des Glossopharyngeus, weil ja die dermatogenen Zellen des letzteren sich am hintern Pol der Labyrinthblase von deren Epithel abgliedern. Diese Lage beider Ganglien zu einander ist die bleibende. Die Bildungsweise des Vagusganglion ist dieselbe, wie die der vorausgehenden Hauptganglien, nur löst sich die Plakode nicht gleich vollständig von der Epidermis ab, sondern behält die Verbindung zunächst noch am hinteren Ende bei. An dieser Kontaktstelle besteht ein Epidermishügel, von einigen nach innen verlängerten Epidermiszellen gebildet. Dieser Hügel, oder richtiger gesagt, die Bildung eines einwärts vorspringenden Hügels, schreitet dann caudalwärts fort und zwar in Höhe der dorsalen Kanten der Myotome und dabei entsteht entlang der Epidermis auf diesem Wege ein heller Strang, der das Vagusganglion mit dem fortrückenden Hügel verbindet. An diesem lösen sich fortlaufend Zellen von der Epidermis ab und bleiben mit dem Strange in Verbindung. Mit der Verlängerung isoliert sich der Strang, wird fibrillär, zeigt Kerne an der Oberfläche, ganz vereinzelt auch im

Innern und stellt den Nerven dar, den bereits G. Born aufgefunden (12) und als Accessorius gedeutet hat, den Schlemm und D'Alton aber zuerst als N. lateralis bezeichneten (13. S. 270). Von diesem tiefen Seitennerven, wie Stannius denselben nennt, wird später noch die Rede sein. Nach der Abgliederung wird der Nerv ventralwärts verlagert und kommt zwischen den Myotomen und der meningealen Lamelle zu liegen.

Bei 4 mm langen Ammonoeten sind bereits alle acht Paar Kiementaschen deutlich nachweisbar und über jeder der fünf hinter dem Glossopharyngeus gelegenen Taschen hat sich ein Epibranchialganglion von der Epidermis isoliert und eine Längscommissur ver-

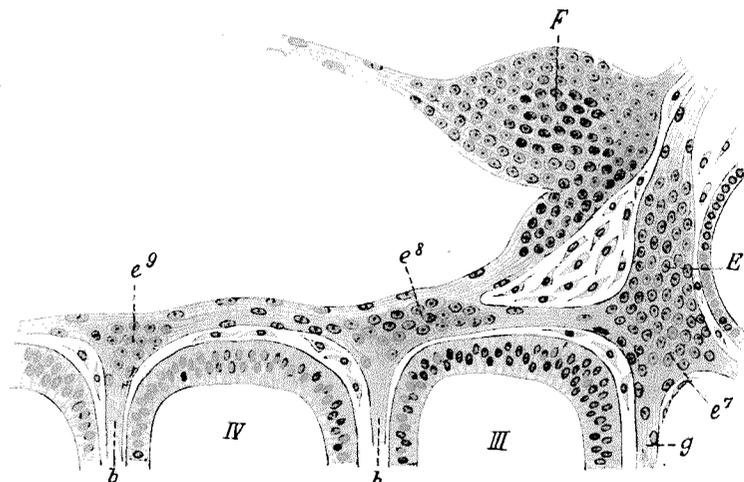


Fig. 40.

Ammonoetes 4 mm. Seitliche Ansicht der Vagusgruppe ^{40/1}. E = Hauptganglion des Glossopharyngens, F = Hauptganglion des Vagus, e⁷, e⁸, e⁹ siebentes, achttes, neuntes Epibranchialganglion, g = N. glossopharyngeus, b = Branchialnerven des Vagus, III = dritte, IV = vierte Kiementasche.

bindet dieselben zu einer kontinuierlichen Kette. Mit dem vierten postoralen Epibranchialganglion, dem achten der Gesamtreihe, hängt das Hauptganglion des Vagus durch einen starken Strang zusammen, welcher Gangliencharacter hat. Das ist die einzige Verbindung des Vagusganglion mit dem epibranchialen Strang.

Die von den sechs hintersten Ganglien des epibranchialen Stranges ausgehenden branchialen Nerven verhalten sich ganz so, wie die des Trigemini und Facialis. Sie treten an die Aussenfläche des Visceralbogens und spalten sich in den Ramus internus und

externus. Der erstere senkt sich in die Kiemensmuskeln, zunächst in die Constrictorengruppe ein, der äussere Ast verläuft direkt zur Epidermis und endet in einem Höcker derselben. Beide Zweige bestehen aus einem leicht gestrichelten Plasmastrang, der Kerne enthält. Der Epidermishügel, in den der äussere Ast direkt übergeht, indem seine stark lichtbrechende, fein fibrilläre Substanz mit dem Plasma der Zellen confluiert (Fig. 42), bildet sich nicht etwa zu einem Hautsinnesorgane um, sondern stellt nur den Ausgangspunkt dar, von welchem aus die Endzweige sich weiterhin unter Beteiligung der Epidermis ausbilden. Dieser Höcker entspricht demjenigen am jeweiligen Ende des N. lateralis.

Aber ausser diesen typischen Branchialnerven kommen hier noch andere Nerven in Betracht, die zum spinalen System zu rechnen sind. Es ist einleitend im Heft II gesagt worden, dass die dorsale Neuralleiste am Kopfe auch die Anlagen spinaler Nerven entwickelt, Zellenketten, die zur Seite des Hirns, einwärts von den Myotomen bis an die Chorda und Aorta sich erstrecken, und manche der vorausgehenden Bilder haben solche Zellenreihen aufgewiesen wie Fig. 19, s. Zur Seite der Chorda und Aorta entstehen daraus Zellenanhäufungen. Diese sind im Bereiche der vorderen Kopfnerven nach dem Ausschlüpfen nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen, wohl aber im Gebiete des Glossopharyngens und Vagus. Einen solchen Zellenhaufen zeigt Fig. 42 bei s. Von der centralen Seite her, in einer Richtung, die auf die Vaguswurzel zurückführt, zieht ein fibrillärer Strang an diese Gruppe heran und ein Nerv entspringt daraus, der einerseits mit dem Branchialnerven anastomosirt, andererseits Zweige abgibt, die den Aortenbogen begleiten. Ich zweifle im Grunde nicht daran, dass es sich hier um sympathische Ganglien handelt, welche tiefe Kiemennerven abgeben. Aber völlig gesichert ist diese Deutung nicht, denn unzweideutige Ganglien sind in derselben Region an älteren Ammonoeten nicht nachweisbar. Ich komme später noch auf diese Nerven zu sprechen.

Und noch eine andere Gruppe spinaler Nerven trifft man im Bereiche von Glossopharyngens und Vagus. Die Ganglien und Wurzeln dieser beiden hintersten Kopfnerven liegen innerhalb jener oben S. 41 besprochenen Muskelgabel hinter dem Labyrinth, deren äusserer Ast als secundär entstandener Seitenmuskel des Vorderkopfes nach vorne zieht, während der innere kürzere Ast die Stamm-

reihe der Myotome fortsetzt. An diesem inneren Zuge bestehen um die hier geschilderte Zeit des Larvenlebens drei Segmente. An diese drei Segmente treten Nerven heran und heften sich an die dorsale Kante derselben. Der Nerv für das vorderste dieser Myotome stammt

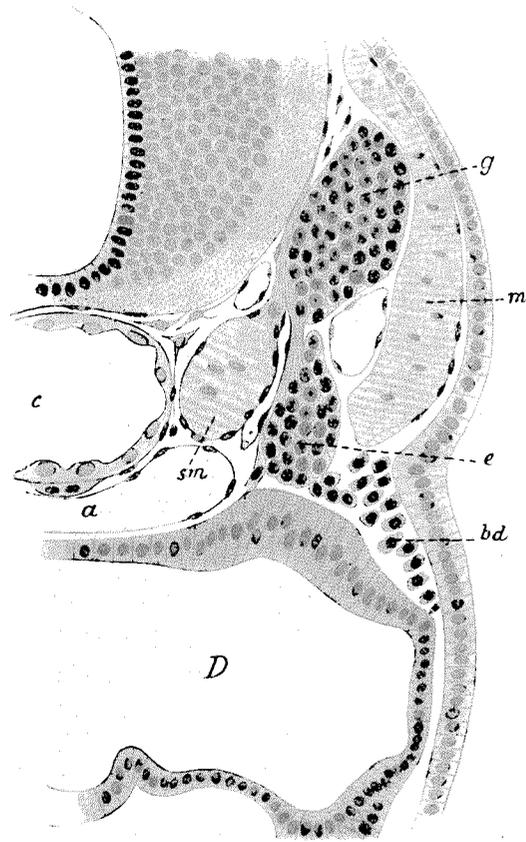


Fig. 41.

Ammonoetes 4 mm. ⁴⁰⁰/t. *g* = Hauptganglion des Vagus, *e* = Epibranchialganglion, *sm* = Myotom der Stammreihe, *m* = Seitenmuskel des Vorderkopfes, *c* = Chorda, *a* = Aorta, *D* = Darm, *bd* = Branchiodermis.

aus der Wurzel des Facialis und ist schwer nachzuweisen, weil der Teil zwischen Labyrinth und Hirn eingeklemmt liegt. Der nächst hintere Nerv geht aus der Wurzel des Glossopharyngeus, der dritte aus der des Vagus hervor. Diesen habe ich in Fig. 41 abgebildet. Längs der

Innenfläche des Hauptganglion verläuft, wie diese Fig. es zeigt, ein Strang und verbindet sich mit der dorsalen Kante des ganz frei liegenden Myotoms. Da ich in dieser Region bei 4 mm bis 5 mm langen Ammonoeten keine Spur von ventralen Spinalnerven finde, sind diese aus dorsalen Wurzeln stammenden, an die dorsale Kante der drei Myotome herantretenden Nerven als motorische anzusehen. Sie verhalten sich

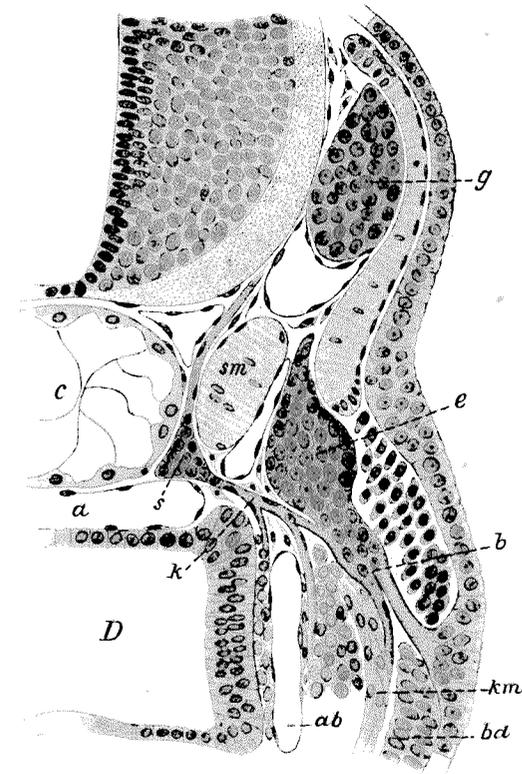


Fig. 42.

Ammonoetes 4 mm. ⁴⁰⁰/t. *g* = Hauptganglion des Vagus, *e* = Epibranchialganglion, *s* = Sympathisches Ganglion mit spinaler Wurzel, *b* = Branchialnerv in äusseren und inneren Ast sich spaltend, *k* = tiefer Kiemennerv, *ab* = Aortenbogen, *a* = Aorta, *c* = Chorda, *D* = Darm, *km* = Kiemermuskeln, *bd* = Branchiodermis.

mithin durchaus primitiv, nämlich genau so, wie die dorsale Neuralleiste es ursprünglich am ganzen Körper zeigt. Sie wächst bekanntlich durchweg bis zur dorsalen Kante der Myotome und tritt mit diesen in enge Verbindung, segmental sich zu den Zellenanhäufungen

verbreiternd, die ich als Primärganglion bezeichnet habe. Auch hier, an den distalen Enden dieser drei dorsalen motorischen Nerven, sind noch Kerne zu sehen, die mit Ganglienkernen übereinstimmen, aber sie erscheinen wie im Zerfall. — Diese Verhältnisse erscheinen mir um so mehr beachtenswert, als es sich dabei nicht um primitive Myotome, sondern um sekundär hervorgesprossene handelt, aber, was andererseits zu berücksichtigen ist, um larvale Organe. Während der äussere Seitenmuskel des Vorderkopfes persistiert, verschwinden diese medial vom Labyrinth gelegenen Myotome. Ammocoeten von 12 cm Länge zeigen noch Reste derselben, Tiere, die in der Metamorphose begriffen sind, keine Spur mehr.

Die Figg. 41 und 42 sind ein und derselben Querschnittserie entnommen, indem ein Schnitt zwischen den beiden hier gezeichneten übersprungen wurde. Der vordere Querschnitt, Fig. 41, zeigt das Vagusganglion in Verbindung mit dem epibranchialen und trifft die dritte Kiementasche. Aus der Vaguswurzel, medial vom Hauptganglion, zieht ein Nervenstrang zu dem vorliegenden inneren Myotom, sm. Der weiter caudal hergestellte Schnitt, Fig. 42, zeigt Haupt- und Epibranchialganglion getrennt, trifft den Visceralbogen und den Branchialnerv in seiner Ramification und Anastomose mit den erwähnten tiefen Kiemennerven, die aus dem praesumptiven sympathischen Ganglion hervorgehen.

Aus dem hinter der 8^{ten} Kiementasche gelegenen letzten Ganglion des Epibranchialstranges gehen Endäste hervor. Besondere Beachtung erheischt der hinterste Branchialnerv. Sein äusserer Ast ist beträchtlich stärker, als der innere und verhält sich eigenartig; nach Abgabe eines Hautzweiges an die Epidermis verläuft er hinten um die Kiementasche herum in ventraler Richtung, um sich in der Ventralregion nach vorn zu schlagen. Ich will hier bereits bemerken, dass dieser hinterste Ramus posttrematicus zu einem Nervus recurrens Vagi wird.

Diejenige Entwicklungsphase, auf welcher das eben beschriebene System der Kopfnerven und Ganglien die volle Höhe seiner Ausbildung erreicht, finde ich bei Ammocoeten des *P. Planeri* vertreten, welche zwischen 4 und 5 mm lang sind. Dann ist auch die Längscommissur zwischen dem Facialis- und Vagusganglion, der Ramus recurrens des Facialis von der Epidermis abgegliedert und die Linse von dem vordersten Epibranchialganglion abgerückt. Ein Gesamt-

bild dieses Systems, alle Ganglien und die branchialen Nerven umfassend, habe ich bereits früher gegeben (2 S. 41). Ich reproduciere es hier in Fig. 45, aber mit einigen, wenn auch nicht bedeutenden Änderungen, die spätere Untersuchungen an reichlicherem Material nahe legen. Das neue Bild schliesst sich genauer an die natürlichen Verhältnisse an. In einem Punkte habe ich mir erlaubt vorzugreifen, indem ich den erst später in dieser Ausdehnung nachweisbaren N. recurrens Vagi, der aus dem hintersten Epibranchialganglion entspringt, in die Abbildung aufnahm.

Ex bibl. univ. Dorp.

Dritter Abschnitt.

Die Metamorphose des larvalen Nervensystems des Kopfes.

Ammocoeten, die die Gesamtlänge von 5 mm im Wachstum zu überschreiten beginnen, zeigen eine zunehmende Annäherung der drei vordersten Hauptganglien. Das erste und zweite kommen miteinander fast in Berührung, das zweite und dritte berühren sich unmittelbar, ohne dass diese Ganglien entsprechend an Grösse zugenommen hätten; in der sagittalen Ansicht erscheinen sie eher verkleinert. Zum Teil wird dieser Vorgang jedenfalls durch die Rückbildung der hyomandibularen Tasche bedingt, die eine Verkürzung des vordersten Abschnittes des Kiemendarmes zur Folge hat; der Hyoödbogen und damit auch die Hyobranchialtasche nähern sich dem Stomodaeum. — Das Auge erfährt eine Änderung seiner Lage, durch Drehung um eine vertikale Axe, so zwar, dass der zuerst fast direkt nach hinten sehende Scheitel der Linse sich nach aussen richtet.

Diese Verkürzung der Strecke und dieses Aneinanderrücken der Teile macht sich besonders bemerklich an der Kette der drei epibranchialen Ganglien, die sich zwischen der Linse und dem zweiten Hauptganglion befinden. Das dritte dieser kleinen Ganglien, in welches die Wurzel des Abducens eintritt, vereinigt sich vollständig

mit dem zweiten Hauptganglion und die Abducenswurzel wird verdeckt. Das erste und zweite Epibranchialganglion sind bei 6—7 mm langen Exemplaren dadurch noch nachweisbar, dass das erste Hauptganglion die Verbindung mit diesen beiden Ganglien, wie sie vorher so deutlich hervortritt (vgl. Fig. 36), zunächst noch bewahrt. Aber die beiden vordersten Epibranchialganglien erfahren eine histologische Umwandlung, die Ganglienzellen schwinden und Fasern vermehren sich, man sieht Kerne zwischen den zunehmenden Faserzügen ohne deutlich umgrenzte zugehörige Zellkörper. Die Situation ändert sich in der Weise, wie ein Vergleich der Figg. 43 und 35 es er-

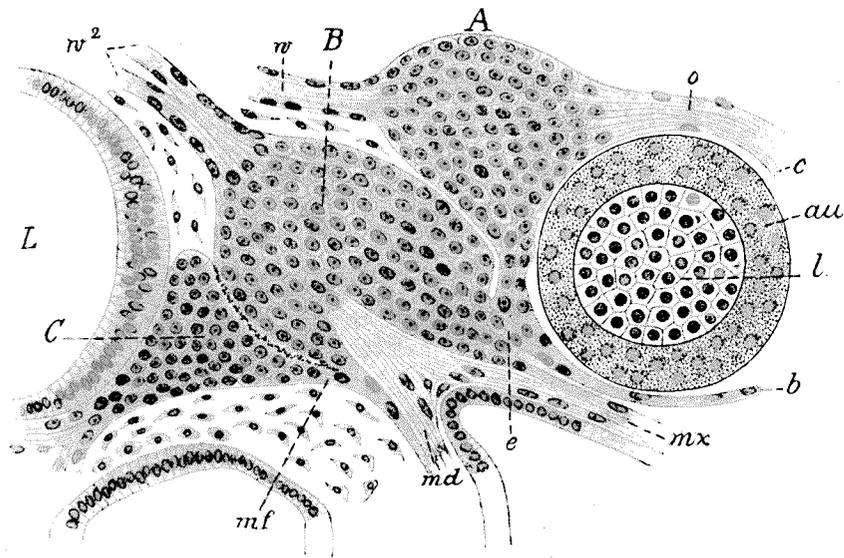


Fig. 43.

Ammonoetes Planeri 6,5 mm. ^{500/1}. Sagittale Ansicht der Trigeminiisgruppe und des Gl. Facialis. au = Augenblase, l = Linse, A = erstes, B = zweites Hauptganglion des Trigeminiis, C = Hauptganglion des Facialis, e = reducierte Epibranchialganglien, o = N. ophthalmicus, c = N. ciliaris, b = N. buccalis, mx = N. maxillaris, md = N. mandibularis, mf = Ramus mandibularis vom Facialis, w = Wurzel des ersten, w² = Wurzel des zweiten Hauptganglion. Der Trochlearis ist vom Schnitte nicht getroffen, der Abducens verdeckt. L = Labyrinth.

giebt. Man sieht das erste Hauptganglion sowohl in Verbindung mit dem nach vorn verlaufenden Ophthalmicus superficialis, wie nach hinten mit der Masse des zweiten Hauptganglion.

Anders, als in dieser prootischen Region, verhält es sich hinter dem Facialis. Der Abstand des Facialisganglion von dem des Glosso-

pharyngeus nimmt zu, indem die Labyrinthblase sich in sagittaler Richtung verlängert, wobei aber das Ganglion des Facialis die intime Verbindung mit dem vordern Ende der Blase behält.

Damit wird zugleich der epibranchiale Strang zwischen Facialis und Glossopharyngeus gestreckt und verdünnt sich. Es leitet sich eine später hier erfolgende Unterbrechung ein. — Der epibranchiale Strang hinter dem Labyrinth erfährt durch Nachbargebilde eine beträchtliche Verlagerung. Die Myotome wachsen ventralwärts vor und wenn dieses Wachstum in der Kiemenregion auch nur bis an den Horizont der Spiracula reicht, d. h. bis zur Längsfurche, in welche bei Ammonoetes alle Spiracula münden, so wird dadurch der epibranchiale Strang mit seinen Ganglien doch von der Epidermis abgedrängt und weit medialwärts verschoben. Andererseits verlagern die unterdessen aufgetretenen Kiemenknorpel, die bis an die Chorda heranwachsen, den Strang in dorsaler Richtung. Aus der Epidermis entstanden, kommt er schliesslich hart an der Aussenseite der Vena cardinalis interna zu liegen.

Alle diese Veränderungen vollziehen sich so rasch, dass an Ammonoeten von 6,5 mm Länge der Gesamtcomplex der Kopf-ganglien, namentlich so weit es die Teile des epibranchialen Stranges betrifft, bereits ein ganz anderes Bild bietet, als es sich bei den um 1,5 mm kürzeren Exemplaren zeigt. Wer die Fig. 43, ohne Kenntnis der vorausgehenden Stadien betrachtet, könnte aus diesem Bilde gar nicht auf die Praeexistenz besonderer gut begrenzter epibranchialer Ganglien in dieser Region schliessen. Auch die beiden Epibranchialganglien des Acustico-Facialis erscheinen nicht mehr in bestimmter Abgrenzung, das vordere namentlich, aus welchem der N. mandibularis hervorgeht, ist zellenärmer geworden. Zwischen dem zweiten Trigeminiisganglion und dem Ganglion des Facialis ist die Grenze nur noch durch eine dünne Lage von Pigmentzellen markiert, so nahe sind sie an einander geschoben. Hinter dem Labyrinth erfolgen gleichfalls Veränderungen. Epibranchiales Ganglion und Hauptganglion des Glossopharyngeus haben sich derart vereint, dass weder am Umriss, noch an Schnittflächen eine Grenze zwischen beiden Teilen hervortritt. Die Commissur zwischen dem ventralen Ende dieses jetzt einheitlichen Ganglion und dem nächstfolgenden Epibranchialganglion, also dem ersten zum Vagus gehörigen, wird schwächer, es leitet sich auch hier eine bevorstehende Unterbrechung des epibranchialen Stranges ein.

Das Vagusganglion bewahrt seine Lage dorsal und medial von dem des Glossopharyngeus. Der Ramus recurrens Facialis tritt von aussen und vorn her in das Ganglion ohne Verbindung mit dem Glossopharyngeus. — Der N. lateralis Vagi hat sich bei 7 mm langen Exemplaren bis über den Anus hinaus gebildet und endet an einem Epidermishöcker. —

Alle Ganglien enthalten bei Ammocoeten von 5—6 mm Länge nur eine Art von Zellen, typische junge Ganglienzellen und wenn vorher, in dem Stadium, das die Bildung ein- und austretender Faserzüge aufweist, die zwischen diesen Fasern in reihenförmiger Ordnung gelagerten Zellen am fixierten Präparate sich länglich gestreckt zeigen und entsprechend verlängerte Kerne haben, so gleicht sich das später aus, indem die Zellen etwas auseinander rücken. Sie erscheinen dann alle rundlich polygonal, durchschnittlich von annähernd gleicher Grösse mit sphärischem Kern und scharf hervortretendem Nucleolus. Von anderen, etwa mesodermalen Zellen ist innerhalb der Ganglien keine Spur zu sehen und es zeigt sich auch keine Ansammlung solcher Elemente an der Peripherie derselben.

Alle Nerven und die Wurzeln verhalten sich ebenfalls gleichartig. Es sind gefaserte Stränge mit zahlreichen in kurzen Abständen stehenden Kernen an der Oberfläche, spärlichen und chromatinarmen Kernen im Innern der hellen fibrillären Masse. — An Querschnitten durch einen stärkeren Nervenstamm oder eine starke Wurzel lässt sich feststellen, dass eine Scheide, die als einfache Contour erscheint, mit den oberflächlich gelagerten Kernen verbunden ist. Es hat sich ein primitives Perineurium (Epineurium, Retzius) gebildet und dieses umschliesst die fibrilläre Masse, an welcher eine Sonderung in discrete Nervenfasern noch nicht existiert. Haben die Ammocoeten die Länge von 6 mm überschritten, so treten neue Erscheinungen an diesen primitiven Nerven auf. Es zeigen sich in zunehmender Zahl rundliche Zellen im Innern der Wurzeln und der Nervenstämme und gleicherweise in den Ganglien zwischen den typischen Ganglienzellen. Diese Einwanderung geht centrifugal vor sich. In manchen Fällen sieht man die Wurzel eines starken Nerven, des zweiten Trigemini, des Facialis, ganz überladen von diesen Zellen und dieselben in geschlossener Masse aus der grauen Substanz des Nachhirnes durch die weisse Substanz hindurch bis in die Wurzel sich erstrecken. In besonders auffälliger Weise habe

ich diese Erscheinung an einem 6,5 mm langen Ammocoetes von *P. marinus* angetroffen. Das Exemplar verdanke ich Herrn Collegen H. B. Pollard, dem es Miss Julia B. Platt überlassen hatte. Es war sehr gut erhalten.

Die Zeichnung in Fig. 44 ist nach diesem Objecte entworfen und stellt die Wurzel und einen Teil des Ganglion vom Facialis dar. Wie man sieht, ergiesst sich ein mächtiger Strom cen-

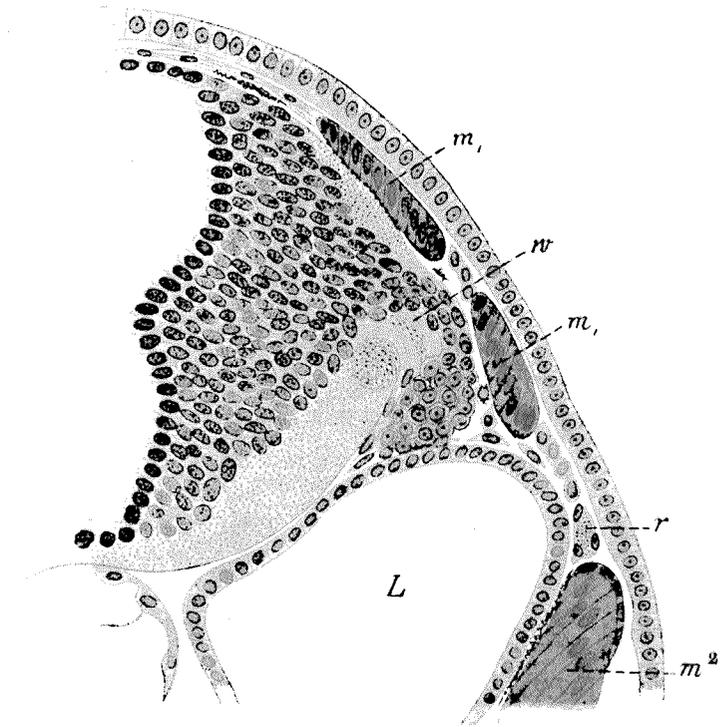


Fig. 44.
Ammocoetes von *P. marinus*. 6,5 mm lang. ^{550x}. L = Labyrinthblase, w = Wurzel des Facialis, erfüllt von auswandernden centrogenen Zellen, m¹ = oberer, m² = unterer Streifen des Seitenmuskels des Vorderkopfes; der obere Streifen hat sich weiter gespalten, r = Ramus recurrens Facialis.

trogener Zellen aus der grauen Substanz, die weisse vollständig durchbrechend, in die Wurzel hinein.

So imponierend, wie hier, ist das Phänomen in der Regel nicht zu erblicken, aber stets sieht man in dieser Larvenphase einen Vor-

sprung der grauen Substanz gegen die Wurzeln sich richten und Rundzellen reihenweise aus diesem Vorsprunge auswandern.

Es erfolgt also, und zwar bei *Ammocoetes* relativ spät, ein zweiter Exodus centrogener Zellen durch die Wurzeln in die Ganglien und peripheren Nervenbahnen, nachdem lange vorher der erste Exodus aus den Neuralleisten die Ganglien und die Zellenketten als erste Anlagen der Nerven geliefert hatte, soweit letztere nicht von der Epidermis stammen. Dass dieser Prozess centrifugal in den Nerven vorschreitet, lässt sich besonders deutlich an längeren Nerven nachweisen. — Die Bestimmung dieser Zellen der zweiten Auswanderung kann nicht zweifelhaft sein, denn nunmehr beginnt innerhalb der Ganglien die Bildung der kernhaltigen Kapseln um die Ganglienzellen und innerhalb der peripheren Nerven die Bildung der Schwann'schen Scheiden um stärkere und schwächere Portionen der fibrillären Masse der primitiven Nervenstämmе. Kapseln der Ganglienzellen und Schwann'sche Scheiden der Nervenfasern schliessen kontinuierlich an einander. — Es eignen sich besonders die in einer Reihe liegenden Ganglien an dem epibranchialen Strang hinter dem Vagus dazu, um das centrifugale Fortschreiten dieser Vorgänge zu beobachten. Den hinteren Ganglien fehlen noch die Kapseln, wenn sie an den vordern schon bestehen, oder in Bildung begriffen sind. — Die eingewanderten Zellen umgreifen die Ganglienzellen sichelförmig. Ob mehrere Zellen an der Bildung einer Kapsel sich beteiligen, oder ob die Kapselzelle mehrkernig wird, während sie die Ganglienzelle umwächst, ist an diesem Objecte schwer zu unterscheiden. Jedenfalls hat die junge Kapsel mehrere Kerne.

Diese Vorgänge ziehen sich in die Länge. An einem sehr schön fixierten und durchgefärbten Exemplar von 19 mm Länge, das ich Herrn Kollegen Ph. Stöhr verdanke, finde ich an den meisten Zellen aller Kopfganglien ausgebildete Kapseln und die Wurzeln sowohl wie die peripheren Nerven sind reich mit Kernen an den Fasern ausgestattet. Diese Kerne an den Fasern werden länglich, erreichen aber viel später erst die Form von schlanken langen Stäbchen, durch welche die Nervenfasern erwachsener *Ammocoetes* charakterisiert sind.

Während dieser histologischen Metamorphose der Ganglien und Nerven des Kopfes vollziehen, resp. vollenden sich auch die Veränderungen an dem Komplex der Ganglien und ihrer Ver-

bindungen, wodurch der larvale Nervenapparat des Kopfes, wie derselbe auf der Höhe seiner Entwicklung in Fig. 45 sich darstellt, in die definitive Gliederung übergeführt wird. Diese ist bei *Ammocoetes* von 20 mm Länge schon vollständig erreicht und erscheint in der Gestaltung, die die Fig. 46 wiedergibt. Die Umwandlung setzt sich aus folgenden Vorgängen zusammen:

1. Der epibranchiale Strang, *Tractus epibranchialis* wird an zwei Stellen vollständig unterbrochen und zwar vor und hinter dem Ganglion des *Glossopharyngeus*, welches ja, wie erwähnt, das zugehörige Epibranchialganglion jetzt mit enthält. Von dem ursprünglich zweiten Epibranchialganglion des *Acustico-Facialis*, dem ursprünglich sechsten hinter der Linse, Fig. 46 *es*, welches sich in die Länge gestreckt und sich dabei in zwei Portionen ausgezogen hat, läuft zwar noch ein Faserstrang, *bp*, nach hinten, aber nicht in dem Niveau des epibranchialen Stranges, d. h. nicht über den Kiemenbogenknorpeln, sondern tiefer, sich unter die Knorpel senkend. Dieser Strang erreicht das *Glossopharyngeus*-Ganglion nicht, sondern zieht ventral von diesem und den Vagusganglien unmittelbar über dem Kiemendarm nach hinten, an die grossen Kiemengefässe Zweige abgebend. Ich bezeichne diesen Nerven vorläufig als *N. branchialis profundus* und komme später noch auf denselben zu sprechen. — Auch der direkte Anschluss des *Gl. Glossopharyngei* an das erste zum Vagus gehörige Epibranchialganglion ist verloren gegangen, nachdem diese Commissur schon vorher sich verdünnt hatte, wie in Fig. 38 zu sehen ist. Es ist aber andererseits jetzt eine Verbindung des *Gl. Vagi* mit dem *Gl. Glossopharyngei* zu sehen. Wann und wie diese Verbindung entsteht, habe ich nicht ermitteln können. Ein allmähliges Zusammenrücken der Wurzeln beider Nerven liess sich beobachten und es könnte sich um eine ursprüngliche *Glossopharyngeus*wurzel handeln, die sich an das Vagusganglion angeschlossen hat.

2. An dem vorderen, vor dem *Facialis* gelegenen Abschnitte des *Tractus epibranchialis* erfolgt eine Längsspaltung in zwei dorso-ventral über einander gelegene Züge, Fig. 46 *es* und *ei*. Der obere Zug unterhält dauernd eine Verbindung zwischen der vorderen ventralen Ecke des *Facialis*ganglion, einem konischen Vorsprunge an der lateralen Seite des zweiten *Trigeminus*ganglion und, weiter ziehend, mit der ventralen Ecke des ersten *Trigeminus*ganglion. Diese drei Punkte ent-

branchialis, nämlich mit zwei epibranchialen Ganglien, dem ersten von der Linse sich abgliedernden und dem zweiten. Diese beiden Ganglien schwinden zwar als solche, damit aber nicht die Verbindungen, welche sie vermittelten.

Schwieriger ist es, die Bildungsweise des zweiten, mehr ventral gelegenen, aus der Längsspaltung des Tractus epibranchialis hervorgegangenen Zuges, *ei*, zu verstehen. Derselbe erscheint als ein ebenfalls aus der vorderen ventralen Ecke des Facialisganglion entspringender Nerv, welcher, ohne mit den Ganglien des Trigeminus direkte Verbindungen einzugehen, nach vorn zieht und als *N. buccalis* ausläuft. Der vordere Abschnitt des *N. buccalis* besteht aber schon früh, zu dem Zeitpunkte, wo die Linse sich von dem ersten Epibranchialganglion abgliedert und entspringt dann aus diesem ersten Epibranchialganglion (Fig. 35 *b*). Der in Fig. 46 mit *b* bezeichnete *R. buccalis* des Facialis zeigt also in Anfang und Ende Congruenz mit dem larvalen Tractus epibranchialis, denn er entspringt aus jener Ecke des Facialisganglion, welche ursprünglich in diesen Tractus auslief und endet als ein Nerv, welcher zuerst als ein vorderer Ausläufer des epibranchialen Tractus auftrat. Es ist darnach klar, dass derselbe in ganzer Länge, vom *Gl. Facialis* an bis zum Auge, von dem Tractus sich abgespalten hat. — Bei einem *Ammocoetes* von 6,5 cm Länge habe ich in dem Verlauf des *Buccalis*, da wo derselbe den *N. mandibularis* aussen kreuzt, noch zwei Ganglienzellen gesehen. — Fürbringer bezeichnet diesen Nerven von *Petromyzon* als *R. anterior Facialis*; nach den Aufschlüssen, die Van Wijhe über den *R. buccalis* der Selachier gegeben hat (15 S. 26), kann ich nicht daran zweifeln, dass der Nerv dem *Buccalis* der letzteren homolog ist. Er zieht bei *Petromyzon* ventral vom *N. ophthalmicus* und ziemlich parallel mit demselben in dem Raume zwischen dem oberen und unteren Arme des Seitenmuskels des Kopfes nach vorn unter der Haut hin und giebt Zweige an Hautsinnesorgane der oberen Seitenlinie nach Langerhans ab (vgl. 10 Taf. I, Fig. 1 und 2, *b*), wie der *Ophthalmicus* die vorderen Organe der Rückenlinie (10 Fig. 1 und 4, *a*) innerviert.

3. Der aus der dorsalen Ecke des Facialisganglion hervortretende *R. recurrens Facialis* (Fürbringer), *r*, erhält eine Verbindung durch einen feinen Faden mit dem als lateraler Vorsprung des zweiten Trigeminusganglion beharrenden Epibranchialganglion und, durch Gabelung des

Fadens, auch mit der aus dem Tractus epibranchialis hervorgegangenen Commissur zwischen den drei vorderen grossen Ganglien.

4. Die Bildung der Knorpelkapsel des Labyrinths bewirkt die Trennung des Facialis- vom Acusticusganglion. Diese Bildung leitet sich bei 8—10 mm langen *Ammocoetes* ein und ist bei 15—16 mm langen Exemplaren vollendet. Im Verlauf des Vorganges wuchert von der ventralen Seite her Bindegewebe in das Ganglion ein und scheidet die vordere von der hinteren Portion, welche vorher nur durch eine Einschnürung sich von einander absetzten. Die hintere Portion kommt innerhalb der Kapsel zu liegen als *Gl. Acustici*, die vordere, das Facialisganglion, bleibt vor- und unterhalb der Kapsel. Die Wurzeln beider Ganglien treten, wie bekannt, durch die nachbleibende Lücke an der medialen Wand der Kapsel in den Kapselraum hinein und die Facialiswurzel gelangt dann durch ein Loch vorn an der ventralen Kapselwand zum Ganglion.

5. Der hintere Teil des Tractus epibranchialis, der nur noch mit dem Hauptganglion des Vagus die Verbindung behält, persistiert als *N. branchio-gastricus*. Derselbe behält seine Ganglien, die aber an der ventralen Seite liegen, während die dorsale einen aus schmalen und breiten Fasern bestehenden Strang darstellt. Je weiter nach hinten, umso mehr nehmen die breiten Fasern an Zahl zu, die schmalen ab.

Von den Ganglien des *N. branchio-gastricus* entspringen in regelmässiger Folge die *Nervi branchiales*, wobei sich Ganglienzellen häufig weit in den Verlauf der inneren Aeste dieser Nerven hinein verlagert zeigen.

Ueber das hintere Ende des *N. branchio-gastricus* lauten die bisherigen Angaben nicht ganz übereinstimmend. Schlemm und D'Alton wollen gesehen haben, dass der Nerv bei *P. marinus* nach Abgabe der untersten Branchialnerven längs der knorpeligen Herzkapsel an den Oesophagus trete, so zum Magen gelange und da in feine Endzweige zerfalle (13 S. 272). Nach Joh. Müller überschreitet der Nerv bei *Petromyzon* wohl nicht die Kiemenregion. P. Langerhans hat den Nerven nicht kontinuierlich von der Kieme her verfolgt, sondern nur den Oesophagus untersucht und an Schnitten jederseits ein subserös gelegenes Nervenstämmchen gefunden, das am Mitteldarme in einen tiefer gelegenen Plexus sich auflöse (10 S. 47). Ch. Julin giebt an, der Endstamm laufe an der Aussenseite der *Vena jugularis*, sende Zweige an's Herz und gelange dann durch das

Mesenterium an den Oesophagus. — Bisher ist aber ein Endzweig übersehen worden, der ein besonderes Interesse erweckt. Ich finde bei Ammonoeten von 6—12 cm Länge folgende Verhältnisse:

Ungefähr in der Mitte des Kiemendarmes beginnt an dem Branchio-gastricus eine Sonderung; zwei Portionen des Stranges werden durch Pigment abgegrenzt; die dorsal gelegene besteht überwiegend aus breiten Fasern, die ventrale hat mehr schmale Fasern und führt die Ganglien. Hinter der sechsten Kiementasche oder auch schon früher, rückt der die breiten Fasern enthaltende Strang lateral und löst sich von dem Ganglienstrange ab. Dieser setzt die Richtung des Nerven fort, entsendet die innern Branchialzweige für das vorletzte und letzte Kiemenseptum und geht dann als dünner innerer Endnerv in die Wand der Vena jugularis seu cardinalis interna über. Weiter konnte ich denselben nicht verfolgen. Der laterale, die breiten Fasern führende Ast ist ein starker Nerv, giebt die beiden hinteren äusseren Branchialzweige ab und zieht dann hart hinter dem letzten Spiraculum in die Ventralregion, giebt feine Zweige an die Venen, welche in die ventrale Vena jugularis impar einmünden, schlägt sich als *R. recurrens Vagi* nach vorn um und lehnt sich an die Innenfläche des ventralen Muskels der Leibeswand, der in der Kiemensregion den Bauchmuskel vertritt, aber andern und zwar kutanen Ursprunges ist, wie ich bei einer früheren Gelegenheit bereits hervorhoben habe. (17 S. 119.) Diesen Muskel begleitet der Nerv bis an das vorderste Spiraculum und giebt fortlaufend Zweige ab, die in denselben eindringen, vielleicht auch bis an die Haut gelangen, was ich unentschieden lassen muss.

Woher stammen die breiten Nervenfasern, die terminal vollständig in den *R. recurrens Vagi* übergehen?

G. Born hat bereits erwähnt, dass der Vagus mit Spinalnerven anastomosiere. Schlemm und D'Alton bemerken nur, dass die ventralen Aeste der ersten zwölf Paare über den *N. branchio-intestinalis Vagi* hinweggehen. Ransom und Thompson behaupten aber ganz bestimmt, dass die ventralen Aeste sowohl der ventralen, wie der dorsalen Spinalnerven der Kiemensregion an diesen Nerven Fasern abgeben. (18 S. 424.) Ch. Julin bestreitet es für die dorsalen Nerven, will aber ebenfalls sicher beobachtet haben, dass die ventralen Aeste des 1, 3, 5, 7, 9 ventralen Spinalnerven je in ein Ganglion des Branchio-gastricus ein Faserbündel hineinsenden. —

Die Entscheidung ist schwierig, besonders an Ammonoeten, die die volle Grösse nicht erreicht haben, weil hier die ventralen Aeste der Spinalnerven den Branchio-gastricus bei der Kreuzung berühren, und stark pigmentierte Scheiden den Einblick noch erschweren. Nach einigen Wahrnehmungen möchte ich mich aber der Ansicht, dass solche Verbindungen bestehen, anschliessen. Dafür spricht, was die motorischen Spinalnerven anlangt, der Umstand, dass die breiten Fasern des Branchio-gastricus im Aussehen ganz mit den breiten Fasern jener übereinstimmen und vorn spärlicher in dem Nerven enthalten sind, als hinten. Aber ich kann auch die Verbindungen mit den ventralen Aesten der dorsalen Spinalnerven nicht ausschliessen. Eine genauere Untersuchung an erwachsenen Tieren behalte ich mir vor.

6. Die Augenmuskelnerven sind nur in ihrem proximalen Abschnitte leicht aufzufinden, nachdem ihre Ursprungstellen erkannt worden sind. Der Oculomotorius, der von vorn herein keine Verbindungen mit anderen Teilen besass, erhält solche auch nicht. Da das Auge nach vorn verlagert wird, nimmt die Länge des Nerven zu. Der Trochlearis behält seine Verbindung mit dem ersten Hauptganglion des Trigemini. Er schliesst sich der starken Wurzel dieses Ganglion beim Austritte aus dem Schädelraume an und gelangt an die hintere Seite des Ganglion; ob er mit Ganglienzellen Verbindungen hat, oder nicht, lässt sich bei Ammonoeten von 6—12 cm Länge nicht entscheiden, wahrscheinlich ist es ja nicht.

Der Abducens tritt mit der motorischen Wurzel des zweiten Trigemini aus dem Schädel und dringt in das grosse zweite Hauptganglion ein, sich dann nach vorn und oben wendend. Da dieser Nerv ursprünglich in das dritte Epibranchialganglion eintritt und dieses Ganglion bereits bei 7 mm langen Ammonoeten ganz in das zweite Hauptganglion einbezogen wird, wäre es von dem grössten Interesse, wenn sich nachweisen liesse, dass die Wurzel des Abducens nähere Beziehungen zu einer bestimmten Gruppe von Zellen dieses grossen Ganglion behält. Das ist mir nicht gelungen und wird schwerlich anders, als vielleicht durch die Chromsilbermethode zu ermitteln sein.

Beide Nerven, der Trochlearis und Abducens, treten an der Stelle, wo die beiden Trigemini ganglien sich berühren, lateral hervor und senden dann ein jeder einen feinen Faden in den Nervus

buccalis, bevor sie an die Augenmuskeln herantreten (Fig. 46). Da der Buccalis sich weiter als Hautnerv verhält, sind diese anastomotischen Fäden auch als solche aufzufassen. Es bleibt also eine Verbindung der Trigeminusgruppe mit dem N. buccalis vom Facialis bestehen, es lässt sich aber nicht entscheiden, ob diese in den Buccalis eingehenden Hautzweige aus ursprünglichen sensiblen Fasern des Trochlearis und Abducens gebildet werden, oder von den Hauptganglien des Trigeminus herstammen.

7. Die beiden schliesslich allein nachbleibenden Ganglien der Trigeminusgruppe werden wohl am besten als Gl. ophthalmicum und Gl. maxillo-mandibulare benannt, da man als Gl. Gasseri doch nur ein einheitliches Ganglion bezeichnen könnte. Sie entsprechen nicht den beiden ursprünglichen Hauptganglien mit je ihrem centrogenen und dermatogenen Anteil, sondern enthalten auch Anteile des Tractus epibranchialis. In das Gl. ophthalmicum werden auch Elemente aufgenommen, die dem zweiten Epibranchialganglion angehört hatten, denn das Gl. ophthalmicum behält ja, wie oben dargelegt wurde, die Verbindung bei, die ursprünglich durch dieses Epibranchialganglion vermittelt wurde. In das Gl. maxillo-mandibulare aber werden zwei Epibranchialganglien einbezogen, dasjenige, in welches ursprünglich die Wurzel des Abducens eintrat und das darauf folgende, vierte, welches an dem Hauptganglion aufwärts rückte und noch bei 12 cm langen Ammocoeten als lateraler Vorsprung sichtbar ist, eine besondere Gruppe mittelgrosser Ganglienzellen darstellt und die Verbindung einerseits mit dem Gl. ophthalmicum, andererseits mit dem Gl. Facialis unterhält.

Rückblick und Schlussfolgerungen.

Ich habe der Entwicklung der Kopfnerven von Ammocoetes eine abermalige Untersuchung gewidmet und alle Einzelheiten festzustellen gestrebt, von der Ueberzeugung geleitet, dass die larvale Gliederung des Systems der Kopfnerven von Petromyzon eine höchst wertvolle alte Urkunde darbietet, aus welcher die primitive Ordnung der Nerven am Kopfe der Provertebraten sich entnehmen lässt. Diese Ueberzeugung wurde mir dadurch befestigt, dass bei der Ver-

gleichung von Amphioxus und Ammocoetes, die Hatschek durchführte (6), sich namentlich an den Hautnerven der Vergleichsobjekte ein gewisser Parellelismus ergibt. Ich teile die von C. Gegenbaur schon längst vertretene Ansicht, dass das Nervensystem zuverlässiger und vollständiger, als Mesoderm und Darm, Aufschlüsse über die dem Kopfe der Vertebraten zu Grunde liegende Metamerie gewährt und glaube, hierfür neue Belege erbracht zu haben.

Ferner erscheint mir der Gang der Metamorphose dieses larvalen Systems in die bleibende Form von grosser Bedeutung zum Verständnis der Kopfnerven höherer Vertebraten und zur Deutung der vielfachen Variationen in der Gliederung und dem Zusammenhange der Teile, wie sie sich namentlich bei Ichthyopsiden darbieten. Es steht hier der vergleichend ontogenetischen Forschung noch ein weites, kaum betretenes Arbeitsfeld offen, das für die Phylogenie Resultate verspricht.

Metamerie des Kopfes. Auf der Höhe seiner Ausbildung besteht der Nervenapparat des Kopfes bei 4 mm langen Ammocoeten jederseits aus einer Doppelreihe von Ganglien, die mit grosser Wahrscheinlichkeit von Sinnesorganen abzuleiten sind. Beide Reihen liegen anfänglich oberflächlich und über einander, als dorso-laterale und epibranchiale Reihe und stehen durch Wurzeln mit dem Centralorgan und unter einander in Verbindung. Die dorso-laterale Reihe hat als vorderes Endglied eine Plakode, die sich eigenartig verhält. Es ist die paarige Riechplakode, welche die Abgliederung von der Epidermis nicht erfährt und offenbar einen primitiveren Typus dieser Bildungen repräsentiert. Das vorderste Glied der epibranchialen Reihe hat in functioneller Anpassung eine Metaplasie erfahren, ist vom Nervensystem isoliert worden und stellt die Linse dar.

Die untere Reihe ist viel vollständiger, als die dorso-laterale und zeigt postoral regelmässige Metamerie, jedem Visceralbogen entspricht ein Ganglion. Es fragt sich nun, ob aus der ventralen Metamerie auf die dorsale geschlossen werden kann, ob ursprüngliche Congruenz besteht, wie Gegenbaur es annahm. Ahlborn hat es bestritten, aber, wie ich glaube, mit Unrecht. Bei Amphirhinen ist es schwer zu entscheiden, aber bei Amphioxus besteht diese Congruenz sicherlich, wie Hatschek angiebt (6 S. 145), und dasselbe gilt auch für Ammocoetes. Das erhellt aus Folgendem: die drei vorderen Kiementaschen werden in der Weise gebildet, dass

aus je einem dorsalen Metamer ein Streifen zwischen Endoderm und Epidermis hinabwächst und einen Visceralbogen liefert. Die Berührung der Kiementasche mit der Epidermis ist also primär vorhanden und die Abgrenzung der Tasche vorn und hinten wird erst durch die hinabwachsenden Visceralbögen hergestellt. Ich habe das bereits in meiner früheren Arbeit ausgeführt (1). Von der vierten Tasche an vollzieht sich der Process zwar anders. Der Darm stülpt sich aus und durchbricht das hier bereits bestehende, unsegmentirte ventrale Mesoderm. Aber die metamere Ordnung tritt hierbei auch hervor, wie Fig. 47 erkennen lässt.

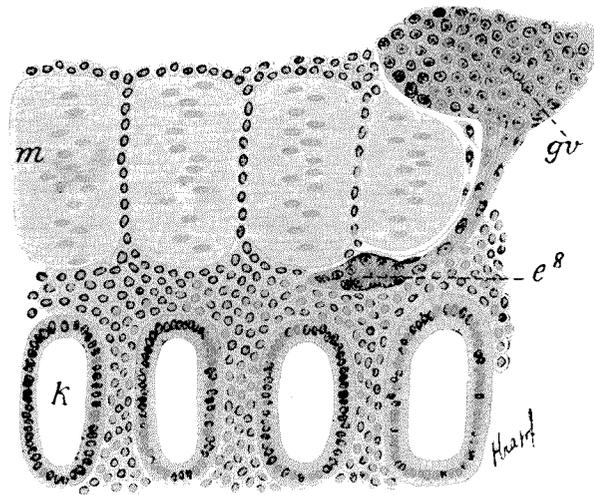


Fig. 47.

Ammocoetes Planeri 3.5 mm. Sagittalschnitt 250/1. gv — Ganglion Vagi, e⁸ — achties Epibranchialganglion, m — Myotome, k — Kiementaschen.

Später tritt Incongruenz auf, und zwar durch die Bildung des Stomodaeum bewirkt, was den Schwund des ersten Taschenpaares zur Folge hat. Gesteigert wird die Incongruenz weiter durch Wachstumsverschiebungen, es resultiert eine neue Ordnung der ventralen Teile, auf welche man den von Ahlborn eingeführten Ausdruck Branchiomerie aus praktischen Gründen anwenden kann, wenn auch in anderem Sinne, als derselbe gemeint war. Die besondere Branchiomerie ist eine sekundäre Ordnung.

Sonach gewährt die Reihe der epibranchialen Ganglien einen zuverlässigen Anhaltspunkt zur Bestimmung der primären Metamerie des Kopfes und da sich epibranchiale Glieder auch praeoral vorfinden, ergibt sich der Schluss, dass ein praeoraler Darm mit praeoralen Taschen verloren wurde und das Stomodaeum einen neuen Erwerb darstellt, wodurch die Störung in der Congruenz zwischen dorsaler und ventraler Metamerie eingeleitet wurde.

Zählt man die Glieder der epibranchialen Reihe, die Linse einbegriffen, so erhält man die Zahl vierzehn. Das erscheint mir bedeutungsvoll bei der Vergleichung mit Amphioxus. Hatschek giebt hier die Zahl der primitiven Kiemenspalten — und um die allein kann es sich handeln — auf 12 an. Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass bei Amphioxus auch ein rudimentärer praeoraler Darm nachgewiesen ist, vertreten durch das Paar vorderer Endoderm-säckchen. A. Willey zählt 13 primäre Taschenpaare. Diese Zahlen nähern sich so sehr, als es irgend bei so weit von einander abstehenden Formen, wie Amphioxus und Ammocoetes erwartet werden konnte.

Die Ganglien der dorso-lateralen Reihe sind an Zahl beträchtlich geringer, denn diese Reihe erstreckt sich nur bis zum 8^{ten} Epibranchialganglion, exclusive der Linse. Sie zählt sechs Ganglien, von denen die vier hintern, nämlich die Ganglien des Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus und Vagus, je einem Epibranchialganglion entsprechen, so dass sich hier Deckung beider Reihen zeigt, während auf die beiden Ganglien des Trigemini eine grössere Zahl von Gliedern der untern Reihe kommt, nämlich, exclusive der Linse vier, aber, da die Linse sicher mitgezählt werden darf, fünf.

Diese Incongruenz findet sich also dort, wo die sekundäre Störung einsetzte, in der Region um das Stomodaeum.

Es muss hier Verschmelzung von Gliedern der dorso-lateralen Reihe stattgefunden haben, ein Process, der ja phylogenetisch Fortgang nimmt, denn aus den discreten, gleichartig entstehenden zwei Trigemini ganglien, wie sie bei Ammocoetes vorliegen und auch bei anderen Ichthyopsiden angetroffen werden, entsteht ja durch Verschmelzung das äusserlich einheitliche Gl. Gasseri.

Ich kann mich daher der Ansicht nicht anschliessen, dass der Trigeminus nur zwei Nerven einschliesst, wie seit Gegenbaur's bahnt

brechenden Arbeiten angenommen wird. Es müssen mehr Glieder in den Trigeminus einbezogen worden sein.

Zunächst möchte ich den Ciliaris abgliedern. Derselbe entspringt selbständig aus der Neuralleiste, löst sich ab und gewinnt nachträglich erst Anschluss an den Ophthalmicus. Ihm würde die Linse als epibranchiales Ganglion entsprechen, denn schon früh streicht der Zug der Neuralleiste, aus welchem der Ciliaris hervorgeht, bis an die Linsenplakode. Es erscheint mir dabei beachtenswerth, dass seine Vereinigung mit dem Trigeminus in andern Fällen unterbleibt, indem ein selbständiger Truncus ciliaris sich erhält, was Stannius von Trigla angiebt (19 S. 25 u. a.).

Ferner kommen dem Ganglion ophthalmicum jedenfalls zwei Elemente zu, die deutlich getrennt von einander entspringen und sich später im Ursprunge noch weiter entfernen, der Trochlearis und die Hauptwurzel des Ganglion (vgl. Fig. 45). Dieses Ganglion steht zudem auch mit zwei epibranchialen Ganglien in direkter Verbindung. Die Auflösung in zwei Elemente erscheint sonach durchaus gerechtfertigt.

Dann sind weiter der Maxillaris und Mandibularis beide als vollwertige Branchialnerven anzusehen. Ein jeder verhält sich typisch, wie ein solcher, teilt sich in den äussern Hautast, den innern die Muskeln versorgenden Ast. Es ist nicht zulässig, den einen als Praetrematicus, den andern als Posttrematicus aufzufassen. — Diesen beiden Nerven standen zwei Epibranchialganglien gegenüber, das dritte und vierte hinter der Linse. Aber hier tritt eine Schwierigkeit entgegen. Das dritte Ganglion hat seine eigene Wurzel, die des Abducens und es erscheint so nicht zulässig, dieses dritte Epibranchialganglion ohne weiteres dem Maxillaris zuzuweisen.

Es liesse sich nun annehmen, dass bei der erfolgten Verschmelzung der Elemente des Trigeminus, wobei ein Teil derselben nach vorn, ein anderer nach hinten zusammenrückte, der Abducens abgesondert wurde und primär dem Maxillaris angehört, für welche Annahme der Umstand spräche, dass die Wurzel des Abducens aus dem vorderen Ende des motorischen Trigeminuskernes entspringt. — Es liesse sich andererseits auch daran denken, dass das vierte Epibranchialganglion ein doppeltes ist, dass eine Vereinigung stattgefunden hat, wie ja die beiden Nerven selbst, der Maxillaris und Mandibularis, so zusammengedrängt wurden, dass sie bei dem Austritte aus dem Haupt-

ganglion fast wie ein Stamm erscheinen. Die letztere Annahme erscheint mir als die wahrscheinlichere.

Dieses vierte, dem zweiten Hauptganglion des Trigeminus seitlich angelagerte Epibranchialganglion ist wegen dieser Lage in sagittalen Schnitten nicht isoliert zu Gesichte zu bekommen, der Schnitt trifft immer das Hauptganglion mit. Ich habe es deshalb auch nur nach Querschnitten zeichnen können. Aus Querschnittserien lässt sich aber Genaueres über seine Configuration nicht ersehen. Es ist möglicherweise zweiteilig. Dann würde die Zahl der Glieder um eines höher zu setzen sein.

Ich komme also zu dem Resultate, dass die Gruppe des Trigeminus bei Petromyzon, inclusive des Abducens, ursprünglich aus mindestens fünf, wahrscheinlich sechs Elementen bestand.

Wie verhält es sich nun mit den zugehörigen Kiementaschen? In dem zweiten Hefte dieser Studien glaube ich nachgewiesen zu haben, dass der praeorale Darm Ausstülpungen zeigt, die zeitweilig durch diskrete Visceralbögen begrenzt sind. Die Bögen verwachsen aber bald miteinander, indem die Taschen reduziert werden. Es liessen sich drei Paar Ausstülpungen nachweisen. — Das Ganglion ophthalmicum mit seinen Ästen entsteht vollständig im Bereiche des praeoralen Darmes. Dieser Komplex begreift, wie ich eben ausgeführt habe, drei Elemente, die ich mit den Visceralbögen des praeoralen Darmes in Beziehung bringe. Dabei muss ich aber hervorheben, dass ich den vorauszusetzenden Bogen, der die vorderste praeorale Tasche vorn begrenzte, nicht nachweisen konnte. Diesem präsumptiven Bogen würde der Ciliaris und die Linse als Epibranchialganglion entsprechen. Aus dem ersten nachgewiesenen Bogen und zwar aus seinem dorsalen Stücke bilden sich Augenmuskeln. Diesem Metamer gehört der Trochlearis an und mit ihm der noch zu besprechende Oculomotorius (Fig. 33). Aus dem zugehörigen Epibranchialganglion entspringt der primitive Buccalis.

Dem nächsten Bogen, den ich als Palatinbogen bezeichnete, würde das dritte Element des Ganglion ophthalmicum und das zweite Epibranchialganglion hinter der Linse zukommen. Der dritte hinterste Visceralbogen, den ich am praeoralen Darne auffand, wird durch die Bildung des Velum stark medialwärts verschoben. Ich habe denselben vorläufig als Mandibularbogen bezeichnet (4 S. 33).

Es ist fraglich, ob das richtig ist. Die Verhältnisse liegen für diese Entscheidung sehr ungünstig bei *Ammocoetes*. — Jedenfalls aber müssen, nach dem Nervensystem zu urteilen, zwischen der hintersten Ausstülpung des praeoralen Darmes und der ersten postoralen Tasche, welche ja selbst der Reduktion unterliegt, Kiementaschen ausgefallen resp. in das Stomodaeum einbezogen worden sein, denn es sind mehr epibranchiale Ganglien da, als Visceralbögen nachgewiesen worden sind; die Differenz beträgt eins bis zwei, je nachdem man das vierte Epibranchialganglion hinter der Linse als ein einfaches oder doppeltes ansehen will.

Bei den Ganglien des Facialis, des Acusticus und Glossopharyngeus erfolgte Verschmelzungen anzunehmen, liegt gar kein Grund vor. Ihnen entsprechen drei epibranchiale Ganglien. Ebenso betrachte ich das Ganglion Vagi als ein einfaches. Seine Wurzel ist zunächst eine durchaus einheitliche; wenn sie sich später in einige Stränge spaltet, so ist daraus nicht auf eine Mehrzahl primitiver Elemente zu schliessen. Ob und wie viele spinale Elemente secundär in das Vagusganglion, und zwar durch die Bahn des N. lateralis, einbezogen werden, ist eine andere Frage.

Diese auf das periphere Nervensystem sich stützende Untersuchung ergibt mithin, dass dem Kopfe von *Ammocoetes*, wenn der hinter der letzten Kiementasche liegende Bogen mitgezählt wird, mindestens 14, wahrscheinlich 15 primitive Metameren zuzusprechen sind.

Die Glieder beider Ganglienreihen sind durch je eine Längscommissur verbunden. Die Commissur der epibranchialen Reihe ist eine kontinuierliche, läuft vorn in den N. buccalis aus. Sie wird später vor und hinter dem Glossopharyngeus unterbrochen. Die hintere mit dem Vagus den Zusammenhang bewahrende Hälfte wird zum N. branchio-gastricus. Die durch diese Längscommissur verbundene Ganglienreihe stellt den Tractus epibranchialis dar. Die Längscommissur der dorso-lateralen Reihe ist unvollständig, entsteht relativ spät. Sie beginnt vorn am zweiten Trigeminusganglion, hat die Hauptverbindung mit dem Facialisganglion, setzt sich als R. recurrens des Facialis fort, überspringt die Ganglien des Acusticus und Glossopharyngeus, tritt in's Vagusganglion und hat ihre hintere Fortsetzung im N. lateralis. Eine vordere Fortsetzung dieser oberen Commissur bis zum ersten Trigeminusganglion kann ich nicht finden,

denn der in Fig. 46 nach einer viel späteren Altersstufe gezeichnete Strang, *es*, der bis zu dem Gl. ophthalmicum reicht, gehört, wie ich oben auseinandergesetzt habe, der untern Commissur an. Ich möchte aber annehmen, dass diese Unterbrechungen der oberen Commissur secundär eingetretene sind, und dass man den N. ophthalmicus als ihren ursprünglichen vorderen Ausläufer anzusehen hat. Wie der vordere Teil der untern Commissur sich weiter gestaltet, ist S. 57—60 dargelegt worden.

Die Augenmuskelnerven. Der Oculomotorius ist der einzige persistierende ventrale Nerv am protischen Kopfe. Ihm nahe benachbart entsteht der Intestinalnerv des praeoralen Darmes (Fig. 33), der aber mit diesem Darmteil schwindet; eine Spur desselben bleibt bestehen in einem stark pigmentierten meningealen Faden, der ein kleines Gefäss führt. Andeutungen unterdrückter Bildung ventraler Nerven im Bereich des zweiten Hauptganglion des Trigeminus und des Facialis sind zeitweilig zu sehen, es treten Kernreihen bis an die Oberfläche des Hirns heran, aber zur Bildung nachweisbarer Nerven kommt es nicht. Ich möchte diese Spuren nach ihrer Lage am Hirn auf rückgebildete intestinale Nerven beziehen.

Das Auftreten ventraler motorischer Nerven und so auch des Oculomotorius steht ganz unvermittelt da. Ontogenetisch entstehen sie später, als die dorsalen Nerven und gewiss auch phylogenetisch. Dafür spricht einmal der Umstand, dass die dorsale Neuralleiste in ganzer Länge mit den dorsalen Kanten der Myotome sich zuerst eng verbindet, was doch schwerlich nur darauf zurückgeführt werden könnte, dass aus der Leiste nur sensible Elemente abgegeben würden, die dann später in den dorsalen Aesten der Spinalnerven zu suchen wären, welche thatsächlich mit den dorsalen Kanten in Verbindung bleiben und über diese hinaus die Haut erreichen. Es kommt natürlich auch in Betracht, dass es Myotome giebt, die dauernd nur aus dorsalen Wurzeln innerviert werden. Es sind die S. 48 beschriebenen medial vom Vagus, Glossopharyngeus und dem Labyrinth hinziehenden, die Stammreihe fortsetzenden inneren Myotome. So nehme ich an, dass die dorsalen Nerven, ausser den motorischen Fasern für die Visceralbögen, ursprünglich auch motorische Elemente für die Myotome enthielten. Wie diese Elemente durch die später auftretenden Nerven ersetzt wurden, ist für mich ein grosses Rätsel.

In Bezug auf den Oculomotorius habe ich noch einen wichtigen

Punkt hervorzuheben. Als ein nach seinem Ursprunge typischer ventraler Nerv würde derselbe ein Myotom zu innervieren haben. Nach der Darstellung, die ich im zweiten Hefte dieser Studien gegeben habe, zerfallen die protischen Myotome total und es entstehen die Augenmuskeln zum grössten Teil, jedenfalls die vom Oculomotorius und Trochlearis innervierten, aus dem dorsalen Abschnitte des vordersten nachgewiesenen praeoralen Visceralbogens; indem dieser Bogen eine die Augenblase umwachsene Kapsel liefert. Sollte sich an diesem Teile des Visceralbogens der Rest eines Myotoms erhalten haben? Damit würde aber wieder nicht in Einklang zu bringen sein, dass der Trochlearis, ein rein dorsaler Nerv, an eben denselben, die Augenkapsel liefernden Teil, und zwar in derselben Querebene herantritt. Diese Frage bedarf noch der Aufklärung, die ich bei Acanthias zu erlangen hoffe.

Den Abducens von Petromyzon mit den gleichbenannten Nerven der höheren Vertebraten zu homologisieren, ist nicht statthaft, da er aus dem Vorderende des Trigeminskerns entspringt. Vielleicht ist der M. lateralis Oculi oder rectus externus des Petromyzon, der von diesem Abducens innerviert wird, gar nicht identisch mit dem M. rectus externus anderer Vertebraten.

Nervus lateralis. Der N. lateralis von Petromyzon ist bereits von G. Born entdeckt (12), dann von Schlemm und D'Alton beschrieben worden (13 S. 270). Diese Beobachter haben auch die Verbindung des Nerven mit den dorsalen Aesten aller Spinalnerven richtig erkannt. Auffallender Weise spricht Langerhans von dieser Verbindung nicht, giebt aber an, dass der N. lateralis zahlreiche Aeste habe. Das bestreitet Ch. Julin mit Recht. Es giebt keine von den Spinalnerven gesonderten Aeste des Lateralis und, wenn es auch nicht bezweifelt werden kann, so lässt es sich anatomisch doch nicht nachweisen, dass der Nerv Hautsinnesorgane innerviert. Seine Fasern können nur durch die Bahn der Spinalnerven an die Haut gelangen.

Wie diese Verbindung mit den Spinalnerven sich gestaltet, darüber lauten die Angaben verschieden. Bekanntlich spaltet sich jeder dorsale, wie ventrale Spinalnerv zwischen Wirbelröhre und Myotom in einen dorsalen und ventralen Ast. Der dorsale Ast wendet sich aufwärts und legt sich eng an die Aussenseite des N. lateralis an. Nach Ransom und Thompson soll der Lateralis nur

mit den dorsalen Aesten der dorsalen Spinalnerven in Faseraustausch treten, oder wie die Autoren sich ausdrücken, von diesen Fasern erhalten. Die dorsalen Aeste der ventralen Nerven sollen dem Seitennerven nur anliegen (18). Ch. Julin nimmt aber auch den Faseraustausch mit den ventralen Nerven an. Das letztere ist weder sicher auszuschliessen, noch habe ich mich davon überzeugen können.

Ueber die Stellung, die dem N. lateralis von Petromyzon im System anzuweisen sei, herrscht einige Verwirrung. Langerhans und Ch. Julin sind geneigt, ihn mit dem Seitennerven der Ichthyopsiden, der die Seitenlinie begleitet, zu homologisieren. Es wäre darnach nur eine sekundäre Verlagerung desselben Nerven nach entgegengesetzten Seiten, je nach innen und aussen von der dorsalen Muskulatur erfolgt. Das ist unstatthaft. Beide Nerven, die als N. lateralis profundus und superficialis zu unterscheiden sind, gehen zwar aus demselben Ganglion resp. demselben Wurzelcomplex hervor, entstehen auch in ganz gleicher Weise aus der Epidermis, sind aber von Anbeginn an gesondert. Es finden sich beide Nerven zugleich bei demselben Tiere, so bei jungen Larven von Acipenser, ebenso auch bei Protopterus, dem, nach der schönen Arbeit von Pincus, neben einem starken Lateralis profundus, noch Laterales superficiales, wenn auch nicht als einheitlicher Stamm, zukommen. — Die sehr complizierten Verhältnisse der Seitennerven bei den Teleostei, wo sich sowohl tiefe, wie oberflächliche vorfinden, bedürfen einer genaueren Sichtung und Ordnung, als es durch Stannius geschehen ist, dessen klassische Arbeit in diesem Punkte an Klarheit zu wünschen lässt.

Der Hypoglossus. Die Zusammensetzung des Hypoglossus von Petromyzon wird verschieden angegeben. Die meisten Beobachter sprechen dem Nerven sensible Wurzeln ab, nur Wiedersheim traf sie bei jungen Ammocoeten an und zwar will er vier solcher Wurzeln gesehen haben. Es spielen hierbei gewiss Altersdifferenzen mit.

Ich finde constant bei 6—12 cm langen Tieren als ersten Nerv hinter dem Vagus einen dorsalen Spinalnerv, der nach seinem Austritt aus der Wirbelröhre sich in dorsalen und ventralen Ast teilt; jeder Ast enthält Ganglienzellen. Das Ganglion des dorsalen Astes liegt vollständig innerhalb der Bahn des Lateralis und so geht

auch der Ast ganz in den Seitennerven ein. Das Ganglion des unteren Astes liegt hart unter dem Lateralis und der Ast selbst ist intim mit dem Seitennerven verbunden, es findet Faseraustausch statt, aber der Ast geht nicht ganz in den Nerven auf. Während bei Tieren des bezeichneten Alters dieses zweiteilige Hypoglossusganglion, dessen obere Portion ich als Primärganglion auffasse (vgl. 4 S. 70), von dem Vagusganglion scharf abgesondert ist, fand ich es bei geschlechtsreifen Exemplaren in unmittelbarem Anschluss an die Zellen des Vagusganglion, es war in dieses aufgenommen worden. Deshalb rechnet Ahlborn diesen dorsalen Nerven zum Vagus. Aber die Einbeziehung in letztern ist eine sekundäre.

Auf diesen ersten dorsalen Nerven folgen drei bis vier ventrale Wurzeln, die sich zu zwei ventralen Nerven verbinden. Es sind die von Ch. Julin und zwar sehr genau beschriebenen motorischen Wurzeln des Hypoglossus. Die ventralen Aeste dieser beiden Nerven treten zum Teil in das Myotom, an welches der Seitenmuskel des Kopfes sich vorn anschliesst, und in die ventrale Portion dieses Seitenmuskels selbst ein, denselben nach vorn begleitend. Die beiden dorsalen Aeste vereinen sich zu einem starken Stamme, der nach vorn gerichtet sich an die Seitenfläche des N. lateralis anlehnt, den nicht in den Seitennerven aufgegangenen Teil des ersten dorsalen Spinalnerven übernimmt, im weitem Verlauf einen starken Verbindungszweig aus dem Gl. Glossopharyngei erhält und die obere Portion des Seitenmuskels nach vorn bis an die Nase begleitet. Der Hypoglossus ist also in seinem motorischen Anteil der Nerv für den sekundär entstandenen Seitenmuskel des Kopfes, welcher nach Unterbrechung des dorsalen Mesoderms aus dem zweiten metaotischen Myotom hervorsprossete, und innerviert auch dieses Myotom. Wohin die sensiblen Elemente gelangen, weiss ich nicht anzugeben. Die Lage und Anordnung dieser Muskeln ergibt Fig. 48.

Sympathicus. Die Frage, ob Petromyzon einen Sympathicus besitzt, oder ob derselbe, wie Johannes Müller meinte, durch den Branchio-gastricus vertreten wird, ist noch in der Schwebe. Ransom und Thompson halten die Ganglien des Branchio-gastricus, d. h. die ursprünglich epibranchialen Ganglien, für sympathische und sehen Anastomosen dieser Ganglien mit den beiderlei Spinalnerven für Nervi communicantes an (18). Julin verwirft diese Anschauung, stellt, wie schon erwähnt, die angeblichen Anastomosen des Branchio-

gastricus mit den dorsalen Spinalnerven in Abrede und lässt diesen Nerven nur branchiale, nicht sympathische Zweige aussenden.

Hiergegen liesse sich einwenden, dass vom anatomischen Standpunkte aus kein Grund sich ergibt, den inneren Aesten der Branchialnerven sympathische Fasern abzusprechen. Diese Nerven führen zum Unterschiede von den äusseren Aesten feine Fasern, enthalten Ganglienzellen in ihrem Verlauf, was Alles doch eher für, als gegen die Anwesenheit sympathischer Elemente spräche.

Julin glaubt aber bei 15 bis 18 cm langen Ammocoeten hinter der Branchialregion, vom Herzen bis zum Anus, besondere sympathische Ganglien gefunden zu haben. Sie sollen metamer beiderseits von der Aorta liegen und mit den ventralen Aesten der Spinalnerven Zusammenhang haben. Die Zellen hätten keine Kapseln und wären kleiner als Spinalganglienzellen. Ein die Ganglien jeder Seite verbindender Längsstrang fehle aber durchaus.

Ich habe bisher über Ammocoeten von der angegebenen Länge nicht verfügen können, an kleineren Exemplaren und an geschlechtsreifen Tieren habe ich vergeblich nach diesen Ganglien gesucht. Aus der Analgegend, wo Dohrn zerstreute Ganglienzellen gesehen hat (IX. Studie. S. 416. Anmerkg.), besitze ich auch nicht geeignete Präparate. Ich kann daher entscheidendes in dieser Frage nicht beibringen, aber ich habe sie berührt, weil ich auf bisher unbeachtete Thatsachen hinweisen kann, die für die Anwesenheit besonderer intestinaler Nerven sprechen.

Einmal findet sich bei ganz jungen Ammocoeten der in nächster Nachbarschaft des Oculomotorius entspringende Nerv des praeoralen Darmes, der in Fig. 33 zu sehen ist. Dann habe ich bei Besprechung

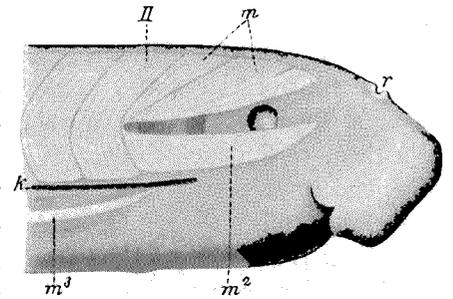


Fig. 48.

Ammocoetes 7 mm. Seitenansicht des Vorderkopfes, Muskeln durchschimmernd gedacht, ^{my}l. II = ursprünglich zweites metaotisches Myotom, m = dorsaler Streifen des Seitenmuskels des Vorderkopfes, in zwei Segmente nachträglich gegliedert, m² = ventraler Streifen desselben Muskels. Beide Streifen werden vom Hypoglossus innerviert. In dem Zwischenraume liegt vorn das Auge, hinten das Labyrinth. m³ = ventraler Muskel der Kiemenregion, hier noch schmal, später die ganze Höhe der Ventralregion einnehmend. Dieser Muskel wird vom N. recurrens vagi innerviert, k = horizontale Kiemenfurche, mit den zwei vorderen Spiraculis, r = Nasenöffnung.

des Vagus darauf hingewiesen, dass, und zwar gleichfalls bei ganz jungen Larven bis zu 6 mm Länge, sich zwischen Aorta und Vena jugularis kompakte Zellenhaufen finden, zu denen spinale Stränge hinlaufen und aus welchen Nerven hervorgehen, die sich an den Aortenbogen anlehnen, wobei eine Anastomose die Verbindung mit den Branchialnerven herstellt (vergl. Fig. 42). Diese von mir als Ganglien aufgefassten Zellenhaufen kann ich nach der Bildung der Kiemenbogenknorpel nicht mehr nachweisen; die proximalen Enden der Knorpel lagern sich hart vor und über diesen Ganglien an die Chorda an und sind von reichlichem Perichondrium umgeben; das wird noch vermehrt, wenn die Bildung der längsverlaufenden parachordalen Knorpel beginnt. Dadurch wird an Schnitten der Einblick in diese Region sehr erschwert. Aber wenn auch nicht mehr diese Ganglien, so finde ich an der gleichen Stelle in der ganzen Länge des Kiemendarmes jederseits einen Nervenstrang, ohne Ganglien im Strang selbst, aber mit kleineren Ganglienzellen in den Zweigen. Es ist der vom Facialis aus zu verfolgende Nerv, den ich S. 57 als *N. branchialis profundus* bezeichnet habe. Die Zweige verhalten sich genau so, wie an jüngeren Stadien die von jenen eben erwähnten Ganglien entspringenden. Es sind die innersten Branchialnerven, sie führen vereinzelte kleinere Ganglienzellen und begleiten die starken Kiemengefäße. Der Längsstrang liegt stets an der unteren inneren Seite der Vena jugularis, durch diese Vene vom Branchio-gastricus getrennt. Ich behalte mir noch ein abschliessendes Urteil über seine schwierig festzustellenden centralen Verbindungen und somit über seine Natur vor. Er erscheint vorherrschend als ein Nerv der Kiemengefäße, als vasomotorisch. Bei der ferneren Discussion dieser Frage nach dem *Sympathicus* hat der *N. branchialis profundus* an erster Stelle Beachtung zu finden.

Monorhinie und Amphirhinie. Die offenbare Incongruenz, dass die unpaarige Nase der Monorhinen dasselbe Nervenpaar besitzt, welches der paarigen Nase der höher stehenden Vertebraten zukommt, war bisher nicht erklärt, denn, dass die Nervi olfactorii der Cyclostomen den Olfactoriis der Paarnaser homolog sind, ist ja gar nicht zu bezweifeln. Calberla versuchte die Erklärung auf dem Wege, dass er die Nase von Petromyzon als eine paarige hinstellte, weil derselben ein Septum zukomme. So besäße das paarige Organ denn auch von vorn herein einen paarigen Nerven

(9 S. 188). — His bezeichnete das Organ auch als paarig und die zu beiden Seiten des Septum gelegenen Buchten als die symmetrisch angelegten Riechgruben, zu welchen die Riechnerven vom Hirn aus divergierend sich erstrecken. Aber, anders als Calberla, hebt His hervor, dass die Nasenhöhle der Petromyzonten mit der einfachen Öffnung doch der Nasenhöhle der übrigen Wirbeltiere nicht homolog sei, denn die Rückwand der Nasenhöhle von Petromyzon entspreche der Stirn- und oberen Gesichtsfäche anderer Wirbeltiere (22 S. 421). Das ist nicht unrichtig, aber es fehlt da ein Glied. Die Auffassung beider Autoren trägt der Entwicklungsgeschichte nicht ausreichend Rechnung. Die zuerst erscheinende Riechplatte von Ammocoetes ist nämlich durchaus unpaarig, ohne jede Spur einer medianen Marke, welche beide Hälften von einander trennte, und steht zeitweilig durch einen medianen kurzen Strang mit dem Schnabel des Vorderhirns, dem Lobus olfactorius impar in Verbindung. Sie entspricht durchaus nach ihrer Lage am vordern Neuralporus der unpaarigen Riechgrube von Amphioxus. Aber aus dieser unpaarigen Riechplakode allein entsteht der spätere Riechsack nicht. Es kommt jederseits eine Plakode hinzu und mit diesen paarigen Plakoden verbindet sich die dorsale Neuralleiste durch ihren vordersten Auswuchs. Die Anlage des Riechorgans, erst unpaarig, wird also dreifach, der unpaarige Olfactorius schwindet und die aus drei vereinigten Plakoden entstandene Platte, senkt sich nun ein, wie die Fig. 8 es zeigt. Das Septum entsteht erst sehr viel später.

Sonach ist Petromyzon nicht rein monorhin, sondern stellt in dieser Hinsicht eine Übergangsform dar, die zwischen den reinen Monorhinen und den Amphirhinen steht. Rein monorhin ist Amphioxus.

Indem bei den Amphirhinen die auch da zuerst auftretende unpaare Riechplakode sich zurückbildet, bevor eine Einstülpung begonnen hat, die paarigen Plakoden isoliert bleiben und sich einzeln einsenken, entsteht die paarige Nase. — Der paarige Riechnerv hat also nur Beziehung zu den paarigen Riechplakoden, die in der That, wie His annimmt, die seitlichen Buchten des über dem Eingange in die Hypophysistasche gelegenen Riechsackes von Petromyzon liefern.

Olfactorius. Das Verhältnis der dorsalen Neuralleiste zu den paarigen Plakoden der Nase gestaltet sich zunächst nicht wesentlich verschieden von demjenigen an den anderen Kopfnerven.

Centrogene Zellen der Leiste schieben sich vor, bis sie eine Epidermisplakode erreichen und treten in enge Berührung mit den Epidermiszellen, gerade so, wie der aus der Leiste stammende mediale Anteil der Kopfganglien sich mit dem lateralen, von der Plakode gelieferten verbindet. Aber damit hört die Parallele auf, im weiteren Fortgange divergieren die Vorgänge. — An den Kopfganglien trennt sich die Plakode von der Epidermis, rückt centripetal vor und diese peripheren Zellen werden echte Ganglienzellen. Am Riechorgan findet das Umgekehrte statt, die Plakode verharrt in der Flucht der Epidermis und die centrogenen Zellen dringen zwischen die peripheren ein. Welchen Verlauf die Entwicklung weiter nimmt, lässt sich durch direkte Beobachtung nicht feststellen, weil die centrogenen, in die Plakode eingeschalteten Zellen nicht kenntlich bleiben; aber da die Riechzellen den Charakter von Nervenzellen haben, ist es in hohem Grade wahrscheinlich, dass eben die centrogenen Zellen es sind, die zu Riechzellen werden.

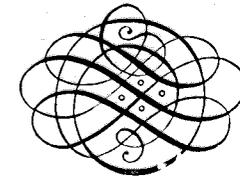
Die Bildungsweise des Olfactorius selbst habe ich nicht beobachten können. Seine ursprüngliche Länge ist zu unbedeutend, als dass sich ein Einblick gewinnen liesse. Ob die Fasern als reine Ausläufer der Riechzellen sich bilden, oder ob zwischen Riechorgan und Hirn verbleibende Zellen der Leiste an der Bildung sich beteiligen, bleibt unentschieden. Ich halte das letztere für das wahrscheinlichere. Später hat der Olfactorius ganz den Charakter eines peripheren Nerven, ist wesentlich verschieden vom Opticus, welcher als ein Komplex von centralen Fasern erscheint. Während nämlich der Opticus auch bei geschlechtsreifen Tieren keine Spur von Kernen an und selbst nicht zwischen den Fasern zeigt — abgesehen von den Zellen des in der Axe persistierenden Augenstiels, die quer verlaufende Gliafasern liefern — besteht der Olfactorius aus Fasern mit kernhaltigen Scheiden.

Ich habe schon hervorgehoben, dass diese Einwanderung centrogener Elemente zwischen die Zellen einer Plakode der Epidermis nicht nur am Riechorgan statt hat, sondern sich auch am Labyrinth in beschränkter Ausdehnung beobachten lässt, hier aber nicht zur Bildung eines nachweisbaren Nerven führt. Es handelt sich offenbar am Labyrinth um einen im Schwinden begriffenen Prozess und das dürfte zu der Annahme berechtigen, dass die am Riechorgan zur Beobachtung kommende Bildungsweise älter ist, als die bei der

Entwicklung der speciell so zu bezeichnenden Kopfganglien sich abspielende.

Die hier erörterten Thatsachen stützen die Hypothese nicht, dass die Riechzellen primitive Epidermiszellen seien. Es liesse sich bei dieser Auffassung nicht verstehen, was dann die Einwanderung centrogener Zellen in die Riechplakoden zu bedeuten hätte. Als ich einige zu Gunsten jener Hypothese sprechende Erscheinungen hervorhob (4 S. 64), war mir die Thatsache dieser centrifugalen Wanderung centraler Zellen bis in die Epidermis hinein noch nicht bekannt.

Auf die Histogenese der Nerven ausführlich einzugehen, liegt nicht im Rahmen der Aufgabe dieser Studien. Ich werde dieselbe an einer anderen Stelle behandeln.



W!
2

Litteratur.

1. Kupffer, Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35, 1890.
2. Derselbe. Verh. d. Anat. Ges. 5^{te} Versammlung in München. Jena 1891.
3. Derselbe. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft I. 1893.
4. Derselbe. Studien etc. Heft II. 1894.
5. Derselbe. Über Monorhinie und Amphirhinie. Sitzgsber. der mathem.-physik. Kl. der k. bayer. Akad. d. W. zu München. 1894.
6. Hatschek, Metamerie des Amphioxus und Ammocoetes. Verhandlgg. der Anat. Ges. in Wien. 1892.
7. Julia B. Platt. Ontogenet. Differenzierung des Ektoderms in Necturus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, 1894.
8. — Further Contribution to the morphology of the Vertebrate head. Anat. Anz. 1891.
9. Calberla, Zur Entwicklungsgeschichte des Petromyzon. Amtl. Bericht der 50^{ten} Versammlung Deutscher Naturf. u. Aerzte in München. 1877. S. 188.
10. P. Langerhans, Untersuchungen über Petr. Planeri. Freiburg 1873.
11. F. Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. w. Zoolog. Bd. 39, 1883.
12. G. Born, Ueber den inneren Bau der Lamprete. Heusinger's Zeitschr. f. organische Physik. Bd. I. 1827.
13. Schlemm und D'Alton. Ueber das Nervensystem der Petromyzonten. Müll. Arch. 1838, S. 270.
14. F. Ahlborn, Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzonten. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 40, 1884.
15. J. W. Van Wijhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Schlachierkopfes. Amsterdam 1882.
16. Ch. Julin, Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocoete. Arch. de Biologie. T^{me}. VII 1887.
17. Kupffer, Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von Ammocoetes etc. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. in Basel. 1895.
18. W. B. Ransom and D'Arcy W. Thompson, On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zoolog. Anzeiger IX. Jahrg. 1886. N. 227.
19. Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
20. F. Ahlborn, Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. 40. 1884.
21. F. Pincus, Die Hirnnerven von Protopterus. Morpholog. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. Bd. 4, Heft II. Jena, Fischer.
22. W. His, Die Entwicklung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Physiolog. Anat. Abteil. 1892.