

Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes / von J.W. van Wijhe.

Contributors

Wijhe, J. W. van 1856-1935.
Royal College of Surgeons of England

Publication/Creation

Amsterdam : Johannes Müller, 1882.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/a94ryrhu>

Provider

Royal College of Surgeons

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by The Royal College of Surgeons of England. The original may be consulted at The Royal College of Surgeons of England. where the originals may be consulted. This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

**wellcome
collection**

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

2

UEBER DIE MESODERMSEGMENTE
UND DIE ENTWICKELUNG DER
NERVEN DES SELACHIERKOPFES.

VON

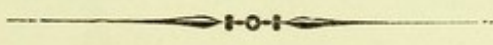
Dr. J. W. VAN WIJHE,

Assistenten an dem zootomischen Laboratorium in Leiden.



Veröffentlicht durch die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam.

MIT FÜNF TAFELN.



AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER.
1882.



Digitized by the Internet Archive
in 2016

<https://archive.org/details/b22289331>

UEBER DIE MESODERMSEGMENTE

UND DIE ENTWICKELUNG DER

NERVEN DES SELACHIERKOPFES.

VON

Dr. J. W. VAN WIJHE,

Assistent an dem zootomischen Laboratorium in Leiden.

Diese Arbeit ist eine Erweiterung der Untersuchungen BALFOURS über den nämlichen Gegenstand, dessen Beschreibung in seiner berühmten Monographie* enthalten ist. Die Kenntniss eines Theiles des von mir behandelten Gebietes ist sehr gefördert durch die belangreiche Arbeit von MILNES MARSHALL †, die er später § fortgesetzt hat, und welche gerade erschien, als ich, zufolge eines Auftrags der niederländischen Regierung, in die zoologische Station zu Neapel arrivirt war, um die zu meinem Zwecke erforderlichen Präparate anzufertigen. Letzteres geschah nach einer der in der Station gebräuchlichen Methoden: Tödtung des Embryo's und Fixirung seiner Gewebe in concentrirter Sublimatlösung; Kernfärbung mit Alaun- oder Boraxcarmin; stufenweiser Entwässerung in Alcohol;

* BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. 1878 (Wenn keine andere Arbeit angegeben ist, wird diese beim Citiren gemeint).

† MILNES MARSHALL, On the Head-Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. *Quart. Journ. of Mikr. Sc.* Vol. XXI. 1881, erstes Heft. (Ueber das Citiren sieh die erste Anmerk.).

§ MILNES MARSHALL and BALDWIN SPENCER, Observations on the cranial Nerves of Scyllium. *Quart. Journ. of Mikr. Sc.* Vol. XXI. 1881, drittes Heft.

Durchtränkung mit einem Gemisch von Terpentinöl und Creosot; Einbettung in Paraffin; Anfertigung der Schnitserien mittels eines Spengelschen Mikrotomes und Einschliessung der meistens $\frac{1}{60}$ m.M. dicken Schnitte in Canadabalsam.

Das mir zu Gebote stehende Material — für dessen freundliche Beschaffung ich Herrn Prof. DOHRN und der Verwaltung seiner Station meinen besten Dank ausspreche — bestand fast ausschliesslich aus Eiern von Scyllium und Pristiurus. In der Andeutung der Stadien folge ich den Bezeichnungen BALFOURS. Der Sprung zwischen den Stadien I und K scheint mir aber, wegen der belangreichen Veränderungen, welche in diesem Intervalle auftreten, zu gross, worum ich zwischen beide ein Stadium J interponire.

Im Folgenden werde ich erst die Mesodermsegmente des Kopfes, dann die Entwicklung seiner Nerven behandeln.

I. Die Mesodermsegmente des Kopfes.

BALFOUR hat zuerst nachgewiesen, dass sich die primäre * Leibeshöhle bis an das Vorderende des Darmes in den Kopf erstreckt. Durch die Bildung der sechs Kiementaschen werde der Kopftheil der Leibeshöhle in sechs hinter einander befindliche Stücke getheilt, von denen jedes in einem Visceralbogen † liege. Ausserdem enthalte auch der siebente (letzte) Visceralbogen ein ähnliches Stück, und entstehe vor dem Munde noch eine „prämandibulare Höhle“, sodass der Kopf in maximo, acht dieser Bildungen besitze.

Eine andere Metamerie des Kopfmesoderms hat BALFOUR nicht mit Sicherheit wahrgenommen. Allerdings hat er am Hinterkopfe Muskelsegmente observirt; von diesen sagt er aber: § „Not far behind the auditory involution there are visible ad the end of period K a few longitudinal muscles, forming about three or four muscle-plates, the ventral part of which is wanting. I have not

* Die primäre Leibeshöhle besteht, wie BALFOUR dargethan hat, aus einem dorsalen und einem ventralen Cölo. Das dorsale zerfällt bei der Segmentation in eine Reihe von Höhlen, von denen jede sich in einem Mesodermsegmente befindet und anfangs mit dem ventralen Cölo communicirt, bald aber von diesem abgeschnürt wird, später die Höhle eines Muskelsegmentes bildet und schliesslich abortirt. Nach der Abschnürung der Mesodermsegmente, bildet das ventrale Cölo die secundäre Leibeshöhle; sie befindet sich zwischen den beiden Blättern der Seitenplatten.

† Nur die Höhle des Kieferbogens sowie diejenige des Zungenbeinbogens besitzt einen dorsalen, über den Kiemenspalten befindlichen, erweiterten Theil.

§ BALFOUR, l. c. p., 209.

the means of deciding whether they properly belong to the head, or may not really be a part of the trunk system of muscles, which has, to a certain extent, overlapped the back part of the head, but am inclined to accept the latter view”.

MILNES MARSHALL, welcher BALFOUR in Betreff der Bildung der Kopfhöhlen bestätigt, hat ausserdem gefunden, dass im Anfang des Stadiums I, wenn schon drei Kiementaschen angelegt sind, der dorsale Theil der Hyoidhöhle vorn noch mit dem dorsalen Theile der Kieferhöhle und hinten mit dem dorsalen der primären Leibeshöhle continuell zusammenhänge, bald darauf aber durch Spalten von denselben getrennt werde, unabhängig von den Kiementaschen. Demzufolge existire im vorderen Kopftheile eine von den Kiementaschen unabhängige Metamerie. In wiefern diese mit der Segmentation im Rumpfe homolog sei, lässt MILNES MARSHALL unentschieden. Ich kann diese Wahrnehmungen bestätigen*, und hinzufügen, dass kurz nach dem Anfang von Stadium I, wenn die dritte Kiementasche eben angelegt ist, der dorsale Theil des Mesoderms im ganzen späteren Kopfe, ebenso wie im Rumpfe, unabhängig von den Kiementaschen in Segmente zerfallen ist. Da es nun in diesem Capitel der Hauptzweck ist, sowohl die Zahl als die belangreichsten Veränderungen der Mesodermsegmente des Kopfes kennen zu lernen, finden wir einem festen Ausgangspunkt im

Stadium I.

Am Ende der Periode H und ganz im Anfang der I sind die hinteren Kopfsomite † schon gebildet, die vorderen aber noch nicht und höchstens durch Falten angedeutet. Wenn bald darauf das ganze dorsale Mesoderm des Kopfes in Somite zerfallen ist, giebt es deren im Ganzen 9 (Fig. 1, 1 bis 9.), die alle, mit Ausnahme des ersten, welches solide ist, eine Höhle umschliessen. Ihre Zahl ist durch Schnitte aus diesem Stadium allein nicht festzustellen, denn eine Trennung von Kopf und Rumpf ist noch nicht vorhanden; der Embryo steht also noch auf einem Acranienstadium. Zur Bestimmung dieser Zahl habe ich eine Reihe von Längsschnittserien bis zu dem Stadium, in welchem Kopf und Rumpf deutlich getrennt sind, gebraucht. Diese Reihe musste natürlich genügend lückenfrei sein, um die einzelnen Somite jedesmal identificiren zu können.

* Nur kann ich der Angabe von BALFOUR, dass im letzten Visceralbogen eine besondere Höhle entstehe, nicht beistimmen.

† Somit, ein von BALFOUR gebrauchtes Wort (Treatise of comp. Embryology II), bedeutet Mesodermsegment („Urwirbel“).

Zum Beweise, dass die Somite des Kopfes in der erwähnten Periode denen des Rumpfes gleich zu stellen sind, führe ich an:

1°. Dass die Länge* der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält. Diese Länge nimmt vom Schwanze, wo der Somite am kürzesten sind, allmählich zu, sodass das zweite Kopfsomit länger ist als eins der folgenden. Das erste macht eine Ausnahme, denn es ist verhältnissmässig sehr kurz, wenigstens wenn man seine vordere Verlängerung nicht mitrechnet.

2°. Dass die obere Grenzlinie der Rumpfsomite ununterbrochen in diejenige der Kopfsomite übergeht (Fig. 1). Diese Linie verläuft im vorderen Körpertheile, der Kopfbeuge entsprechend, bogenförmig hinunter.

3°. Dass die untere Grenze der Somite sowohl im Kopfe als im Rumpfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt. (Fig. 4) †.

Aus Letzterem folgt, dass die Kiementaschen, da sie Ausstülpungen der Seitenwand des Darmes sind, unter der unteren Grenzlinie der Kopfsomite entstehen. Dies ist am besten auf Querschnitten, aber doch auch auf verticalen Längsschnitten zu sehen, da die Spalte zwischen dem dritten und vierten Somit sich nicht in das Mesoderm zwischen der ersten und zweiten Kiementasche, über welchem sie sich befindet, fortsetzt (Fig. 1 und 2). Schiefe Längsschnitte täuschen Bilder vor, nach welchen man glauben könnte, dass die Kiementaschen nicht *unter*, sondern *in* den Somiten angelegt würden.

Lässt sich, wegen dieser Lage der Somite und wegen der, im Anfange dieses Capitels erwähnten, Bildungsweise der Höhlen in den Visceralbogen, schon vermuthen, dass diese Höhlen nicht — wie BALFOUR glaubte — zu denen der Somite, sondern zu dem ventralen Theil der Leibeshöhle gehören, so werden wir dies durch die Verbindungen dieser Höhlen im folgenden Stadium bewiesen sehen. Hierum werde ich die Höhlen der Somite getrennt von dem ventralen Kopfcolom behandeln. Während die ventrale Leibeshöhle im Rumpfe eine bleibende Bildung ist, geht sie im Kopfe, wie wir sehen werden, nachdem sie erst durch die Kiementaschen unvollkommen in Stücke getheilt ist, grossentheils § zu Grunde.

Schreiten wir jetzt zu einer Beschreibung der einzelnen Kopfsomite:

Das erste oder präorale ist, wie gesagt, das einzige solide (Fig. 1 und 2). Lateral ist es ganz isolirt und schickt eine sich allmählich zuspitzende Ver-

* Die Dimension parallel der Längsachse des Körpers.

† Ueber die untere Grenzlinie der Rumpfsomite. Vgl. BALFOUR, l. c. p. 105.

§ Das Pericardium gehört sicherlich bei Embryonen und wahrscheinlich auch beim erwachsenen Thier, wenigstens theilweise, zum Kopfe.

längerung (v.v.) zum Stiel der Augenblase nach vorn. Median hängt es aber ununterbrochen mit einer Zellmasse zusammen, in welche auch das Vorderende des Darmes sowie der Chorda übergeht (Fig. 5 und 6, z. m.). Auch ist das Ectoderm der Mundeinstülpung mit dieser Zellmasse verschmolzen. Letzterer Zusammenhang ist ein Vorläufer von der Bildung der Mundspalte und secundär, denn im Stadium G und dem Anfang des H ist die erwähnte Zellmasse durch einen deutlichen Spalt vom Ectoderm getrennt (Fig. 7). Ihre Verschmelzung mit der Chorda in dem Anfang und der Mitte des Stadiums I (sowie in den vorhergehenden) ist die letzte Andeutung des von Prof. HOFFMANN * entdeckten Wachsthums des Vorderendes der Chorda, welches in der Richtung von hinten noch vorn stattfindet. Der hintere Theil der Chorda wächst dagegen von vorn nach hinten, und am Blastoporus hängt die Chorda zum zweiten Male mit dem Entoderm zusammen. Es scheint also, dass sie in der Region des Nackens zuerst abgeschnürt wird, und dass von hier aus ihr Freiwerden vom Entoderm sowohl in der Richtung nach vorn als nach hinten stattfindet. Befremdend ist eine solche Wachstumsweise nicht; man denke — um ein einziges Beispiel zu nennen — an die Verschlussung des Rohres des centralen Nervensystemes, welches einer ähnlichen Richtung folgt.

Kehren wir, nach dieser kleinen Ausschweifung zum ersten Somite zurück, so finden wir das merkwürdige Verhältniss, dass dieses, und zwar *vor* der Chorda, vorn auch mit dem Entoderm verschmolzen ist, und dass, wie erwähnt, die Somite im vorderen Körpertheile sich von hinten nach vorn entwickeln; bekanntlich entstehen sie im hinteren Körpertheil in umgekehrter Richtung, während am Blastoporus das Mesoderm an einer zweiten Stelle mit dem Entoderm (und dem Ectoderm) verschmolzen ist. Aus diesen Thatsachen, und aus Analogie mit der Chorda, schiesse ich, *dass das Mesoderm bei den Selachiern ungefähr in der Region, welche bei andern Thieren dem Nacken entspricht, zuerst differenzirt wird, und dass diese Differenzirung sowohl vor- als hinterwärts fortschreitet.*

Das erste Somit ist das einzige, dessen Wände nicht mit den Seitenplatten zusammenhängen; es ist aber möglich, dass seine erwähnte vordere Verlängerung ein durch die Bildung des Mundes abgeschnittenes Stück der Seitenplatten vorstellt, sodass sie der Wandung einer Visceralbogenhöhle homolog sein würde. Wir werden im Folgenden mehrere Gründe kennen lernen, welche für eine solche Auffassung sprechen.

Das zweite Somit (Fig. 1 und 2, 2), welches eine geräumige Höhle umschliesst,

* C. K. HOFFMANN, Contributions à l'Histoire du Développement des Plagiostomes, *Archives Néerlandaises*, T. XVI, p. 12.

ist an der Stelle, wo es mit der ventralen Leibeshöhle (hier der mandibularen Höhle * communicirt (bei †), nur wenig eingeschnürt. Sein am meisten nach hinten befindlicher Theil liegt noch eben über der Anlage der ersten Kiementasche (des späteren Spritzloches).

Das dritte Somit (3) befindet sich mit seiner Hauptmasse über der ersten Kiementasche; nur sein hinterer Theil erstreckt sich ein wenig weiter caudalwärts und hängt noch gerade mit der soliden Zellmasse im Hyoidbogen zusammen. Diese Zellmasse besteht aus den jetzt zusammengedrungenen Wänden der späteren Hyoidhöhle. Die von dem Somite umschlossene Höhle ist durch die unter ihm befindliche Kiementasche sehr eingeengt, wächst aber bald nach vorn und verbreitert sich.

Das vierte Somit (4) liegt über der zweiten Kiementasche und unter der Ohreinstülpung. Sein vorderer Theil hängt breit mit dem Mesoderm des Hyoidbogens zusammen. Seine Höhle ist kaum mehr als ein Spalt.

Das fünfte Somit (5), dessen vorderer Theil aussen von der Anlage des Glosopharyngeus gekreuzt wird, liegt über der dritten Kiementasche und hängt mit dem Mesoderm des dritten Visceralbogens (des ersten Kiemenbogens) zusammen (Fig. 3). Schon wenn die dritte Kiementasche erst eben angelegt worden, ist seine Höhle bis auf einen Spalt reducirt.

Von dem sechsten bis neunten Somit (6—9) umschliesst jedes, ebenso wie die vorderen Rumpfsomite eine nicht durch das Auftreten von Kiementaschen reducirt Höhle, während der mittlere Theil der Innenwand mit der Anlage von Muskelfasern versehen ist. Ueber letztere verweise ich auf die genauen Mittheilungen von BALFOUR (l. c. p. 106. ff).

Was den ventralen Theil des Mesoderms † im Kopfe betrifft, so ist es, wie erwähnt, vom ersten Somit zweifelhaft, ob es mit einem ventralen Abschnitt in Zusammenhang stehe. Die Wände der übrigen setzen sich in das ventrale Mesoderm fort (Fig. 4), sodass man ganz dasselbe Verhalten wie am Rumpfe bekommt. Nur ist das Mesoderm an der Stelle der Kiementaschenanlagen ganz verdrängt, sodass in dieser Gegend der Zusammenhang nur zwischen den Kiementaschen, also in den Visceralbogen stattfinden kann. Von secundärem Interesse ist hierbei, dass in zwei von den drei, in diesem Stadium

* Es ist nöthig die Höhlen in den Visceralbogen von denen in den Somiten zu unterscheiden; deshalb verstehe ich unter mandibulare- oder Kieferhöhle nur den ventralen Theil des also von BALFOUR benannten Raumes; ihre „dorsal dilated portion“ ist die Höhle des zweiten Somites. Ebenso ist meine Hyoidhöhle nur die „ventral hyoid cavity“ von BALFOUR und MARSHALL; die „dorsal hyoid cavity“ nenne ich die Höhle des dritten Somites.

† D. h. der unter den Somiten befindliche Theil, die Seitenplatten.

angelegten Visceralbogen sich das parietale Blatt eng an das viscerele angelegt hat, sodass die Höhle, welche zwischen beiden bestand, eine kurze Zeit verschwunden ist, um bald wieder zum Vorschein zu treten.

Unter der ersten Kiementasche hat das, hier solide, beiderseitige Mesoderm die ventrale Medianlinie noch nicht erreicht; es convergirt aber hinterwärts zu dieser während zwischen dem parietalen und dem visceralen Blatt eine Höhle entsteht. Unter der Anlage der zweiten Kiementasche, also auch ventral vom vierten Somite, vereinigen sich beide Höhlen zu dem unpaaren Pericardialraum. Mit andern Worten: Die ventrale Leibeshöhle wird in dieser Periode im Kopfe nur durch die unpaare Pericardialhöhle und die paarige Kieferhöhle repräsentirt. Beiderlei Räume communiciren nur potenziell, da die Wände der nach vorn in zwei Zipfel ausgezogenen Pericardialhöhle, sich zwar in diejenigen der Kieferhöhle fortsetzen, unter der ersten Kiementasche einander aber berühren.

Das Stadium J.

Zur Charakteristik dieses Stadiums, welches ich zwischen den VON BALFOUR I und K benannten einschiebe, diene Folgendes * über die Kiementaschen, welche, nach dem eben genannten Untersucher, die am leichtesten erkennbaren Merkmale anbieten. Im J wird die vierte und fünfte, aber noch nicht die sechste Kiementasche angelegt. In diesem Stadium findet der Durchbruch der Mundöffnung, sowie diejenige der zweiten und ersten Kiementasche nach aussen statt. In der Periode, wann auch die dritte Kiementasche durchbricht, wird die sechste als Darmausstülpung angelegt und achte ich, dass Stadium K anfängt.

Während der Anlage der vierten Kiementasche, und noch vor dem Auftreten der fünften, also in der ersten Hälfte des Stadiums J, entwickelt sich eine Masse embryonalen Bindegewebes — im I nur durch einzelne Zellen repräsentirt — aus der Innenwand der Somite. Diese zerfallen † dadurch in ein Muskelsegment (Myotom) und ein Skelettsegment, besser: Binde substanzsegment, (Sklerotom) §.

* Die Angaben sind alle nach Schnittserien gemacht; diejenigen nach Ansichten des Embryo's in toto sind unzuverlässig; sieh BALFOUR, l. c. p. 78 und 211.

† Sieh BALFOUR, l. c., p. 107.

§ Die Worte Myomer und Skleromer sind von verschiedenen Autoren für die Muskeln und die Binde substanz eines Körpersegmentes angewendet. Es gehören zu den Myomeren sowohl die Muskeln, welche aus den Somiten, als diejenigen, welche aus den Seitenplatten stammen. Ich möchte unter Myotom nur die Muskeln eines Somites verstehen. Ein Myotom ist demnach nur ein Theil eines Myomeres. In gleicher Weise ist ein Sklerotom nur ein Theil eines Skleromeres.

Die Segmentation der Sklerotome geht aber im ganzen Körper fast sofort verloren, worum ich letztere als nicht zu unserem Zwecke nothwendig ausser Acht lasse, und mich auf die Myotome beschränke. Das Volumen der Bindesubstanz ist hauptsächlich im Kopfe sehr bedeutend.

Myotome. Beim ersten Erscheinen der vierten Kiementasche wird in dem inneren Theil *des ersten Myotomes* (man konnte es noch Somit nennen), welches an dieser Stelle noch ohne Grenze mit der vorderen Darmwand zusammenhängt, eine sehr kleine Höhle sichtbar, entstanden durch Auseinanderrücken der Zellen. Diese Höhle ist paarig, und liegt etwas seitlich von der Medianebene in welcher die Chorda noch mit der oben erwähnten Zellmasse zusammenhängt. In meinem nächst älteren Embryo ist die fünfte Kiementasche noch nicht angelegt; noch keine ist nach aussen durchgebrochen, und auch der Mund ist noch nicht offen; es ist aber schon eine reichliche Masse embryonaler Bindesubstanz vorhanden, und sowohl das erste Myotom als die Chorda sind von dem Vorderende des Darmes isolirt. Das erste Myotom erscheint mit dem der andern Seite durch eine mediane Zellbrücke verbunden, in welcher sich eine enge Höhle befindet, welche die beiderseitigen Höhlen des ersten Myotomenpaares median vereinigt. An der dorsalen, hinteren Wand dieser Brücke endet die Chorda. Die Höhle des ersten Myotomés setzt sich jederseits auch in die vordere Verlängerung* fort, und reicht in dieselbe fast bis an den Stiel der Augenblase.

BALFOUR, welcher das erste Somit nicht erkannt hat ehe es eine Höhle besass, glaubt, dass letztere durch Abschnürung von dem „dorsalen Theil der mandibularen Höhle“ † entstehe, und wird hierin von MILNES MARSHALL gefolgt. Weil er diese Meinung weder durch Abbildungen, noch durch nähere Beschreibung stützt, und sie mit meinen Wahrnehmungen völlig unvereinbar ist, halte ich sie bloss für eine Vermuthung.

Die mediane Communication der beiderseitigen Höhlen wird von BALFOUR als eine ventrale betrachtet, sodass sie mit einem Abschnitt der bleibenden Leibeshöhle, und nicht mit dem Raum in einem Somite zu vergleichen wäre. Wegen ihrer besonderen Lage am Vorderende des Darmes können aber die beiderseitigen ersten Somite offenbar noch in einer andern Weise mit einander communiciren als unter dem Darne, indirect mittels der Leibeshöhle, wie die übrigen. Das Somit kann nämlich *vor* dem Darm direct mit demder andern Seite in Verbindung treten.

Halten wir uns an den Thatsachen, so liegt dieser Verbindungsstrang im

* Sieh oben Seite 5.

† Vgl. die erste Anmerkung auf Seite 6.

Stadium I (sowie beim ersten Auftreten des J), als er noch solide und nicht vom Entoderm isolirt ist, *vor* der Verschmelzungsstelle der Chorda mit dem Entoderm und *vor* der Darmhöhle. Hierum muss ich annehmen, dass der Strang nicht mit einem Abschnitt der Seitenplatten, sondern mit einem solchen der Somitenplatte („Urwirbelplatte“), zu vergleichen ist*.

Die Höhle des *zweiten Myotomes* ist vergrössert, und communicirt noch mit der Kieferhöhle. Ihr hinterer Theil wird, an der Aussenseite, vom Trigemini (Fig. 8, *tr*) gekreuzt. Dieser Theil ist im folgenden Stadium abortirt, und seine Stelle wird von dem vorwärts wachsenden dritten Myotome eingenommen, sodass der Trigemini hinter dem zweiten zu liegen kommt.

Die Wände des *dritten Myotomes* (Fig. 8, *3*) setzen sich jetzt nicht mehr in das Epithel, welches die Höhle des Hyoidbogens umschliesst, fort. Letztere ist von derjenigen des dritten Myotomes durch den Facialis, und durch embryonales Bindegewebe getrennt. Bei einigen Embryonen aus dem Anfang dieses Stadiums scheinen beide Höhlen noch durch einen soliden Strang von zweifelhaftem Gewebe verbunden. Die Höhle des Myotomes fängt in ihrem hinteren Theile zu abortiren an, während ihr vorderer sich vergrössert und nach vorn wächst. Eine Communication von ihr mit der Hyoidhöhle, welche von MARSHALL behauptet wird, ist in keinem meiner Embryonen vorhanden. Weil aber in dem vorhergehenden Stadium die Wände des dritten Somites mit dem Mesodermepithel im Hyoidbogen, welches jetzt die Hyoidhöhle umschliesst, zusammenhängt, muss ich eine potenzielle Communication zugeben.

Das *vierte Myotom* liegt, wie das vierte Somite des vorigen Stadiums, unter der Ohrblase und über der zweiten Kiementasche; es ist höchst rudimentär; seine Grenzen sind unbestimmt und angefangen sich aus ihrem Verband zu lösen. Gegen das Ende dieser Periode verschwindet es gänzlich, während seine Stelle von embryonalem Bindegewebe eingenommen wird. Bis in dieselbe Höhe, aber mehr lateral, verlängern sich in späteren Stadien die Wände der jetzigen Hyoidhöhle. Mit dieser Verlängerung darf das vierte Myotom nicht verwechselt werden. In der ersten Hälfte der jetzigen Periode setzen seine Wände sich noch in die der Hyoidhöhle fort (Fig. 9, *4*); das letzte, kaum mehr sichtbare Ueberbleibsel der Höhle des Myotomes ist aber von der nicht viel mehr als spaltförmigen Hyoidhöhle abgegrenzt.

* Ist diese Auffassung richtig, woran ich kaum zweifeln kann, so liefert sie eine wesentliche Stütze für diejenige, nach welcher das Mesoderm ursprünglich nicht die Gestalt zweier isolirten Reifen, sondern eines in die Längsachse des Thieres ausgezogenen Ringes hat. Diese Form ist in den Speculationen einiger Forscher, sowohl für das Mesoderm als für das centrale Nervensystem, behauptet worden.

Das *fünfte Myotom* (Fig. 8, 5) ist gleichfalls sehr degenerirt. Es nimmt noch über der dritten Kiementasche die Stelle des Somites, aus dem es hervorgegangen, ein, hat aber auch dessen bestimmte Grenzen eingebüsst. Es ist allseitig von Bindegewebe umgeben, und liegt gänzlich vor dem Vagus, während sein Vordertheil, an der Aussenseite, vom Glossopharyngeus gekreuzt wird (Fig. 11).

Das *sechste Myotom* ist, ebenso wie das sechste Somite des vorigen Stadiums, das erste (vorderste), welches embryonale Muskelfasern besitzt; diese sind noch im Stadium P sichtbar; sie bleiben aber auf einer rudimentären Stufe, worum es nicht unwahrscheinlich ist, dass auch dieses Myotom schliesslich abortirt. Es liegt über der jetzt angelegten vierten Kiementasche (Fig. 10) während seine Aussenseite vom Ram. branchialis primus Vagi gekreuzt wird (Fig. 8).

Das *siebente bis neunte Myotom* ist viel besser entwickelt. Unter dem hinteren Theile des siebenten wird die fünfte Kiementasche angelegt. Es erstreckt sich etwas höher neben das verlängerte Mark empor als das sechste; das achte noch höher und das neunte am höchsten, ebenso hoch wie diejenigen des Rumpfes, von denen es nicht verschieden ist. Ueber dem 6^{ten} bis 9^{ten} Myotome befindet sich die Nervenleiste („neural ridge“) des Vagusgebietes, welche an der Aussenseite eines jeden Myotomes noch einen rudimentären Auswuchs entsendet (Fig. 10), von denen die mehr nach hinten befindlichen die stärksten sind. Die Höhlen dieser Myotome, wie derjenigen des Rumpfes, sind alle durch die Vermehrung der Muskelfasern, bis auf einen sehr kleinen Rest im oberen Theile, verdrängt.

Wenden wir uns jetzt zu den Seitenplatten, in denen wir im vorigen Stadium nur den Pericardialraum und die Kieferhöhle fanden, so sehen wir in jedem Visceralbogen eine Höhle. Im Hyoid- und ersten Kiemenbogen hat sich nämlich das viscerele und parietale Blatt wieder getrennt, während diese beiden Blätter in den Höhlen der folgenden Visceralbogen nicht verschmelzen. Alle diese Gebilde communiciren unter den Kiementaschen mit der vorderen Verlängerung des Pericardialraums (Fig. 12). Diese Communication ist auf Längsschnitten nicht schwer zu sehen; wie aus der Figur zu vermuthen ist, muss sie auf Querschnitten nicht so leicht wahrzunehmen sein. Hierdurch erklärt sich, weshalb BALFOUR, der hauptsächlich letztere studirt hat, glauben konnte, dass die Höhlen in den Visceralbogen unten abgeschlossen wären. Indirect, mittels der vorderen Verlängerung des Pericardialraums, communiciren sie ventral mit denen der andern Seite.

Nicht lange nach der Differenzirung der Somite in Myotome und Sklerotome trennen sich ihre Höhlen von der Leibeshöhle. BALFOUR * bemerkt hier-

* BALFOUR, l. c., p. 106.

über für den Rumpf: „Though the cavities in the protovertebrae (Somite) are at first perfectly continuous with the general body-cavity, of which indeed they merely form a specialized part, yet by the close of stage H they begin to be constricted off from the general body-cavity, and this process is continued rapidly, and completed shortly after stage I, and considerably before the commencement of stage K.“ Diese Trennung ist schon in der ersten Hälfte der Periode J auch für die Kopfsomite, mit Ausnahme des zweiten, vollzogen; die Höhle des vierten, fünften und sechsten Visceralbogens kann also nie mit derjenigen eines Somites (oder eines Myotomes) in Verbindung stehen, denn jede dieser Höhlen ist ein abgeschnürtes Stück der secundären, und nicht, wie diejenige des Kiefer-, Hyoid- und ersten Kiemenbogens, der primären Leibeshöhle*. BALFOUR glaubt, dass die Höhlen in den Visceralbogen mit denen der Rumpfsomite homolog seien, weil sich aus beiden willkürliche Muskeln entwickeln. Es scheint mir sicher, dass hauptsächlich die Verhältnisse im Stadium J beweisen, dass sie dagegen mit einem Abschnitt der bleibenden Leibeshöhle des Rumpfes zu homologisiren sind; ich stelle die Gründe dazu zusammen:

In der ersten Hälfte des Stadiums J hat sich die primäre Leibeshöhle in die Höhlen der Myotome und die secundäre Leibeshöhle differenzirt, durch die Trennung der Somite (mit Ausnahme des 2^{ten}) von den Seitenplatten; die Höhlen in den Visceralbogen erstrecken sich nun nicht über die untere Grenze der Somitenplatte (resp. Myotomenplatte) und sind von den Höhlen der Somite (mit Ausnahme derjenigen des zweiten) *getrennt*; sie *communiciren* aber mit dem Pericardialraume. Ausserdem werden, wie wir im Stadium I gesehen haben, die Kiementaschen unter der Somitenplatte angelegt.

Wären dagegen die Höhlen in den Visceralbogen mit denen der Somite vergleichbar, so müssten sie *alle* ursprünglich mit einer der letzteren (oder der Myotome) in Verbindung stehen, und dies ist für diejenigen der hinteren Visceralbogen nicht der Fall. Da sich nun aus den Wänden der Visceralbogenshöhlen fast † die ganze Kiemen- und Kiefermuskulatur entwickelt, finden wir am Kopfe also das merkwürdige Verhältniss, dass der Haupttheil der willkürlichen Muskulatur nicht aus den Somiten, sondern aus den Seiten-

* Dieser Unterschied ist natürlich ein vollkommen unwesentlicher, weil er nur dadurch bedingt ist, dass die drei letzten Kiementaschen (und damit auch der vierte bis sechste Visceralbogen) nicht *vor* sondern *nach* der Abschnürung der Somite angelegt werden.

† Der *Musc coraco-hyoideus* (sich VETTER, Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. *Jen. Zeitschr.* Bd. VIII, 1874) entwickelt sich aus den hinteren Kopf- und vorderen Rumpfsomiten (vgl. das Ende dieses Capitels).

platten stammt, während am Rumpfe bekanntlich das Umgekehrte der Fall ist. Wie wichtig dies für die Auffassung der Nerven ist, werden wir im zweiten Capitel sehen.

Das Stadium K und folgende Stadien.

Wie erwähnt, entsteht die sechste und letzte Kiementasche in dem Stadium, in welchem die drei ersten nach aussen durchgebrochen sind. Diese Kiementasche wird unter dem hinteren Theile des achten Myotomes angelegt. Im Allgemeinen wird unter der hinteren Hälfte eines jeden Somites (resp. Myotomes) des Kopfes eine Kiementasche, und zugleich mit derselben unter dem vorderen Theile des Somites eine Visceralbogenhöhle gebildet. Dies gilt tatsächlich für das 4^{te}, 5^{te}, 6^{te}, 7^{te} und 8^{te} Somit (resp. Myotom) unter welchen die 2^{te} bis 6^{te} Kiementasche angelegt werden. Die niederen Selachier (Heptanchus und Hexanchus) machen es höchst wahrscheinlich, dass auch unter dem hinteren Myotome des Kopfes ursprünglich eine Kiementasche bestanden habe. Ihre Abwesenheit bei Scyllium- und Pristiurusembryonen beeinträchtigt das allgemeine Schema also nicht. Wie steht es nun aber mit den drei vordersten Somiten?

Die erste Kiementasche liegt im Stadium I nur mit ihrem vorderen Theile unter dem hinteren Theile der zweiten Somites; vor ihr befindet sich die Kieferhöhle; sie scheint mir ungezwungen in das Schema zu passen, nur muss man annehmen, dass sie ein wenig nach hinten gerückt ist, da sie grossentheils unter dem dritten Somite liegt. Letzteres ist ohne zugehörige Kiementasche; um auch für dieses Somit das Schema gelten zu lassen, muss man annehmen, dass eine ursprünglich (phylogenetisch) unter seinem hinteren Theile liegende Kiementasche abortirt ist, und dass demzufolge die Hyoidhöhle zwei Visceralbogenhöhlen repräsentirt; dass also der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen besteht. Hierdurch erklärt sich zugleich, worum die erste Kiementasche etwas nach hinten rücken konnte; durch den Abortus der folgenden wurde ihr der Raum dazu verschafft. Auf ganz andern Gründen bin ich in einer früheren Arbeit* zu derselben Hypothese gekommen. Sie erklärt worum anfänglich statt eines, zwei Somite mit dem Gewebe des Hyoidbogens zusammenhängen.

Es bleibt uns jetzt noch die Frage zu beantworten, ob auch unter dem hin-

* VAN WIJHE, Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Cera-
todus. *Niederl. Arch. f. Zool.*, Bd. V.

teren Theil des ersten Somites eine Kiementasche angenommen werden kann. Es scheint mir, dass der Mund als der Repräsentant eines an jener Stelle befindlichen Kiementaschenpaares anzusehen ist. Für die Auffassung des Mundes als das Homologon eines Kiementaschenpaares spricht nicht nur die Zeit seiner Entstehung, sondern auch die Thatsache, dass bei seiner Anlage das Entoderm mit dem Ectoderm verschmilzt und dann durchbricht, wie bei einer Kiemenspalte. Gegen diese Auffassung werden gewöhnlich: 1^o. die unpaare Anlage des Mundes, 2^o. die mit seiner Entstehung verbundene Einstülpung des Ectoderms angeführt. Den letzteren Grund betreffend erwähne ich, dass nach BALFOUR auch bei der Bildung der Kiemenspalten von Torpedo eine geringe Einstülpung des Ectoderms stattfindet. Ersterer Grund scheint mir sehr an Gewicht zu verlieren, wenn der Mund als zum ersten Kopfsegmente gehörig betrachtet wird, da zu der Zeit seiner Entstehung das erste Somit auch unpaar ist. Ist diese Auffassung des Mundes richtig, so lässt sich vermuthen, dass auch er ein vor ihm befindliches Stück, welches mit einer Visceralbogenhöhle zu vergleichen sei, von der Leibeshöhle abgeschnürt habe. Ich habe mich über diesen Punkt schon oben ausgesprochen; wir werden, bei der Behandlung der Veränderungen der Myotome seit dem Anfang des Stadiums K, zu welcher ich jetzt übergehe, sofort Verhältnisse kennen lernen, welche mir stark für die Existenz einer solchen Visceralbogenhöhle zu sprechen scheinen.

Das *erste Myotom* ist im Anfang des Stadiums K vergrößert, zeigt aber bei Scyllium und Pristiurus nichts Besonderes. Die in der ersten Hälfte des vorigen Stadiums so deutliche Fortsetzung bis an den Augestiel ist geschwunden; an ihrer Stelle befindet sich embryonales Bindegewebe. Galeus, von dem ich leider nur ein einziges Stadium * besitze, zeigt bei Embryonen aus dem Anfang des K, welche übrigens im Wesentlichen mit denen von Scyllium übereinstimmen, das merkwürdige Verhältniss, dass die nach dem Augestiel gerichtete Verlängerung des ersten Somites nicht nur persistirt, sondern sogar eine selbständige paarige Höhle vor dem ersten Myotom bildet. Ihre Wände (Fig. 13, v.v.) bestehen aus einem hohen, mehrschichtigen Epithelium, ebenso wie diejenigen der Visceralbogenhöhlen, während das Epithelium der übrigen noch existirenden Kopfhöhlen (des ersten, zweiten und dritten Myotomes) einfach und viel flacher ist. Nur die dem ersten Myotome zugekehrte Wand der erwähnten Verlängerung ist dünn; die Abschnürung hat wohl noch nicht lange stattgefunden. Es wäre interessant, zu erforschen, was beim erwachsenen Galeus aus diesem Gebilde

* Repräsentirt durch zwei, demselben Mutterthier entnommene und gleichweit entwickelte Embryonen.

entstanden sein kann, denn dass es abortire, scheint mir wegen seiner starken Entwicklung im Stadium K nicht wahrscheinlich.

Gegen das Ende des Stadiums L zeigt die Höhle des ersten Myotomes zwei nach unten und vorn gerichtete Ausstülpungen, eine vordere und eine hintere (Fig. 18 und 19, *va* und *ha*). Die Wände der hinteren verdicken sich bald, und füllen dabei die Höhle der Ausstülpung aus, sodass dieselbe im Anfang des Stadiums O fast ganz obliterirt ist. Der in dieser Weise entstandene Zellenhaufen bildet, wie MILNES MARSHALL dargethan hat, die Anlage des *Musc. obl. inf.* (Fig. 23, *moi*). Der eben erwähnte Forscher hat von diesem Muskel nur letzteres Stadium wahrgenommen. Ich kann seine Wahrnehmungen bestätigen, dass sich, während des Stadiums O, das erste Myotom becherförmig um die Augenblase schmiegt und sich aus seiner hinteren Wand der *Musc. rect. sup.*, *rect. int.* und *rect. inf.* *, entwickeln; dass weiter im Stadium L die mediane Communication der beiderseitigen Höhlen des ersten Myotomes durch das Zusammenkommen der Wände obliterirt, sodass ein solider, aus Epithelzellen bestehender Strang über dem oberen, hinteren Theile der Hypophysiseinstülpung das erste Myotom mit dem der andern Seite verbindet. In diesem Vorgang kann ich aber nicht, wie MILNES MARSHALL, eine Abschnürung des unpaaren medianen Theiles sehen. Der Verbindungsstrang wird allmählich dünner (im Stadium L zeigt er auf dem Querschnitt durch seine Mitte noch 8—10 Zellen; im Anfang des O nur 4—5 Zellen), und ist in der Mitte des Stadiums O geschwunden.

Während des Stadiums K wird die Höhle des *zweiten Myotomes* factisch isolirt durch das Obliteriren der Kieferhöhle; die Continuität der Wände bleibt aber bestehen (vgl. Fig. 14—17). Im Stadium L schiebt sie eine Ausstülpung nach vorn und oben (Fig. 18 und 19 *da*), welche bei Galeus viel geräumiger und schon im Stadium K vorhanden ist (Fig. 13). Die Höhle des Myotomes fängt jetzt zu schwinden an, und ist im Anfang des Stadiums O bis auf einen nach vorn und oben gerichteten Spalt reducirt (Fig. 20—22). Die Wände desselben liegen in der Fortsetzung derjenigen der früheren Kieferhöhle, welche jetzt aus embryonalen Muskelzellen bestehen, aus denen sich die Kaumuskeln entwickeln. In dem vorderen und oberen Theile, also im Gipfel der Ausstülpung, welche wir im Stadium L fanden, sind die Wände des zweiten Myotomes sehr verdickt, und bilden hier die Anlage des *Musc. obl. sup.* (Fig. 20 und 21, *mos*). MILNES MARSHALL hat diesen erst später wahrgenommen, als die Höhle des

* Der *Musc. rect. inf.* füllt später auch die vordere der beiden, im Stadium L auftretenden ventralen Ausstülpungen des ersten Myotomes, sodass er sich auch aus einem Theile der scheinbar ventralen Wand desselben entwickelt.

zweiten Myotomes schon gänzlich geschwunden und ihre Wände abortirt waren, sodass er nicht observirt hat, dass der *Musc. obl. sup.* sich auch aus der Wand einer Kopfhöhle entwickelt. Das Schwinden der Wände des zweiten Myotomes (mit Ausnahme des obersten vorderen Theiles) findet bald nach dem Anfang des Stadiums O statt.

Das *dritte Myotom*, welches wir im Stadium J die Innenseite des Trigemini erreichen sahen, wächst stets vorwärts; im Stadium L liegt sein Vorderende schon vor dem Trigemini, an der Innenseite des zweiten Myotomes. Die Zellen, welche den Boden und die Hinterwand der von ihm umschlossenen Höhle bilden, haben ihre Epithelform fast verloren, und sind von den umgebenden Bindegewebszellen kaum zu unterscheiden. Die dorsale und die vordere Wand besitzen aber ein sehr deutliches Epithel. Im Anfang des Stadiums O sind die Zellen desselben in spindelförmige Muskelzellen umgebildet, und die Höhle des Myotomes wohl reducirt, aber doch noch ziemlich gross (Fig. 26). Auf dem Schnitt möchte man sie beim ersten Anblick für ein Blutgefäss halten, weil die ventrale und die hintere Wand so sehr verdünnt sind. Mit seinem Vorderende hat das Myotom jetzt fast die hintere Wand des Augapfels erreicht. Es ist in die Länge gezogen, und von hinten nach vorn und aussen gerichtet, sodass sein Vordertheil zwischen der medial von ihm befindlichen *Vena ophthalmica* und dem, seine Aussenseite kreuzenden, unteren Theile des nach vorn und oben gerichteten zweiten Myotomes liegt, während an der Kreuzungsstelle die vordere Spitze des dritten sogar noch etwas mehr nach vorn ragt als das zweite Myotom (Fig. 20). Nicht lange nach dem Anfang des Stadiums O abortirt die Höhle des dritten Myotomes, und der aus demselben stammende Muskel, der *Musc. rect. externus*, wächst vor und medial vom Trigemini längs der Hinterwand des Augapfels nach vorn und aussen. Von diesem Muskel hat MARSHALL* schon gefunden, dass er an einer Stelle, welche früher von der zweiten und dritten Kopfhöhle eingenommen wurde, entsteht.

Von dem *vierten Myotome* ist nach dem Stadium J keine Spur mehr vorhanden, und das *fünfte* wird nur durch eine unbestimmte Masse repräsentirt, welche sich stärker färbt und deren Zellen dichter auf einander gedrängt sind als in dem embryonalen Bindegewebe (Fig. 17, 5). Das rudimentäre *sechste* liegt noch stets an der Innenseite des *Ram. branchialis I Vagi*, aber die folgenden haben sich dorsalwärts verlängert, ebenso wie die Myotome des Rumpfes. Ausserdem kommt eine ventrale Verlängerung (Fig. 23) dem hintersten Kopfmyotome zu,

* MILNES MARSHALL, l. c.

fehlt den vordersten (dem 1^{sten} bis 6^{ten})* aber vollständig. Schon gegen das Ende des Stadiums K fängt die ventrale Verlängerung, sowohl des hintersten Kopfmyotomes als die der vorderen Rumpfmyotome, sich nach vorn umzubiegen an. Im Stadium O haben diese Verlängerungen, welche später selbständig werden, schon ziemlich weit nach vorn vorgegriffen. Aus ihnen entwickelt sich der *Musc. coraco-hyoideus* †, welcher also genetisch von der übrigen, aus den Seitenplatten stammenden Kiemen- und Kiefermuskulatur ganz verschieden ist.

Der *Musc. coraco-branchialis* + *coraco-mandibularis* hat eine ganz andere Entstehungsweise als der *coraco-hyoideus*. Er entwickelt sich nämlich aus der unpaaren vorderen Verlängerung (Fig. 24, *pc'*) des Pericardiums, dessen Höhle, wie wir gesehen haben, im Stadium J mit den Höhlen der Visceralbogen communicirt (Fig. 12). Nach dem Stadium K fängt diese vordere Verlängerung zu obliteriren an; die Zellen ihrer Wände werden Muskelfasern, und im Anfang des O ist die ganze Höhle geschwunden; ihre muskulösen Wände sind zusammengekommen, und bilden die Anlage des *Musc. coraco-mandibularis* + *coraco-branchialis*. In späten Stadien ist derselbe immer leicht von dem *Musc. coraco-hyoideus* zu unterscheiden (Fig. 25, *mabr* + *cm.* und *chy*). Die Nebenzweige, welche ersterer zu den Visceralbogen abgibt, sind aus den Unterenden der Wände der Visceralbogenhöhlen entstanden §.

Kehren wir jetzt zu den Myotomen zurück, so finden wir, dass das 7^{te} bis 9^{te}, durch ihr dorsalwärts neben dem verlängerten Mark emporgerichtetes Wachstum, in den späteren Stadien sofort erkennbar sind (Fig. 43 und 44). Das

* Ob das siebente und achte Myotom sich in späten Stadien auch noch weit ventralwärts ausstrecken, habe ich nicht ermittelt.

† Eine Beschreibung dieser Muskeln giebt VETTER. l. c.

§ Nach dem Niederschreiben dieses Capitels ersehe ich, dass A. SCHNEIDER (Beiträge zur vergl. Anat. und Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere 1879, p. 109) schon auf Grund vergleichend anatomischer und histologischer Untersuchungen zu derselben Hauptunterscheidung der ganzen Muskulatur aller Wirbelthiere (zu dem Unterschied nämlich der aus den Somiten- und aus den Seitenplatten stammenden Muskeln) gelangt ist, wie ich für den Kopf der Selachier an der Hand der Ontogenie dargethan zu haben glaube. Er rechnet aber den *Musc. coraco-branchialis* (*sterno-branchialis* SCHNEIDER l. c., p. 123) zu den parietalen (aus den Somiten stammenden). Dies scheint mir fast ein Schreibfehler, denn er bemerkt (l. c., p. 109), dass dieser Muskel bei *Acanthias* keine Kästchenstructur — diejenige der parietalen Muskeln — erkennen lasse. Ueber die Augenmuskeln der höheren Thiere lässt SCHNEIDER sich nicht aus; von denen des *Petromyzon* sagt er aber (l. c., p. 60) es scheine ihm nicht unwahrscheinlich, dass dieselben den Leibesmuskeln (parietalen Muskeln) angehören. Es freut mich auf dem directen Wege, wenigstens für den Kopf, die Richtigkeit der Schneiderschen Einteilung zu haben zeigen können.

siebente ist das erste, welches, an der Rückenseite, hinter der Ohrblase liegt. In der Membran, welche seine Vorderwand bildet, steigt der Ram. supratemporalis Vagi auf.

Die Grenze zwischen Kopf und Rumpf wird im Stadium K soweit ausgebildet, dass der erste Halsnerv — der erste dem Vagus folgende Nerv mit sowohl dorsaler als ventraler Wurzel — deutlich als solcher erkennbar wird, und nicht mehr mit einem Vagusauswuchs zu verwechseln ist (Fig. 23, *hn*₁). Zu dem ersten Halsnerv gehört das zehnte Myotom (*10*) und hiermit glaube ich den Nachweis, dass an der Bildung des Kopfes im Ganzen 9 Somite theilnehmen, geliefert zu haben.

II. Die Entwicklung der Kopfnerven.

Während GEGENBAUR auf vergleichend anatomischem Wege, auch mittels der Nerven, die Frage nach der Segmentation des Kopfes der Hauptsache nach gelöst hat, stellt uns die Ontogenie in den Stand, umgekehrt, mittels der Segmentation des Mesoderms, die GEGENBAUR'sche Auffassung der Kopfnerven zu prüfen. Im Voraus will ich bemerken, dass ich seine Ansicht im Wesentlichen bestätigen kann, speziell in Betreff der Representation mehrerer dorsalen Wurzeln durch den Vagus, der Natur der aus dem hinteren Theile des verlängerten Markes entspringenden ventralen Wurzeln (Hypoglossus), der Homologie des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens mit ventralen Wurzeln und der Repräsentation eines Ramus dorsalis durch den Acusticus.

Bei der folgenden Behandlung der einzelnen Nerven scheint es mir am zweckmässigsten, nach der Reihenfolge der Körpersegmente zu verfahren. Unter einem solchen verstehe ich einen zwischen zwei Flächen liegenden Körperabschnitt, von denen die eine durch die vordere, die andere durch die hintere Wand eines Somitenpaares gedacht wird. Ein typisches Kopfsegment enthält an jeder Seite ein Somit (resp. Myotom und Sklerotom), unter welchem sich in einem gewissen Stadium eine Visceralbogenhöhle und eine Kiementasche befinden. Ausserdem besitzt es typisch, wie wir sehen werden, sowohl eine ventrale als eine dorsale Nervenwurzel. Beide Wurzeln entstehen, wie BALFOUR für den Rumpf gezeigt hat, als zwei, von einander unabhängige Nerven, welche sich später in einiger Entfernung vom centralen Nervensysteme verbinden. Weil sie am Rumpfe anfangs unvereinigt sind, und dies am Kopfe bleibend der Fall ist, wird die Differenzirung von Kopf und Rumpf

phylogenetisch wahrscheinlich vor der Verbindung der dorsalen mit der ventralen Nervenwurzel stattgefunden haben.

Der Olfactorius und der Opticus verlaufen vor den Segmenten, und sind von der folgenden Behandlung ausgeschlossen. Bevor ich zu dieser übergehe, möchte ich einige Worte über die Nervenleiste (neural ridge) vorausschicken. BALFOUR, der Entdecker derselben, fand, dass sie sich bis an den Glossopharyngeus nach vorn ausstreckt. MILNES MARSHALL* zeigte darauf, dass sie beim Hühnchenembryo bis in den vordersten Theil des Kopfes vorhanden ist, und schon vor dem gänzlichen Verschluss des Medullarrohres auftritt. Fig. 27 zeigt, dass Letzteres auch für die Selachier gilt. Der abgebildete Querschnitt gehört zu einem Torpedoembryo aus dem Stadium G, und geht durch die Augenblasen. Aus der Schnittserie erhellt, dass das Markrohr überall geschlossen ist mit Ausnahme zweier Stellen. Die eine derselben liegt am hinteren, die andere am vorderen Körperende. Die letztere (von BALFOUR nicht wahrgenommen) ist schlitzförmig, fängt zwischen den Augenblasen an, und streckt sich von da eine kurze Strecke nach vorn aus. Sie liegt scheinbar ventral (wegen der Kopfbeuge); ihr Hinterende ist auf dem abgebildeten Schnitt getroffen. Aus demselben folgt, dass die Augenblasen zwar scheinbar ventral, inderthat aber (weil das Nervenrohr zwischen ihnen noch nicht geschlossen ist) dorsal entstehen. Da der Olfactorius vor der Entstehungsstelle des Opticus auftritt, ist er zwar scheinbar der vorderste, in Wirklichkeit aber der zweite (nicht segmentale) Kopfnerv. Wo die Augenblasen sich in die Epidermis umbiegen, ist dieselbe verdickt (Fig. 27). Diese verdickte Stelle hängt mit der Nervenleiste continuell zusammen, wie die dem abgebildeten vorhergehenden Schnitte der Serie lehren. Aus einer Vergleichung mit Fig. 28, welche einen entsprechenden Schnitt aus einem etwas älteren Embryo von *Pristiurus* repräsentirt, folgt, dass diese verdickte Stelle (wenigstens zum Theil) nicht zu dem Nervenrohr, sondern zu der Haut gehört, wie BALFOUR † schon für das Hühnchen vermuthet hat.

Die Oeffnung des Medullarrohres schliesst sich bald zwischen den Augenblasen, bleibt etwas weiter nach vorn aber länger bestehen, und nachdem sie auch hier verschlossen ist, hängt doch noch das Gehirn bis in das Stadium I mit der Epidermis zusammen (Fig. 1, 2 und 29, *ep'*).

Da an dieser Stelle in dem folgenden Stadium die Epiphysis gefunden wird,

* MILNES MARSHALL, The Development of the cranial Nerves in the Chick. *Quart. Journ. of Mikr. Science.* Bd. XVIII. 1877.

† BALFOUR, *Treatise of comp. Embr.* Vol. II. p. 375.

kann ich Götte's * Entdeckung, dass dieselbe bei den Amphibien ein Umbildungspunkt einer letzten Verbindung des Hirns mit der Oberhaut ist, für die Selachier bestätigen.

Aus dem oben Erwähnten folgt, dass die Anlage der Epiphysis ursprünglich mit dem vorderen Theil der Nervenleiste zusammenhängt. Dass dieser vordere, den Trigemini ensendende Theil sich niemals continuell bis an die Anlage des Glossopharyngeus nach hinten fortsetzt, und mit dem hinteren, den Glossopharyngeus mit dem Vagus und den dorsalen Wurzeln der Spinalnerven verbindenden Theil zusammenhängt, habe ich nicht gefunden.

Es ist wohl nicht überflüssig, hier an das Schema eines zu einem Visceralbogen ziehenden Nerven zu erinnern: Ein solcher, nach Art einer dorsalen Wurzel entstehender Nerv theilt sich in einen Ram. dorsalis und einen Ram. ventralis. Jeder dieser beiden Rami kann ein Ganglion besitzen †. Der Ramus ventralis theilt sich in zwei Hauptzweige: Der eine derselben, der Ram. posttrematicus § (in der Ontogenie der eher angelegte) versorgt die Muskulatur des zu seinem Segmente gehörigen Visceralbogens, längs dessen *Vorderseite* er hinzieht. Der andere, der Ram. pharyngeus, zieht zu der Schlundhaut und entsendet nahe an seinem Ursprunge den Ram. praetrematicus ** zu der *hinteren* Seite des vorhergehenden Visceralbogens.

*Die Nervenwurzeln †† des ersten Segmentes:
Der Ophthalmicus profundus und der Oculomotorius.*

MILNES MARSHALL hat zuerst die Entwicklung des Oculomotorius beschrieben, und seine Beziehungen zum ersten Myotome festgestellt. In Betreff dieser

* GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der Unke.

† Die dorsalen Hirnnervenwurzeln verhalten sich also hauptsächlich wie die dorsalen Rumpfnervenwurzeln der Gadoiden (vgl. STANNIUS, *Das peripherische Nervensystem der Fische*. p. 117, sub. 2).

§ BALFOUR nennt diesen Zweig: „main branch“ oder „posterior branch“ (l. c. und Treatise). Ich selbst habe ihn früher (l. c.) „Ramus posterior“ genannt. Die letztere Benennungsweise kann aber zu einer Verwirrung mit dem gleichen, in der menschlichen Anatomie gebräuchlichen Ausdruck führen, weshalb ich den im Texte angewendeten vorschlage: Posttrematicus, und ebenso praetrematicus, von trema (Loch, Kiemenloch oder -spalte; vgl. die Namen der Myxinoidenarten: heptatrema, hexatrema etc.).

** Es ist auch möglich (aber wie mir scheint nicht so wahrscheinlich), dass der Ram. praetrematicus nicht als ein Zweig des Ram. pharyngeus aufzufassen ist, sondern einem Ram. pharyngeus in engerem Sinne gleichwerthig ist. In den folgenden Seiten wird unter Ram. pharyngeus stets ein solcher in engerem Sinne (d. h. nach Abzug des Ram. praetrematicus) verstanden.

†† Unter „Nervenwurzel“ verstehe ich einen ganzen Nerv und nicht nur seinen proximalen Theil.

Beziehungen kann ich ihn vollkommen bestätigen; weiche aber in einem wichtigen Punkte von ihm ab. MARSHALL glaubt nämlich der Nerv repräsentire nicht nur eine ventrale, sondern auch eine dorsale Wurzel; wir werden sehen, dass er eine reine ventrale ist, und dass der Ophthalmicus profundus die mit dem Reste des Trigeminus verschmolzene dorsale Nervenwurzel des ersten Segmentes bildet.

Ophth. profundus. BALFOUR hat gezeigt, dass der Trigeminus nach Art der dorsalen Wurzeln an der oberen Medianlinie des centralen Nervensystemes entsteht, und dass fast von Anfang an zwei Zweige an ihm zu unterscheiden sind: der Ophth. profundus und der Ram. mandibularis. Als Entstehungsstelle giebt er das Vorderende des Hinterhirns an.

Ich finde, dass die Anlage des Trigeminus ausserordentlich breit ist. Die Nervenleiste ist im Stadium H zwischen Trigeminus und Facialis schon abortirt, streckt sich aber von dem vorderen Theile des Hinterhirns sogar noch bis vor der Augenblase aus, und nimmt also die ganze Breite des Mittelhirns ein (vgl. Fig. 30). Von derselben gehen zwei längere Auswüchse ab; der eine liegt vor dem zweiten Somite, der andere befindet sich an dessen Hinter- und Aussenseite. Nun schwindet die Nervenleiste allmählich von vorn nach hinten; was aus ihr wird, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Durch dieses Schwinden nähert sich der vordere Trigeminusauswuchs immer mehr dem hinteren; im Stadium I ist dies auf verticalen Längsschnitten deutlich zu sehen (Fig. 31). Hierdurch wird sein ursprünglich verticaler Verlauf in einen horizontal, über der oberen Wand des zweiten Somites gerichteten verändert, während zugleich sein Ursprung vom Mittelhirn allmählich aufgehoben wird, und er gemeinschaftlich mit dem hinteren Trigeminusauswuchs vom Vorderende des Hinterhirns entspringt. Schon sehr frühzeitig, nämlich schon im Anfang des Stadiums I, entsteht in ihm eine über dem Vorderende des zweiten Somites befindliche Verdickung, die Anlage des Ganglions ciliare (Fig. 31, *gl. c.*), welches das zuerst differenzirte Ganglion des ganzen Thieres ist. Da der Oculomotorius, wie wir sehen werden, erst in der letzten Hälfte des Stadiums J auftritt, kann das Ganglion nicht zu ihm gehören. Dasselbe liegt anfangs unmittelbar unter der Epidermis, rückt aber bald einwärts.

Der Verlauf des Ram. ophthalmicus profundus ist gut und ausführlich von MARSHALL beschrieben; er sagt, dass er im Stadium K gerade aus vorwärts verläuft längs dem Oberande der ersten Kopfhöhle (des ersten Somites), dann längs der Innenseite des Auges, während er am Vorderende des Kopfes dorsal von der Nasengrube endet. Ich will hinzufügen, dass er vor der Bildung des Ganglions längs der Innenseite des zweiten Somites, darauf längs der Aussenseite des ersten verläuft (vgl. Fig.

14—16), während er der Innenwand des Augenbeckers enge angeschmiegt ist. In demselben Stadium sendet das Ganglion ciliare einen kurzen Zweig zur Epidermis, welcher senkrecht auf der Richtung des Ram. ophthalmicus profundus steht, in die Anlage des supra-orbitalen Schleimcanales endet, und mit den Zellen derselben so innig verschmolzen ist, dass die Theilnahme der Epidermis an der Bildung des Nervenzweiges höchst wahrscheinlich ist (Fig. 32, *pop.*). In den Stadien K und L ist dieser Zweig sowohl auf horizontalen als verticalen Längsschnitten deutlich zu sehen, später kann ich ihn aber nicht wiederfinden; auch wegen der Verkümmernng des Ganglions ciliare in den späteren Stadien, scheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass der erwähnte Nervenzweig abortirt. Nichtsdestoweniger scheint mir sein Vorkommen von Interesse, da er wegen Ursprung und Endigung den Ramus dorsalis des Ophthalmicus profundus bildet. Bei *Polypterus* und *Lepidosteus* * ist ein solcher zeitlebens vorhanden; er entspringt aus dem Ganglion ciliare, bildet mit dem Ram. ophthalmicus superficialis † scheinbar ein Ganzes, und verläuft mit ihm über sämtlichen Bildungen der Orbita hinweg. Ich habe ihn hierum die Portio Ophthalmici profundi des Ram. ophth. superficialis genannt. Sein Vorkommen, sei es auch nur im Embryo, bei Selachiern scheint mir, in Verbindung mit der Entstehungsweise des Ganglions ciliare und dessen jetzt zu erörternden Beziehungen zum Oculomotorius, zu beweisen, dass dasselbe einem Spinalganglion homolog ist. MARSHALL, der Entdecker des Ganglions im Embryo, hat dasselbe aus Mangel an Material erst im Stadium K gefunden, wann es das Maximum seiner Entwicklung erreicht hat, und an der Kreuzungsstelle des Oculomotorius mit dem Ophthalmicus profundus liegt. Er nimmt an, dass es sich in der Bahn des Oculomotorius befinde; die (Fig. 32—34) abgebildete Serie von aufeinanderfolgenden Schnitten scheint mir in überzeugender Weise zu zeigen, dass sich der Oculomotorius nicht an der Bildung des Ganglions ciliare betheiligt. Die Figuren sind nach horizontalen Längsschnitten durch den Körper gezeichnet, welche den abgebildeten Vordertheil des Kopfes (wegen der Kopfbeuge) im Querschnitt treffen. In Fig. 33 und 34, (links) sieht man, dass das Ganglion ciliare nicht in die Bahn des Oculomotorius eingeschaltet ist, sondern dass dieselbe ein wenig distal davon verläuft. Fig. 34 zeigt, dass das Ganglion sich mittels eines sehr kurzen Stie-

* Sieh VAN WIJHE, l. c. .

† SCHWALBE, (das Ganglion Oculomotorii. *Jen. Zeitschr.*, Bd. XII, 1879) hat auf anatomischem Wege gefunden, dass der Ram. ophthalmicus superficialis bei den Selachiern aus zwei Nerven besteht, der Portio Facialis (P. major SCHW.) und der Portio Trigemini (P. minor SCHW.).

les mit dem Oculomotorius verbindet *. Dieser Stiel ist aber so kurz, dass man auf etwas dicken horizontalen, und auch auf verticalen Längsschnitten, welche letzteren hauptsächlich von MARSHALL studirt sind, leicht zu der Meinung gerathen kann, dass sich das Ganglion in der Bahn des Oculomotorius befinde. In weit vorgerückten Stadien, nach der Bildung der knorpeligen Schädelkapsel, finde ich das Ganglion, allerdings etwas rückgebildet, aber noch deutlich in der Bahn des Ophthalmicus profundus, unmittelbar nach seinem Eintritt in die Orbita und proximal von der Kreuzungsstelle mit dem Oculomotorius. Hieraus folgt, dass es nicht, wie von MARSHALL geschehen, mit dem von Schwalbe entdeckten und zu letzterem Nerven gehörigen Ganglion Oculomotorii identificirt werden darf.

Der Oculomotorius tritt am Ende des Stadiums J auf. Er ist nämlich in dem Stadium mit drei offenen Kiemenspalten vorhanden, in dem mit zwei noch nicht, sodass er gleichzeitig mit dem Erscheinen der unteren Wurzeln † des Rumpfes entsteht. Seine erste Entwicklung habe ich nicht wahrgenommen; die Stelle an welcher er auftreten wird, ist aber schon in dem Stadium mit zwei offenen Kiemenspalten deutlich markirt. Die Gehirnbasis ist hier nämlich (ebenso wie im Stadium K, sieh Fig. 32—34) flach, oder selbst statt convex, einigermaßen concav. Hierdurch ist sie von den nach aussen convexen Seitenwänden des Gehirns scharf abgesetzt. Von dieser Grenzlinie (auf dem Querschnitt natürlich nur einem Grenzpunkt) entspringt der Oculomotorius, dessen proximaler Theil in denjenigen horizontalen Längsschnitten §, welche auch das Ganglion ciliare enthalten, sichtbar ist. Auch am Rumpfe ist die Basis des centralen Nervensystems in dieser Weise von den Seitentheilen abgesetzt (vgl. BALFOUR'S Fig. 5, Plate XIII), während die ventralen Nervenwurzeln von der Grenzlinie entspringen.

In dem Stadium mit drei offenen Kiemenspalten ist der Oculomotorius äusserst fein und nur zwei, nahe an einander liegende, durch faseriges Protoplasma verbundene Kerne dick. Nach dem Durchbruch der vierten Kiementasche sind die morphologischen Verhältnisse des Nerven wesentlich dieselben; nur ist er ein wenig dicker, und besteht aus einem Strang von gestreiftem Protoplasma an dessen Peripherie die Kerne in einer einfachen Schicht liegen (Fig. 32—34) **.

* Möglich ist dies keine wirkliche Verbindung, sondern nur eine Kreuzung.

† Diese treten nach BALFOUR bei dem Durchbruch der dritten Kiementasche auf.

§ Es ist vielleicht nicht überflüssig zu erinnern, dass diese das Mittelhirn im Querschnitt treffen.

** Histologisch stimmt der Nerv also fast vollkommen mit dem des Kaninchenembryo's überein; sieh KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte*, p. 613.

Eine, von MARSHALL behauptete, gangliöse Beschaffenheit des proximalen Theiles des Nerven kann ich nicht wahrnehmen. Wo derselbe mit mehreren Bündeln vom Mittelhirn entspringt, ist er breit und abgeplattet (Fig. 17). Diese Verbreiterung hat MARSHALL wahrscheinlich zu der Meinung veranlasst, hier eine gangliöse Anschwellung vor sich zu haben. Eine solche Verbreiterung findet man aber auf Längsschnitten aus dem Stadium K am Ursprunge aller ventralen Wurzeln der Spinalnerven.

Der Ursprung des Oculomotorius aus der Hirnbasis, die Zeit seines Auftretens, seine histologische Structur, der Mangel, noch im Stadium K, an einem eigenen Ganglion und seine Kreuzung, so nicht Verbindung, mit einer dorsalen Wurzel distal von deren Ganglion, scheinen mir zu beweisen, dass der Oculomotorius eine reine ventrale Wurzel ist. Wie MARSHALL gezeigt hat, liegt der Nerv im Stadium L, nach der Kreuzung mit dem Ophthalmicus profundus, der Hinterwand des ersten Myotomes enge angeschmiegt (Fig. 18, *oc*), während er später die sich aus demselben entwickelnden vier Augenmuskeln (den *Musc. rect. superior, internus und inferior* sowie den *obl. inferior*) innervirt. Die von dem erwähnten Autor aufgestellte Homologie seiner Zweige mit denen des Trigemini, Facialis etc. muss ich, wegen seiner Natur als ventrale Wurzel, verwerfen.

Im Stadium O ist das von SCHWALBE bei erwachsenen Selachiern entdeckte Ganglion Oculomotorii aufgetreten (Fig. 35, *gl. o*). Es ist verhältnissmässig weit entfernt von dem Ganglion ciliare (vgl. Fig. 36, *gl. c*) und besteht aus einer Masse, welche die Andeutung einer Zweitheilung zeigt, und sich an dem Zweige für den *Musc. obl. inf.*, an der Stelle wo derselbe sich mit der *Arteria ophthalmica* kreuzt, befindet. Es liegt also auf derselben Stelle wie beim erwachsenen Thier, und ist eine ziemlich grosse Strecke von dem Ganglion ciliare entfernt. In weit entwickelten Embryonen habe ich einen, aus dem Ganglion Oculomotorii entspringenden, rückwärts verlaufenden und die *Arteria ophthalmica* begleitenden Zweig wahrgenommen; hierum, und wegen der späten Entstehungszeit dieses Ganglions* muss ich es als zum Sympathicus gehörig betrachten †.

* BALFOUR hat bekanntlich nachgewiesen, dass die Ganglien des Sympathicus am Rumpfe sich an den Spinalnerven entwickeln.

† Die Homologie des Ciliarganglions mit einem Spinalganglion ist der Hauptgedanke, welcher der schönen von SCHWALBE verfassten Arbeit (l. c.) zu Grunde liegt. Ich muss ihn als vollkommen richtig anerkennen; nur hat SCHWALBE bei den Selachieren das Ganglion ciliare nicht gefunden, und das Ganglion Oculomotorii für dasselbe angesehen. Wodurch dies geschehen konnte liegt auf der Hand; SCHWALBE hat versäumt zu untersuchen, ob es im Ophthalmicus profundus nicht ein Ganglion gäbe,

*Die Nervenwurzeln des zweiten Segmentes:**Der Trigemini (nach Abzug des Opth. prof.) und der Trochlearis.*

Wie wir sahen, zeigt der *Trigeminus* bei seiner Anlage zwei Auswüchse; der eine gehört zu dem ersten Segmente, der andere zu dem zweiten, sodass der *Trigeminus* zwei dorsale Wurzeln repräsentirt. Der hintere Auswuchs verläuft bis im Stadium J an der Aussenseite des hinteren Theiles des zweiten, der vordere an der Aussenseite des ersten Somites. Durch das im ersten Capitel dieser Arbeit erörterte Wachsthum des zweiten Somites nach vorn, kommt der hintere Auswuchs im Stadium K gänzlich hinter dasselbe zu liegen. In diesem Stadium fängt er an, sich in drei Zweige zu differenziren. Der eine (*Ram. mandibularis*) kreuzt die Aussenseite der Stelle, wo das zweite Somit mit der Kieferhöhle zusammenhängt, und verläuft * dann längs der Vorderseite derselben hinunter. Da jeder *Ram. posttrematicus* des *Vagus*, sowie derjenige des *Glossopharyngeus* und des *Facialis* vor der Visceralhöhle des zugehörigen Kiemenbogens verlaufen, ist der *Ram. mand.* ungezweifelt einem *Ram. posttrematicus* homolog. Der *Ram. mandibularis* des *Trigeminus* hängt, wie jeder *Ram. posttrematicus*, an seinem Unterende mit dem Epithel der Wand der zugehörigen Visceralbogenhöhle zusammen, und entsendet in seinem Verlaufe Zweige zu dieser Wand.

Die beiden andern Zweige, welche im Stadium K an dem hinteren *Trigeminus*auswuchse auftreten, sind der *Ram. maxillaris superior* und die *Portio Trigemini* (*P. minor*, SCHWALBE) des *Ram. ophthalmicus superficialis*. Beide Zweige sind in der ersten Hälfte des Stadiums K bei *Scyllium* und *Pristiurus* nur eine Zelle dick und daher kaum sichtbar; ihre Dicke nimmt aber rasch zu, sodass sie von dem Stadium L an leicht zu sehen sind. Bei *Galeus* ist die *Portio Trigemini* schon im Anfang der Periode K beträchtlich entwickelt (Fig. 13, *tr'*); hier entspringt sie nicht wie bei *Scyllium* und *Pristiurus* aus dem gangliösen Stamm des *Trigeminus*, sondern scheinbar gemeinschaftlich mit dem *Ophthalmicus profundus*.

Die erwähnten drei Zweige, welche sich aus dem hinteren *Trigeminus*auswuchse entwickeln, sind alle zuerst von BALFOUR beim Embryo beschrieben. MILNES MARSHALL hat zuerst den *Ram. ophth. prof.* von der *Portio Trigemini* un-

welches das *Gangl. ciliare* sein könnte. Um einen Wortstreit zu verhüten, möchte ich hier bemerken, dass ich die Homologie des Ciliarganglions der Selachier mit demjenigen der höheren Thiere des weiteren Beweises bedürftig achte, weil bei diesen dasselbe oft mit dem *Gangl. Oculomotorii* verwechselt zu sein scheint.

* Sieh meine vorläufige Mittheilung: *Verslag der verrigtingen aan de Nederlandsche werktafel in het zöologisch station te Napels*. Maart—Junij 1881, im „*Staatscourant*“ des vierten und fünften Sept. 1881.

terschieden und mit SPENCER mittels der Entwicklungsgeschichte die wahre Grenze zwischen den Wurzeln des Trigemini und Facialis erkannt.

Das vordere der beiden, beim erwachsenen Thier sich vorfindenden Wurzelbündel des Trigemini entsteht im Stadium L, und unterscheidet sich durch seine nicht gangliöse Beschaffenheit von dem hinteren. MARSHALL glaubt in dem ersteren eine ventrale Trigeminiwurzel zu erblicken; diese Meinung ist schon von BALFOUR genügend widerlegt. Nachdem wir gesehen haben, dass der Trigemini zwei dorsale Wurzeln repräsentirt, welche nur, wegen der Breite des sie verbindenden Theils der Nervenleiste, anfangs scheinbar *eine* Anlage bilden, wird es wohl nicht befremdend scheinen, dass diese Anlage später auch an ihrer Basis die Spuren einer Zweitheilung zeigt, mit andern Worten, dass das ursprünglich einheitliche Wurzelbündel des Trigemini sich später in zwei Bündel differenzirt. Dass das vordere, dem Ophth. prof. zugehörige, nicht gangliös ist, folgt aus der frühen Differenzirung des Ganglions ciliare, welche, wie wir sahen, schon im Stadium I anfängt; das hintere Wurzelbündel des Trigemini ist im Stadium L noch gangliös, weil es sich dann noch nicht in das Ganglion Gasseri und den dasselbe später mit dem Gehirn verbindenden Stiel differenzirt hat.

Der *Trochlearis* ist die dem zweiten Segmente zugehörige ventrale Nervenwurzel; hierfür kann ich nicht den directen, auf die Ursprungsstelle vom Gehirn etc. gegründeten Beweis anführen, sondern nur den indirecten, nämlich diesen, dass der *Trochlearis* den *Musc. obl. sup.* innervirt, welcher, wie wir im ersten Capitel dieser Arbeit gesehen haben, ein Product des zweiten Somites ist. Da nun die Hauptmasse des Trigemini die dorsale Wurzel des zweiten Segmentes ist, muss der auch zu demselben gehörige *Trochlearis* die ventrale Wurzel sein. Ich bin nicht glücklicher gewesen als MARSHALL und SPENCER, welche den Nerv erst im Stadium N gefunden haben, wann er äusserst dünn ist, und der Hauptsache nach dieselben Verhältnisse wie beim erwachsenen Thier zeigt.

Die Nervenwurzeln des dritten und vierten Segmentes:

Der Acustico-Facialis und der Abducens.*

Die Entdeckung BALFOURS dass der *Acustico-Facialis* als eine dorsale Wurzel entsteht, kann ich nur bestätigen. Im Stadium K besitzt der Nerv vier, schon von BALFOUR beschriebene Zweige, welche kurz, aber so dick sind, dass der Nerv dem Vagus an Volum kaum nachsteht, und alle übrigen Nerven weit übertrifft. Das Ganglion wird durch eine grosse gangliöse Masse

* Die ventrale Nervenwurzel des vierten Segmentes fehlt.

repräsentirt, welche eben angefangen ist, sich für jeden der vier Zweige in ein besonderes Ganglion zu differenziren. Der eine Zweig, der Ram. ventralis* läuft hinunter zur oberen, hinteren Wand der ersten Kiemenspalte, mit deren, an dieser Stelle verdicktem Epithel er zusammenfließt. Aus dieser Verschmelzungsstelle wachsen in späteren Stadien sowohl der Ram. palatinus (Ram. pharyngeus), als der Zweig zur Pseudobranche des Spritzloches (Ram. praetrematicus) hervor. In den Stadien K und L geht von derselben nur der Ram. hyoideus (Ram. posttrematicus, Fig. 37, *fa'''*) aus, welcher durch das Bindegewebe des Hyoidbogens längs der Vorderwand der Hyoidhöhle verläuft, in welche er feine Fäden entsendet und mit deren Unterende er zusammenhängt. Der Nerv besteht aus faserigem Protoplasma mit eingestreuten Kernen, welche nicht bloss eine periphere Schicht bilden, wie beim Oculomotorius.

Die drei übrigen Hauptzweige des Acustico-Facialis bilden einen dreistrahligem Stern, dessen einer Strahl, der Acusticus, hinterwärts gerichtet ist, während die beiden andern, fast in einer Verticalebene nach vorn divergirend, den Hinterrand des Auges zwischen sich fassen (Fig. 37, *fa'* und *fa''*; das Auge ist beim Einbetten des Schnittes zu viel nach unten getrieben). Sie sind beide ungefähr gleich lang, gleich dick und endigen resp. in die Anlage des supraorbitalen und eines infraorbitalen Schleimcanales. Der eine, später über den Orbita vorwärts verlaufende, ist von MARSHALL richtig als die Portio Facialis des Ram. ophth. superficialis erkannt, während er den andern, später unter der Orbita und an der Aussenfläche des Ram. max. sup. Trigemini hinziehende, anfänglich für den Ram. palatinus Facialis hielt, und hierin von BALFOUR † gefolgt wurde. Bald nachher hat er aber, in Vereinigung mit SPENCER § und ungefähr gleichzeitig mit mir**, gefunden, dass diese Deutung nicht richtig, und dass der Nerv der Ram. buccalis ist.

Betrachten wir jetzt die ersten, zur Zeit noch nicht beschriebenen Entwicklungsstadien des Ram. buccalis und der Portio Facialis, so finden wir, dass beide Nerven gegen das Ende des Stadiums J oder den Anfang des K gemeinsam als ein kurzes Rudiment entstehen, welches, vom Facialis nahe an seinem Austritt aus dem Gehirn entspringend, in eine kleine, hinter dem Auge befindliche, verdickte Stelle der Epidermis endet. An dieser Stelle sind die Zellen der Epider-

* BALFOUR und MARSHALL nennen ihn Ram. hyoideus; er enthält aber nicht nur den proximalen Theil dieses Zweiges, sondern auch denjenigen des sich später entwickelnden Ram. palatinus und des Zweiges für die Pseudobranche.

† BALFOUR, Treatise of comp. Anat.

§ MARSHALL und SPENCER, l. c.

** VAN WIJHE, Verslag der verrigtingen etc. l. c.

mis cylindrisch geworden, während viele der Kerne in die Tiefe gerückt erscheinen, und von denen des Nerven nicht zu unterscheiden sind. Dieselbe bildet bald zwei dichotomisch divergirende, vorwärts gerichtete Ausläufer, welche das Auge zwischen sich fassen; der über dem Auge verlaufende ist die Anlage des supraorbitalen, der unter dasselbe hinziehende diejenige eines infraorbitalen Schleimcanales. In derselben Weise wie das Organ der Seitenlinie nach hinten wächst, wachsen diese beiden Anlagen nach vorn. In derselben Richtung wächst auch der sie versorgende Nerv, welcher mit dem Epithelium der Schleimorgananlage zusammenhängt, während er seitlich feine Fasern zu jener Anlage abgibt. Hierbei ist dieselbe dem Vorderende des Nerven immer ein wenig voraus.

Dass es sich hier nicht bloss um eine enge Aneinanderlagerung, sondern um einen wirklichen Zusammenhang handelt, ist besonders deutlich an verletzten Präparaten zu sehen, bei welchen sich die Epidermis auf dem Schnitt ein wenig vom Bindegewebe abgehoben hat. Einen solchen habe ich (Fig. 38) gezeichnet. Hier ist das Vorderende der (noch äusserst kurzen) Portio Facialis mit der Anlage des Schleimorganes in Verbindung geblieben, während hier und dort zwischen der inneren Schicht der Kerne des Schleimorganes andere eingeschoben sind, von denen man nicht sagen kann, ob sie zum Nerven oder zu dessen Endorgane gehören. Auch ist das Protoplasma des Nerven mit dem des Schleimorganes verbunden, sodass ich die Betheiligung des letzteren an der Bildung des Nerven für fast sicher halten muss.

In einem etwas älteren Stadium (Fig. 37) hat sich das hintere (ältere) Ende, sowohl des Ram. buccalis als der Port. Facialis, von der Anlage des Endorganes gelöst, ist in die Tiefe gerückt, wird durch zwischendringendes Bindegewebe von der Haut getrennt, und ist mit dem Schleimorgane nur durch feine Ausläufer, Nebenzweige, verbunden. Das fortwachsende Vorderende hängt aber noch mit dem des Schleimorganes zusammen.

Was nun die morphologische Bedeutung des Ram. buccalis betrifft, so muss ihm derselbe Werth zuerkannt werden wie der Portio Facialis: 1^o. Wegen der Entstehung aus derselben Anlage, 2^o. der gleichen Zeit des Auftretens, 3^o. der gleichen Wachstumsweise, und 4^o. der gleichen Innervierung eines Schleimorganes. Die Portio Facialis gehört bekanntlich zu dem System der Rami dorsales, somit gehört auch der Ram. buccalis zu diesem Systeme. Wegen seines Verlaufes unter dem Auge wird es anfangs vielleicht etwas paradox scheinen, dass der Ram. buccalis zu den Rami dorsales gehöre. Ein analoger Fall bietet aber z. B. der Ram. lateralis Vagi, der bei einigen Teleostiern bekanntlich Zweige zur ventralen Körperfläche entsendet.

Da auch der Acusticus ein Ramus dorsalis des Facialis ist, wie GEGENBAUR

zuerst gezeigt hat, und durch BALFOUR und MARSHALL bestätigt worden ist, besitzt der Facialis im Stadium K scheinbar drei Rami dorsales. Inderthat glaube ich aber, dass die Portio Facialis mit dem Ram. buccalis als ein einziger, sich dichotomisch verzweigender Nerv aufgefasst werden muss: 1^o. weil beide als ein einheitliches Rudiment angelegt werden, und 2^o. später noch mit ihren Bases zusammenhängen (Fig. 37), ja sogar beim erwachsenen Thier * gemeinschaftlich aus der oberen der beiden Facialiswurzeln entspringen.

Durch die im ersten Capitel dieser Arbeit erläuterte Thatsache, dass ursprünglich zwei Somite mit der Anlage des Hyoidbogens zusammenhängen, liegt die Vermuthung nahe, dass der Facialis eine Zusammensetzung aus zwei Nerven erkennen lassen werde. In den Rami dorsales scheint mir die Andeutung einer solchen wirklich vorhanden; der Acusticus gehört seines Ursprunges und anfänglichen Verlaufes wegen zum vierten, der Ram. buccalis mit der Portio Facialis aus denselben Gründen zum dritten Segmente. In dem Ram. ventralis habe ich nicht mit Sicherheit eine Doppelnatur beobachten können. In einer früheren Arbeit † habe ich die Hypothese aufgestellt, dass nicht nur der Ram. hyoideus, sondern auch der Ram. mandibularis des Facialis ein Ram. ventralis repräsentire. Ontogenetische Thatsachen für oder gegen dieselbe kann ich nicht anführen, da mir die Entwicklungsgeschichte des Ram. mand. Fac. unbekannt geblieben ist. Im Stadium L giebt der Ram. buccalis einen kurzen, feinen Zweig zu der oberen Wand des Spritzloches ab (Fig. 37); dieser wird bald viel stärker und scheint hinter dem Spritzloche zu verlaufen, möglicherweise ist er die Anlage des Ram. mand. externus des Facialis, doch kann ich dies nicht mit Sicherheit behaupten.

Der Trigemini und der Facialis, welche noch im Anfang des Stadiums K ganz unabhängig von einander sind, vereinigen sich später nicht weit von ihrem Ursprunge. Diese Vereinigung kommt dadurch zu Stande, dass der Ram. buccalis an seiner Basis sich mit dem Gangl. Gasseri, dessen Aussenseite er unmittelbar aufliegt, verbindet. Diese Verwachsung ist nicht ursprünglich, wie MARSHALL, weil er die Stadien vor K nicht beobachtet hat, glauben konnte; durch dieselbe wird erklärlich, weshalb man lang Zeit geglaubt hat, dass der Ram. buccalis zum Trigemini gehöre.

Der Abducens ist zuerst von MARSHALL im Embryo gefunden; seine Wahrnehmung, dass der Nerv nicht gangliös angelegt wird, und mit mehreren Bündeln unmittelbar hinter dem Facialis aus der Gehirnbasis entspringt, kann ich

* Sieh MARSHALL und SPENCER, l. c. p. 487 und 489.

† VAN WIJHE, l. c.

vollkommen bestätigen. Ich finde den Nerv zuerst in der Mitte des Stadiums K vorhanden. Der auf die Ursprungsstelle, histologische Structur und späte Entstehungszeit gegründeten Deutung des Nerven als ventrale Wurzel durch MARSHALL stimme ich vollkommen bei. Dass der Nerv zu einem Segmente gehöre von welchen der Facialis die dorsale Wurzel repräsentirt, leitet der erwähnte Autor aus der Nähe der Ursprungsstellen der beiden Nerven ab; ich kann dies erhärten durch die im ersten Capitel dieser Arbeit erläuterte Entstehung des vom Abducens innervirten Musc. rect. externus aus dem dritten Myotome. Der Abducens ist also die ventrale Nervenwurzel des dritten Segmentes; diejenige des vierten Segmentes fehlt; wir werden in dem allgemeinen Theile dieser Arbeit die Erklärung dieses Fehlens kennen lernen.

*Die Nervenwurzel des fünften Segmentes:
Der Glossopharyngeus.*

Seiner von BALFOUR beschriebenen Entstehungsweise zufolge ist der *Glossopharyngeus* eine dorsale Wurzel (vgl. Fig. 4). Bekanntlich ist er der Nerv des dritten Visceralbogens (des ersten Kiemenbogens) und da dieser, wie wir gesehen haben, ursprünglich mit den Wänden des fünften Somites zusammenhängt (Fig. 3), ist der Glossopharyngeus der Nerv des fünften Kopfsegmentes. Mit allen andern dorsalen Hirnnervenwurzeln hat er die Lage an der Aussenseite des zu seinem Segmente gehörigen Somites gemein, er kreuzt aber nicht, wie ursprünglich der Trigemini, die hintere Hälfte desselben sondern die vordere.

Während des Stadiums K differenzirt sich das Rudiment des Nerven in den Ram. dorsalis und den Ram. ventralis. Der erstere verschmilzt mit der auch in diesem Stadium auftretenden Epidermisverdickung, welche die Anlage des vom Glossopharyngeus versorgten Theiles des Schleimcanalsystemes ist (Fig. 39). Aehnlich Bilder wie die für die Portio Facialis des Ram. ophth. sup. erwähnten, führen zu der Annahme, dass die Zellen der Schleimorgananlage an der Bildung des sie versorgenden Nerven theilnehmen. Der Ram. ventralis verläuft zu der oberen, hinteren Wand der zweiten Kiementasche (das Spritzloch wird als die erste betrachtet) mit deren, an dieser Stelle verdicktem Epithel er verschmilzt. Aus dieser Verschmelzungsstelle entwickeln sich in späteren Stadien der Ram. praetrematicus und pharyngeus; in K und L geht von derselben nur der Ram. posttrematicus aus, welcher längs der Vorderwand der Höhle des ersten Kiemenbogens verläuft. In diese Wand entsendet er feine Fäden, und hängt mit ihrem Unterende zusammen.

Im Stadium L tritt in dem Ganglion des Glossopharyngeus die Spur einer

Zweitheilung auf (Fig. 18 und 19). Der eine Theil liegt an der Basis des Ram. dorsalis, der andere an derjenigen des Ram. ventralis. Ob diese angefangene Trennung später vollzogen wird, habe ich nicht ermittelt. Eine ventrale Wurzel fehlt* dem fünften Segmente. Allerdings entspringt der Glosso-pharyngeus seit dem Stadium K mit zwei Strängen, von denen der vordere etwas mehr dorsal liegt als der hintere. Letzterer kann aber in keiner Hinsicht die Bedeutung einer ventralen Wurzel beanspruchen.

*Die Nervenwurzeln des sechsten, siebenten, achten und neunten Segmentes:
Der Vagus und der Hypoglossus.*

BALFOUR hat entdeckt, dass der *Vagus* kurz nach der Anlage des Trigemini und *Facialis* auftritt, und wie die dorsalen Nervenwurzeln entsteht. Er sagt †: „Behind the auditory involution, at a stage subsequent to that in which the fifth and seventh nerves appear, there arise a series of roots from the dorsal summit of the hind-brain, which form the rudiments of the glosso-pharyngeal and vagus nerves. These roots are formed towards the close of stage H, but are still quite short at the beginning of stage I.”

Ich habe mich sehr bemüht die ersten Stadien des *Vagus*, sowie die von BALFOUR nicht angegebene Zahl seiner Auswüchse kennen zu lernen, und gebe folgende Schilderung seines Verhaltens:

Fig. 40 und 41 zeigen uns den Nerv im Anfang des Stadiums I. Sie repräsentiren zwei auf folgende Längsschnitte, welche nicht vertical, sondern ziemlich schief genommen sind. Fig. 40 ist der erste Schnitt der Serie; er zeigt die (einschichtige) Epidermis, welche an zwei Stellen verdunkelt ist. Die eine Stelle ist der Rand der noch nur seicht vertieften Ohrverdickung, die andere ist die Anlage des *Vagus*. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. 41) sind die Anlage des Trigemini, des *Acustico-Facialis*, des *Glossopharyngeus*, die hinteren Kopf- und vorderen Rumpfsomite, das centrale Nervensystem und der Boden der Ohrblase getroffen. Vom *Vagus* sieht man noch einzelne distale Ausläufer; der hintere Theil des *Vagus* und die Rückenmarksnerven sind noch nicht angelegt, während am Rumpfe nur der vordere Theil der Nervenleiste aufgetreten ist. Der *Vagus* zeigt sich als ein unsegmentirter Auswuchs der Nervenleiste, welcher vorn am breitesten ist (am weitesten nach unten zieht), nach hinten allmählich schmaler wird, und einigermassen die Gestalt eines ungleichseitigen Trapeziums hat, welches mit der Basis über dem

* Sieh aber den allgemeinen Theil.

† BALFOUR, l. c. p. 192.

6^{ten} bis 9^{ten} Somite am Gehirn befestigt ist, während seine mit der Basis parallele Wand die Aussenseite des sechsten und theilweise des siebenten Somites kreuzt.

In der ersten Hälfte des Stadiums J entsendet die Nervenleiste des Rumpfes die Anlage der dorsalen Spinalnervenzurzel als ein kurzer Ausläufer längs der Innenseite je eines Somites. Im Vagusgebiete dagegen wendet sich die sehr verbreiterte Nervenleiste über den hinteren Kopfsomiten nach aussen, zieht an der Aussenseite derselben weiter nach unten als im vorigen Stadium, und hat im Wesentlichen dieselbe trapezförmige unsegmentirte Gestalt. Der Glossopharyngeus hängt nur proximal mit dem Vagus zusammen, in gleicher Weise wie die proximalen Theile der dorsalen Wurzelanlagen des Rumpfes mittels der Nervenleiste verbunden sind.

Erst in der zweiten Hälfte des Stadiums J finde ich, dass eine Segmentation des Vagus auftritt. Der hintere Theil der in seinem Gebiete sehr verbreiterten Nervenleiste entsendet nämlich je über dem 8^{ten} und 9^{ten} Myotome einen kurzen Auswuchs, welcher denen der dorsalen Spinalnervenzurzel ähnlich ist (Fig. 10, *vg₃ vg₄*). In diesem Stadium wird auch der erste Kiemenzweig des Vagus deutlich (Fig. 11); es scheint fast, alsob er sich nur zufolge der Anlage der vierten Kiementasche differenzirt, und alsob er, wenn diese nicht vorhanden wäre, eine einheitliche Masse mit dem Rest der Anlage bilden würde. Er liegt ganz hinter dem fünften, zum Glossopharyngeussegmente gehörigen Somit, kreuzt dagegen die Aussenseite des sechsten.

Die Lagerungsbeziehung der dorsalen Nervenzurzel zu den Somiten ist jetzt im Kopfe eine andere als im Rumpfe geworden. Ursprünglich befinden sich diese Wurzelanlagen in beiden Körpertheilen über den Somiten. Im Rumpfe wachsen letztere an der Aussenseite der Nerven zwischen denselben und der Haut hinauf; im Kopfe dagegen wachsen sie zwischen dem centralen Nervensystem und den dorsalen Nervenzurzelanlagen empor, sodass sie an der Innenseite der letzteren zu liegen kommen.

In dem letzten Theile des Stadiums J verschmälert sich nun die breite, über dem 6^{ten} bis 9^{ten} Myotome befindliche Wurzel des Vagus, nahe an ihrem Ursprunge, in der Richtung von hinten nach vorn, während zugleich die drei hinteren der vier Vagusauswüchse nach vorn gedrängt werden. In derselben Richtung wachsen das 9^{te} bis 7^{te} Myotom empor, und es hat den Schein, alsob dieses Emporwachsen die Ursache der Verschmälerung des Vagusursprunges und des nach vorn Dringens seiner hinteren drei Auswüchse ist.

In dieser Weise kommt es, dass eine ziemlich lange Strecke der Nervenleiste zwischen dem Vagus und dem ersten Spinalnerv in den folgenden Stadien keine Nervenbüschel zeigt, eine Thatsache auf welche BALFOUR aufmerksam ge-

macht hat. Dieser Untersucher glaubt, jene Strecke der Nervenleiste beweise, dass der Vagus phylogenetisch mehrere Zweige, welche in der Ontogenie nicht mehr angelegt werden, besessen habe. Wir haben gesehen, dass dies nicht der Fall ist, dass die Auswüchse ursprünglich vorhanden sind, aber nahe an ihrem Ursprunge von hinten nach vorn gedrängt werden.

Noch vor dem Anfang des Stadiums K sind die drei hinteren der Vagusausläufer so weit nach vorn gedrängt, dass sie sich erst über der vorderen Hälfte des siebenten Myotomes nach unten wenden, und fast eine einheitliche Masse darstellen (Fig. 8); der Ram. primus Vagi ist durch die vierte Kiementasche von ihnen getrennt.

Im Stadium K verliert die Nervenleiste bekanntlich zwischen den (dorsalen) Nervenwurzeln ihre Verbindung mit dem Gehirn. Dies geschieht auch im Vagusgebiete, wo dieselbe wie wir gesehen haben, vorn äusserst breit war (sich weit nach unten und aussen ausdehnte). Der Vagus entspringt dadurch jetzt nicht mehr mit einer langen Basis, sondern mit mehreren Wurzeln, deren Zahl schwerlich genau anzugeben ist, aus dem Gehirn (Fig. 17). Die Nervenleiste ist jetzt zu einer Commissur geworden, welche parallel dem Rückenmarke verlaufend, die dorsalen Spinalnervenwurzeln verbindet, zwischen dem ersten Spinalnerv und dem Vagus eine Strecke weit keinen Nerv entsendet, an der Stelle wo die vier Vagusausläufer von ihr abgehen sehr verbreitert ist, und an dem in dem jetzigen Stadium mit zwei Wurzelbündeln entspringenden Glosso-pharyngeus endet. Von den drei vorderen Vagusausläufern ist der erste der stärkste, der zweite schwächer und der dritte am schwächsten (wie auch im folgenden Stadium, sieh Fig. 18). In jedem fängt sich ein Ganglion zu differenzieren an; jeder verschmilzt mit dem verdickten Epithel der oberen, hinteren Wand der vor ihm befindlichen Kiemenspalte, und verläuft weiter vor der Vorderwand der zu seinem Bogen gehörigen Visceralhöhle, in deren Seitenwand er Zweige abgiebt und mit deren Unterwand er zusammenhängt, nach unten. Jeder dieser drei Ausläufer ist also deutlich ein Ramus ventralis, dessen Ram. posttrematicus nur entwickelt ist. Aus der Verschmelzungsstelle mit dem Epithel der Kiemenspalte geht später je ein Ram. praetrematicus und Ram. pharyngeus hervor.

Was nun den vierten Vagusausläufer betrifft, dieser ist weit stärker als jeder drei andern (Fig. 42, *vg*₄); er ist ziemlich kurz, aber dick, kreuzt die Aussenseite der Vena jugularis, und endet in dem Epithel der vorderen, oberen Wand des Ganges, welcher zur Seite der Darmes die Communication * des

* In den Stadien K und L steht die Pericardialhöhle ausserdem noch ventral und lateral von der Leber mit der Leibeshöhle und deren Fortsetzung in den Dotterstiel in Communication. In der ventralen Medianlinie ist aber schon eine Scheidewand zwischen Pericardialraum und Leibeshöhle aufgetreten.

Pericardialraums mit der Leibeshöhle darstellt (Fig. 42, *p.*) unmittelbar vor der Stelle, an welcher der Ductus Cuvieri sich in den Sinus venosus stürzt, dessen hinterer Theil mit der Leber von einer gemeinschaftlichen Kapsel umhüllt wird.

Dieser vierte Vagusausläufer, in welchem sich auch ein Ganglion zu differenzieren anfängt, ist der Ram. intestinalis; im Stadium L, in welchem die sechste und letzte Kiementasche nach aussen durchbricht, setzt er sich mit dem Epithel an ihrer oberen und hinteren Seite in Verbindung. Aus dieser Verschmelzungsstelle entwickelt sich später wahrscheinlich der vierte und letzte Ram. praetrematicus + Ram. pharyngeus des Vagus. Seiner Entwicklung und seinen Verbindungen im Stadium L zufolge ist der Ram. intestinalis der vierte Ram. ventralis des Vagus. Wie jeder der drei vorderen steht er in diesem Stadium sowohl mit dem Epithel der vor ihn befindlichen Kiementasche als mit der Wandung eines Abschnittes der secundären Leibeshöhle in Verbindung. Da sich, wie wir gesehen haben, von dem Pericardialraum keine besondere Höhle für den letzten Kiemenbogen abschnürt, hat die directe Verbindung des Nerven mit der Wand des Pericardialraums nichts befremdendes, muss vielmehr mit der Versorgung der Wand einer Visceralbogenhöhle durch den vor derselben verlaufenden Nerv homolog erachtet werden.

Der Auffassung BALFOUR'S, nach welcher der Ram. intestinalis eine Commissur repräsentire, kann ich nicht beistimmen; sie wird, wie ich glaube, durch die hier erörterte Entstehung des Nerven widerlegt.

Wenden wir uns jetzt zu den Rami dorsales des Vagus. Diese werden im Anfang des Stadiums K zu zweien angelegt. Der eine, der Ram. supratemporalis, welcher auch beim erwachsenen Thier selbständig ist, entsteht durch die Verschmelzung des Ram. I Vagi mit einer isolirten Epidermisverdickung (Fig. 39, *vg*₁), welche später sowohl einen Theil des Hauptschleimcanales als der supratemporalen Quercommissur zu bilden scheint. Ueber die Betheiligung der Zellen der Schleimorgananlage an der Bildung des sie versorgenden Nerven kann ich Aehnliches erwähnen wie für die Portio Facialis des Ram. ophth. sup. etc. gesagt ist.

Der andere Ram. dorsalis ist der Ram. lateralis, welcher an der Abgangsstelle des Ram. II, Ram. III und Ram. intestinalis Vagi entspringt, und darum drei Rami dorsales repräsentirt, wiewohl ich ihn, von seinem ersten Erscheinen an, nur als einen einheitlichen Nerv gefunden habe.

BALFOUR hat die Anlage der Seitenlinie und des Seitennerven ausführlich beschrieben. Er hat gezeigt, dass erstere im Anfang des Stadiums K * am Hin-

* Ich finde, dass sie bei einigen Embryonen schon in der zweiten Hälfte des Stadiums J erscheint.

terkopfe auftritt, und sehr kurz aber breit ist, aus einer verdickten Stelle der Epidermis besteht, und allmählich nach hinten wächst. Weiter hat BALFOUR gezeigt, dass der Seitennerv dieselbe Wachstumsrichtung wie die Seitenlinie hat, und die Entdeckung SEMPER's *, dass das fortwachsende Hinterende des Nerven zwischen den Zellen desjenigen der Seitenlinie eingeschlossen ist, bestätigt. Der ältere, vordere, Theil des Nerven rückt allmählich in die Tiefe.

Mit diesen Beobachtungen stimmen die meinigen, von denen ich Folgendes hervorhebe, überein. Die Seitenlinie tritt im letzten Theile des Stadiums J oder im Anfang des K als eine breite einheitliche Epidermisverdickung auf, welche sich bald nach hinten ausdehnt. Ihre Kerne liegen in mehreren Schichten; von den am tiefsten nach innen gerückten kann man nicht sagen, ob sie zu der Seitenlinie oder zu der Anlage des Seitennerven, welche mit derjenigen des Seitenorgans zusammenhängt, gehören. Ich besitze viele Schnitte, welche vollkommen ähnliche Verhältnisse zwischen der Anlage des Nerven und des von ihm versorgten Organes zeigen als bei den ersten Stadien der Portio Facialis des Ram. ophth. sup. beschrieben sind. Je mehr der Nerv nach hinten wächst, desto mehr rückt sein vorderes, älteres, Ende in die Tiefe, und bleibt nur mittels feiner Nebenzweige mit der Anlage des Seitenorgans in Verbindung. Letztere ist anfangs ganz flach; ich finde sie in diesem Zustande noch wenn sie das zehnte Segment erreicht hat. Bald aber senkt sich ihr hinteres, fortwachsendes Ende in die Tiefe, und verursacht eine zapfenförmige Hauteinstülpung, deren blinde Spitze nach hinten und deren offene Basis nach vorn gerichtet ist. Auf horizontalen Längsschnitten ist dies sehr deutlich zu sehen (Fig. 39), und ich zweifle nicht, dass BALFOUR, der zur Studirung dieses Punktes nur Querschnitte anwendete, durch dieselben in seiner Meinung, dass im hinteren Theile des Seitenorgans durch das Auseinanderrücken ihrer Zellen ein Lumen entstehe, irre geführt irt. Sich auf dieser Meinung stützend, hat BALFOUR für die Selachier einen besonderen Bildungstypus † des Seitencanals behauptet. Ich besitze keine Embryonen, bei welchen ich die Bildung des Lumens in der Seitenlinie verfolgen konnte. Im Kopfe aber fand ich, dass die Schleimorgane die Form einer Rinne, deren Ränder später verwachsen, annehmen. Da eine Rinnenform des Seitenorgans nach SOLGER § zeitlebens bei Echinorhinus persistirt, müssen wir, wie

* SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen, *Arbeiten a. d. Zool.-Zoot. Inst. zu Würzburg*. Bd. II. S. 398.

† BALFOUR, *Treatise* II p. 444.

§ SOLGER, Neue Unters. zur Anat. der Seitenorgane der Fische. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XVII.

mir scheint, annehmen, dass der Seitencanal der andern Selachier durch den Verschluss einer Rinne entsteht.

Was nun den Seitennerv betrifft, so muss ich auf denselben Gründen als für die Nerven der andern Schleimorgane angeführt sind, annehmen, dass das Seitenorgan an seiner Bildung theilnimmt. Bekanntlich hat GÖTTE zuerst für Amphibien die Abstammung eines ein Scheimorgan innervirenden Nerven aus den Zellen dieses Organes behauptet; SEMPER hat ihm hinsichtlich des Seitennerven der Selachier beigestimmt. BALFOUR, wiewohl eine solche Abstammung nicht absolut in Abrede stellen wollend, führt drei Einwände gegen dieselbe an, von denen der belangreichste ist, dass die Nerven der übrigen Schleimorgane nicht aus dem Ectoderm entstehen. Hinsichtlich derselben sagt BALFOUR (l. c., p. 145): „The important point to be noticed is, that at first no nervous structures are to be seen in connection with (the canal-system of the head). In stage O nerves for the mucous canals make their appearance.“ Ein Blick auf Fig. 39 genügt um einzusehen, dass dies unrichtig ist. Im Stadium K ist die Verbindung der Nerven mit den entstehenden Schleimorganen leicht zu constatiren (Fig. 38 und 39). Später wird dies schwerer wegen der Feinheit der Nebenzweige, und nur hierdurch kann ich mir erklären, dass BALFOUR den Zusammenhang des Nerven mit dem Endorgane erst in späteren Stadien gefunden hat.

Recapitulirend finden wir also, dass der Vagus in den Stadien K und L vier Rami ventrales und typisch ebenso viele Rami dorsales besitzt; von den letzteren sind aber scheinbar nur zwei vorhanden, da der Ram. lateralis die Elemente dreier in sich vereinigt. Nahe an ihrem Ursprunge sind die vier Stämme, aus denen je ein Ram. ventralis und dorsalis entspringt, zusammengeschnürt, und durch die aus der Nervenleiste entstandene dorsale Längscommissur mit dem Glosso-pharyngeus und den Spinalnerven verbunden. Der Vagus entspringt mit mehreren Wurzelbündeln aus dem Gehirn; mittels derselben glaubten GEGENBAUR und BALFOUR die Zahl der dem Vagus homologen Spinalnervenwurzeln bestimmen zu können. Nach dem in den letzten Jahren über das Auseinanderfahren der Spinalnervenwurzeln bei ihrem Eintritt in das Rückenmark bekannt gewordenen, scheint mir die eben erwähnte Methode nicht zum Ziel führen zu können.

Es hat mich sehr gewundert zu finden, dass der Vagus bei Scyllium und Pristiurus den oberen Wurzeln von nur vier Spinalnerven homolog ist, und anfangs hielt ich das zehnte und elfte Myotom, welche im Stadium K nur rudimentäre obere Wurzeln besitzen (Fig. 23) für Myotome des Hinterkopfes, und glaubte ihre dorsalen Nervenwurzeln seien zurück gelassene Theile des Vagus, welche später abortirten. Nachher habe ich mich aber überzeugt, dass sie die dorsalen

Wurzeln des ersten und zweiten Halsnerven sind, denn in den Embryonen der Stadien L bis P, welche letzteren bekanntlich fast in allen Organen die Form des Erwachsenen zeigen, finde ich nie mehr als drei Muskelsegmente ohne zugehörige obere Wurzel hinter dem Vagus. Das erste derselben gehört, wie ich im vorigen Capitel gezeigt habe, zum siebenten Kopfsegmente.

Wie sich diese Verhältnisse des Vagus mit denen bei Hexanchus und Heptanchus in Einklang bringen lassen, glaube ich nicht, dass zur Zeit durch Speculationen festzustellen ist.

Der *Hypoglossus* wird durch drei ventrale (von den Hirnbasis entspringende) Wurzeln repräsentirt, welche respective zu dem 7^{ten}, 8^{ten} und 9^{ten} Segment gehören (Fig. 43, *hp' hp'' hp'''*), und die Producte der drei hinteren Myotome des Kopfes innerviren. Sie treten im Stadium K auf, und sind sowohl auf horizontalen als auf verticalen, am besten aber auf etwas schiefen Schnitten zu sehen. Ungeachtet vieler Mühe ist es mir nicht gelungen, die Anwesenheit einer ventralen Wurzel des sechsten Segmentes mit Sicherheit zu constatiren; ich achte es aber wahrscheinlich, dass eine rudimentäre existirt.

Interessant scheint mir, dass an der ventralen Wurzel des letzten Kopfsegmentes zu Ende des Stadiums K ein sympathisches Ganglion gebildet wird (Fig. 45, *gl. sy.*) Dies beweist, dass die Bildung von Ganglien keine Eigenschaft ist, welche ausschliesslich den dorsalen Wurzeln zukommt, und macht, dass das Vorkommen eines Ganglions am Oculomotorius kein Einwand sein kann, denselben nicht als eine ventrale Wurzel aufzufassen. BALFOUR hat den Hypoglossus nicht mit Sicherheit wahrgenommen, und bezweifelt seine morphologischen Beziehungen zum Vagus. Dass er die ventralen Wurzeln desselben repräsentirt, wird, wie ich glaube, durch seine Beziehungen zu den zum Vagus gehörigen Segmenten bewiesen.

Die morphologische Bedeutung der Trigeminezweige.

Der Ram. I Trig., die Portio Trigemini des Ram. ophth. sup., gehört bekanntlich zu den Rami dorsales, der Ram. maxillaris inferior gehört, wie man weiss, zum Ram. ventralis, und ist ein Ram. posttrematicus; es bleibt uns noch die Bedeutung des Ram. II und der Zweige des Ophthalmicus profundus zu erforschen übrig.

Das beste Ausgangsstadium einer Vergleichung der dorsalen Nervenwurzeln des Kopfes im Allgemeinen, scheint mir das Stadium L oder die letzte Hälfte des K zu sein, weil die Nerven dann gleichsam nur im Schema vorhanden sind. Weder beim Facialis, noch beim Glossopharyngeus, noch beim Vagus findet man um diese Zeit einen Ram. praetrematicus oder einen Ram. pharyngeus; die

Stelle, von welcher sich diese Zweige später entwickeln, ist durch eine Verschmelzung des entsprechenden Nerven mit dem Epithel der hinteren, oberen Wand der vor ihm befindlichen Kiemenspalte angegeben *. Die Abwesenheit, noch im Stadium L, eines Ram. praetrematicus und pharyngeus bei den übrigen Nerven führt zu der Vermuthung, dass solche dann auch beim Trigeminus nicht vorhanden sind; dass also der Ram. II weder als Ram. praetrematicus noch als Ram. pharyngeus gedeutet werden kann. Mit einer solchen Deutung ist auch seine Versorgung eines Schleimorganes, eines Ectodermproductes, im Streit. Mit einem Ram. posttrematicus ist er auch nicht vergleichbar. Wir haben als eine charakteristische Eigenschaft derselben gefunden †, dass sie vor der Visceralhöhle des zu ihren Segmente gehörigen Bogens verlaufen, und deren Wände innerviren. Es bleibt also nichts Anderes übrig, als den Ram. II Trigemini zu den Rami dorsales gehörig zu betrachten, und hiermit stimmt nicht nur die Zeit seines Auftretens, sondern auch seine Endigungsweise. Nach dieser Auffassung besitzt der Trigeminus, ebenso wie der Facialis, einen nach vorn gerichteten, sich gabelig theilenden und das Auge zwischen sich fassenden Ramus dorsalis. Der über dem Auge verlaufende Gabelzweig, die Portio Trigemini des Ram. ophth. superficialis wäre dann der Portio Facialis desselben, und der unter dem Auge hinziehende, der Ram. max. sup., wäre dem Ram. buccalis analog.

Dass der Ram. max. sup. mit der eben erwähnten Portio Trigemini als ein einheitliches Rudiment entstehe, habe ich, wegen der anfänglichen Feinheit dieser beiden Nerven, nicht beobachten können, doch scheint mir dies, nach Analogie mit den entsprechenden Zweigen des Facialis wahrscheinlich. Der Ursprung des Ram. max. sup. aus dem Ram. III Trigemini wäre in diesen Falle secundär.

Fragen wir jetzt nach der Bedeutung der Theile der dorsalen Nervenwurzel des ersten Segmentes (des Ophthalmicus profundus), so ist es sofort klar, dass die Portio Ophthalmici profundi des Ram. ophth. superficialis, wegen ihrer Ursprungsstelle, Entstehungszeit, Entwicklungs- und Endigungsweise, ein Ram. dorsalis ist. Es ist möglich, dass auch der Ram. ophthalmicus profundus von dem Gangl. ciliare bis an sein Ende ein Ram. dorsalis vorstelle. Man hätte dann bei der ersten segmentalen dorsalen Nervenwurzel, ebenso wie beim Facialis und Trigeminus, einen sich an der Basis theilenden Ram. dorsalis, und es

* Giebt man die wahrscheinliche Betheiligung der Zellen der Schleimorgananlagen an der Bildung der dieselben versorgenden Nerven zu, so scheint auch eine Betheiligung der Wand der Kiemenspalten an der Bildung der Rami praetrematici und pharyngei nicht unwahrscheinlich.

† Vgl. meine vorläufige Mittheilung im „Staatscourant.“

scheint mir dies wegen des frühen Auftretens des Ram. ophth. prof, seines Verlaufes über dem Opticus und seiner muthmasslichen Endigung in ein Schleimorgan nicht unwahrscheinlich.

Es kommt mir aber auch vor, dass der Ram. ophth. prof. zum Theil ausserdem noch einen Ram. ventralis, und zwar einen Ram. posttrematicus vorstellen kann. Wie ein solcher verläuft er nämlich vor der Vorderwand einer Höhle*, welche mit einer Visceralbogenhöhle homolog sein kann. Ist die letztere Auffassung richtig, so muss der Nerv die zur Zeit noch unbekanntes Producte der Wand dieser Höhle innerviren. Die Längsachse derselben liegt fast longitudinal (parallel der Körperachse), statt transversal. Wegen dieser besonderen Lage wurde der Ram. ventralis dieselbe Richtung haben wie der untere Gabelzweig des Ram. dorsalis und mit demselben scheinbar einen einzigen Nerv bilden †.

Es würde mich zu weit führen, wenn ich hier eine Uebersicht der verschiedenen, sich oft widersprechenden Ansichten der vergleichenden Anatomen über die Natur der Hirnnerven geben wollte. Wie im Anfang dieses Capitels erwähnt, kann ich *im Allgemeinen* die Ansichten GEGENBAUR's bestätigen.

Von diesen weichen SCHWALBE § und WIEDERSHEIM ** beträchtlich ab; ich glaube aber, dass die Verwerfungen — wie WIEDERSHEIM sich ausdrückt — im Kopfe der Selachier und der höheren Wirbelthiere zu gross sind, um mittels der vergleichenden Anatomie dieser Thiere ein auch nur einigermaßen sicheres Urtheil über die Natur der Kopfnerven zu gestatten. Die Entwicklungsgeschichte scheint mir den bei Weitem sichreren Weg zu bieten, hauptsächlich wenn man die Segmente des Kopfes mit in Betracht zieht, und nicht zu viel Gewicht auf die Zahl der Bündel, mit welchen ein Nerv aus dem Gehirn tritt, legt.

* Nämlich die vordere nach dem Opticus gerichtete Verlängerung des ersten Somites, welche bei Galeus im Stadium K selbständig ist.

† Ist diese Auffassung richtig, so müssen die Muskeln, welche der Ram. ophth. prof. bei einigen Thieren innervirt, zu den aus den Seitenplatten stammenden gehören, und ontogenetisch also im Gegensatz zu den übrigen Augenmuskeln stehen (vgl. den allgemeinen Theil dieser Arbeit). Dass hier nicht die nur *scheinbar* von dem Ram. ophth. prof. (Ram. nasociliaris) innervirten Muskeln gemeint sind, braucht wohl nicht ausdrücklich hervorgehoben zu werden.

§ SCHWALBE, Lehrbuch der Neurologie p. 811. Vgl. aber auch: Das Ganglion Oculomotorii. *Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft.* Bd. 12. p. 258 ff.

** WIEDERSHEIM, Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri. *Morphologische Studien*, p. 23.

Résumé des zweiten Capitels.

Der Opticus ist morphogenetisch der vorderste Hirnnerv, der Olfactorius der zweite.

Die Nervenleiste besteht aus zwei Stücken, welche ich nicht in Zusammenhang mit einander gefunden habe. Das hintere, von BALFOUR entdeckte Stück erstreckt sich von dem Ursprung des Glossopharyngeus caudalwärts; das vordere zieht von dem morphogenetischen Vorderende des Gehirns bis an das Hinterende der Trigemini-Anlage, und steht mit der Anlage der Epiphysis in Beziehung.

Der Trigenus, sowie der Acustico-Facialis repräsentirt zwei dorsale Wurzeln, der Glossopharyngeus eine, der Vagus vier.

Die Rami dorsales * dieser Wurzeln innerviren Schleimorgane, welche wahrscheinlich an der Bildung der sie versorgenden Nerven theilnehmen.

Die dorsale Wurzel des ersten, zweiten und dritten Segments (resp. der Ophth. prof., die Hauptmasse des Trigenus und der Facialis) besitzt einen nach vorn gerichteten sich gablig theilenden Ram. dorsalis. Der zweite (zum vierten Segmente gehörige) Ram. dorsalis des Facialis ist der Acusticus.

Der Vagus besitzt zwei Rami dorsales, der vordere, der Ram. supratemporalis ist einfach; der hintere, der Ram. lateralis, muss als aus einer Verschmelzung dreier Rami dorsales entstanden betrachtet werden.

Jeder Ram. posttrematicus verläuft längs der Vorderseite der entsprechenden Visceralbogenhöhle, deren Wand er innervirt.

Der Ram. praetrematicus und der Ram. pharyngeus werden als eine Verschmelzung des Ram. ventralis mit der hinteren, oberen Wand der Kiementasche, nach welcher derselbe verläuft, angelegt; sie fehlen dem Trigenus.

Der Ram. intestinalis ist der vierte und letzte Ram. ventralis des Vagus.

Das Ganglion ciliare ist einem Spinalganglion homolog, und gehört zum Ophthalmicus profundus. Es entsendet zwei Zweige, der eine, bald abortirende, ist die Portio Ophthalmici profundi des Ram. ophth. superficialis, der andere ist der Ram. ophth. prof. in engerem Sinne. Das Ganglion ciliare darf nicht mit dem viel später entstehenden Gangl. Oculomotorii verwechselt werden. Dieses ist wahrscheinlich zum Gebiete des Sympathicus zu stellen.

An der letzten Hypoglossuswurzel ist ein sympathisches Ganglion vorhanden.

Der Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und Hypoglossus sind die ventra-

* Jeder derselben ist natürlich nicht mit einem *ganzen* Ram. dorsalis eines Spinalnerven homolog sondern nur mit dem aus der dorsalen Wurzel stammenden Theil eines solchen.

len Hirnnervenwurzeln. Der Hypoglossus ist wenigstens aus drei, wahrscheinlich aus vier discreten Wurzeln zusammengesetzt.

III. Allgemeine Resultate.

Viele Untersucher haben sich mit der Frage beschäftigt, ob das BELL'sche Gesetz auch für den Kopf gelte. Seitdem festgestellt war, dass die zum Theil motorischen Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus den dorsalen Spinalnervenwurzeln homolog sind, musste jene Frage verneinend beantwortet werden.

Um doch für die Nerven des Kopfes einen gleichen Bildungstypus mit denen des Rumpfes annehmen zu können, erdachte BALFOUR eine Hypothese, die, wie er selbst anerkennt, Vielen nicht befriedigt hat. Nach derselben käme phylogenetisch einem jeden Segmente nicht eine discret entstehende ventrale und dorsale Nervenwurzel zu, sondern beide seien als eine einzige sensu-motorische Wurzel, welche sich am Rumpfe nachträglich getheilt habe, aufgetreten. Am Kopfe bestehe noch das primitive Verhältniss; die ursprüngliche Wurzel habe sich nicht getheilt.

Wie mir scheint, giebt es dreierlei Schwierigkeiten gegen diese Hypothese:

- 1^o. sind bei Amphioxus beiderlei Wurzeln vorhanden; *
- 2^o. tritt am Rumpfe die dorsale Wurzel von der ventralen getrennt auf;
- 3^o. hat BALFOUR die drei vorderen ventralen Hirnnervenwurzeln (Oculomotorius, Trochlearis und Abducens) nicht wahrgenommen, und die ventralen Vaguswurzeln (Hypoglossus) für zu Spinalnerven gehörige gehalten. Er konnte also glauben, dass es keine ventralen Hirnnervenwurzeln gäbe.

Diese Schwierigkeiten scheinen mir BALFOUR's Hypothese hinfällig zu machen.

Werfen wir einen Blick auf die von den Hirnnerven innervirten Muskeln, so fällt es sofort auf, dass die dorsalen Wurzeln nur die aus den Wänden der Visceralbogenhöhlen stammenden Muskeln, nicht diejenigen der Somite innerviren. Der Trigeminus versorgt die Wand der ersten (mandibularen), der Facialis die der zweiten (hyoidalen), der Glossopharyngeus die der dritten, der Vagus die

* Als BALFOUR seine Hypothese aufstellte, glaubte er mit Andern, Amphioxus habe nur einerlei Wurzeln. Seitdem hat A. SCHNEIDER (l. c.) aber das von STIEDA (in: *Mémoires de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg*. VII. Série. Tome XIX. N^o. 7) gefundene Vorkommen beider Arten von Wurzeln bestätigt. Ich habe mich nicht nur an mit Eisessig behandelten Präparaten, sondern auch an Quer- und Längsschnitten von ihrer Existenz überzeugt, und werde an einem andern Orte darüber handeln.

der vierten, fünften und sechsten Visceralbogenhöhle und ausserdem einen Theil des Pericardiums, welches eine siebente Visceralbogenhöhle potenziell enthält.

Die ventralen Wurzeln dagegen versorgen nur die Producte der Somite, und zwar der Oculomotorius diejenigen des ersten, der Trochlearis die des zweiten, der Abducens die des dritten Myotomes. Das vierte und fünfte Myotom abortiren ehe sie zur Ausbildung von Muskelfasern kommen; auffallenderweise fehlt jedem der entsprechenden Segmente auch die ventrale Nervenwurzel. Beim sechsten Segment ist das Myotom stets sehr rudimentär, und habe ich keine ventrale Wurzel wahrnehmen können. Beim siebenten, achten und neunten dagegen ist je ein Myotom und die dasselbe innervirende ventrale Nervenwurzel gut ausgebildet.

Wie ich im ersten Capitel dieser Arbeit gezeigt habe, gehören die Wände der Visceralbogenhöhlen zu den Seitenplatten; wir kommen für den Kopf der Selachier also zu dem folgenden Gesetze:

Die dorsalen Wurzeln sind nicht nur sensitiv, sondern innerviren auch die aus den Seitenplatten, nicht aber die aus den Somiten stammenden Muskeln.

Die ventralen Wurzeln sind motorisch; innerviren aber nur die Muskeln der Somite, nicht diejenigen der Seitenplatten.

Die Frage, in wiefern den ventralen Wurzeln eine eigene Sensibilität zukommt, fällt ausser dem Kreise dieser Arbeit.

Es ist mehr als wahrscheinlich, wie man an der Hand der vergleichenden Anatomie leicht einsehen wird, dass dieses bei Selachiern gefundene Gesetz für den Kopf aller Wirbelthiere gilt.

Für den Rumpf glaubt man allgemein, dass das BELL'sche Gesetz gelte. Bedenkt man aber, erstens, dass die willkürlichen Rumpfmuskeln, wenigstens phylogenetisch, wahrscheinlich alle Producte der Myotome sind, zweitens, dass die das BELL'sche Gesetz geprüft habenden Physiologen gerade die, aus den Seitenplatten stammenden, vegetativen Muskeln ausser Acht gelassen haben, so scheint es nicht unmöglich, dass, statt des BELL'schen Gesetzes, das oben für den Kopf formulirte auch für den Rumpf gilt.

Februar 1882.

A N H A N G.

Der Uebersichtlichkeit halber gebe ich hier die folgende Tabelle. Ich erinnere, dass zu dem gleichzähligen Segmente das gleichzählige Myotom, nicht aber (wie auch aus der Tabelle sofort ersichtlich) die gleichzählige Visceralbogenhöhle gehört.

Somit resp. Myotom.	Aus dem Myotome stammende Muskeln.	Ventrale Nervenwurzel.	Segment.	Visceralbogenhöhle.	Aus dem Pericardium und den Wänden der Visceralbogenhöhlen stammende Muskeln	Dorsale Nervenwurzel.
1	Musc. rect. sup., int., inf. und obl. inf.	Oculomotorius	1	Vordere, bei Galeus selbstständige Verlängerung des 1sten Somites?	Kiemen- und Kiemermuskulatur mit Ausnahme des sterno-hyoideus.	Ophthalmicus profundus
2	Musc. obl. sup.	Trochlearis	2	Erste (mandibulare- oder Kieferhöhle)		Trigeminus (nach Abzug des Ophth. prof.)
3	Musc. rect. ext.	Abducens	3	Zweite (hyoidale Höhle)		Acustico-Facialis
4	Keine	Keine	4			
5	Keine	Keine	5	Dritte (Höhle des ersten Kiemenbogens)		Glossopharyngeus
6	Sehr rudimentär	Nicht wahrgenommen	6	Vierte		Vagus
7	Vom Schädel zum Schultergürtel ziehende Muskeln, nebst dem vordersten Theile des des sterno-hyoideus	Hypoglossus	7	Fünfte		
8			8	Sechste		
9			9	Nicht von der Pericardialhöhle differenzirt		

BUCHSTABENERKLÄRUNG.

- 1, 2, 3, 4 etc. 1^{stes} 2^{tes} 3^{tes} 4^{tes} etc. Somit oder Myotom.
*a*₁, *a*₂ etc. erster (mandibularer) zweiter (hyoidaler) etc. Aortenbogen.
ac. Acusticus.
af. Acustico-Facialis.
as. Stiel der Augenblase (Opticusanlage).
au. Auge.
ch. Chorda.
comm. Dorsale Commissur der dorsalen Nervenwurzeln (aus der Nervenleiste stammend).
d. Darm.
da. Dorsale Ausstülpung des 2^{ten} Myotomes.
df. Darmfaserblatt.
ds. Dotterstiel.
ec. Epidermis.
ep'. Anlage der Epiphysis.
fa, fa', fa'', fa'''. Facialis, Portio Facialis (des Ram. ophth. superficialis), Ram. buccalis, Ram. hyoideus.
gl. Glossopharyngeus.
gl c. Ganglion ciliare.
gl o. Ganglion Oculomotorii.
gl sy. Sympathisches Ganglion.
g th. Glandula thyroidea.
*h*₁, *h*₂, *h*₃ etc. erste (mandibulare), zweite (hyoidale), dritte etc. Visceralbogenhöhle oder deren Wände.
ha. Hintere ventrale Ausstülpung des 1^{sten} Myotomes.
hf. »Hautfaserblatt«.
*hn*₁, *hn*₂ etc. Dorsale Wurzel des ersten, zweiten etc. Halsnerven.
*hn'*₁, *hn'*₂ etc. die resp. ventralen Wurzeln.
hp' hp'' hp''' erste, zweite und dritte Wurzel des Hypoglossus.
ht. Herz.
hy. Hyoidknorpel.
*k*₁, *k*₂ etc. erste, zweite etc. Kiementasche.
ka. Kiemenarterie (Truncus arteriosus).
l. Laterale Grenze des Bindegewebes in Fig. 38.

- lh.* Leibeshöhle.
le + sv. Kapsel der Leber und des hinteren Theiles des Sinus venosus.
m chy. Musc. coraco-hyoideus (sterno-hyoideus).
m cbr + cm. Musc. coraco-branchialis + coraco-mandibularis.
mh. Mittelhirn.
mn. Mandibularknorpel.
moi. Musc. obl. inf.
mos. Musc. obl. sup.
mre. Musc. rect. ext.
mri. Musc. rect. inf.
na. Nasengrube (oder-Verdickung).
nl. Nervenleiste.
ob. Ohrblase (oder-Verdickung).
oc. Oculomotorius.
op. Ophthalmicus profundus.
p. Communication des Pericardialraums mit der Leibeshöhle zur Seite des Darmes.
pc. Pericardialhöhle.
pc'. Deren vordere Verlängerung.
p op. Portio Ophthalmici profundi des Ram. ophthalmicus superficialis.
rl. vg. Ram. lateralis Vagi.
rop. Ram. ophthalmicus profundus.
s. Schultergürtel.
sl. Seitenlinie.
tr, tr', tr'', tr'''. Trigemini; Ram. I (Portio Trigemini des Ram. ophth. sup.), Ram. II, Ram. III Trigemini.
va. Vordere ventrale Ausstülpung des 1^{sten} Myotomes.
vg. Vagus.
vg₁, vg₂, vg₃. Ram. branchialis I, II, III Vagi.
vg₄. Ram. intestinalis Vagi.
vg. comm. Dorsale Commissur des Vagus mit den dorsalen Wurzeln der Rückenmarksnerven.
vj. Vena jugularis oder Zweige derselben.
vv. Vordere Verlängerung des ersten Somites, wahrscheinlich eine praeorale Visceralbogenhöhle.
x. Gewebsmassen welche nicht mit der Anlage der oberen Bogen verwechselt werden müssen (vgl. BALFOUR, l. c. p. 151).
zm. Vordere Verschmelzungsmasse des Darmes mit der Chorda und dem Mesoderm.
 * Grenze zwischen der Höhle des zweiten Somites (resp. Myotomes) und der Kieferhöhle.
-

FIGURENERKLÄRUNG.

Alle Figuren sind mittels einer OBERHÄUSER'schen Camera gezeichnet. Als Objectiv wurde Hartnack 4 nach Abschraubung der unteren Linse gebraucht. Wo das ganze Objectiv genommen wurde, ist dies durch (Hartn. 4) angedeutet. Die Kerne sind unter Zuhilfenahme eines stärkeren Objectivs hinein gezeichnet. Die Vergrößerung der Figuren beträgt resp. 46 und 82.

Die in Fig. 1, 2 und 3 abgebildeten Schnitte sind demselben Embryo von Scyllium catulus entnommen.

Fig. 1. Verticaler Längsschnitt durch einen Embryo aus einem Stadium kurz nach dem Anfang des I.

Er zeigt die Somite des Kopfes, und den Zusammenhang (*ep'*) des Gehirns mit der Epidermis an der Stelle, wo später die Epiphysis auftritt. Die mediale Wand des 2^{ten} bis 5^{ten} und die laterale des 9^{ten} und 10^{ten} Somites ist getroffen. Die mediale Grenze der Ohrblase fällt noch gerade auf dem Schnitt.

Fig. 2. Lateral unmittelbar auf dem in Fig. 1 abgebildeten folgender Schnitt.

Er zeigt die Höhlen des 2^{ten} bis 5^{ten} Somites, welche auf dem vorhergehenden nicht sichtbar waren. Die laterale Wand der Ausstülpung der zweiten Kiementasche, sowie die mediale Wand der Ohrblase sind getroffen.

Fig. 3. Der Schnitt ist der andern Seite des Embryo's entnommen, und trifft die laterale Wand (*d'*) eines Theiles des Vorderdarms, sowie diejenige der ersten und der kaum angelegten dritten Kiementaschenausstülpung.

Er zeigt den Zusammenhang des fünften Somites, dessen laterale Wand getroffen ist, mit dem dritten Visceralbogen.

Fig. 4. (Hartn. 4) Querschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula* aus dem Ende des Stadiums H, unmittelbar hinter der Anlage des zweiten Visceralbogens. Der

Schnitt ist schief, sodass die linke Hälfte etwas mehr nach vorn als die rechte liegt, und die hintere Grenze der Ohrverdickung (*ob*) trifft.

Er zeigt, dass die Somitenplatte sich auch im Kopfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes erstreckt. Links ist der obere Theil der Seitenplatten noch durch die, vor der Region aus welcher der Schnitt genommen ist befindliche zweite Kiementasche verdrängt; rechts sieht man, dass sich in der Region des dritten Visceralbogens die beiden Blätter der Seitenplatten an einander gelegt haben. Bei † ist der Darm zufolge der Präparation gerissen.

Fig. 5 und 6. (Hartn. 4) Querschnitte aus derselben Serie wie Fig. 4.

Fig. 5 zeigt den Zusammenhang des Vorderendes der Chorda (*ch*) mit der vorderen Darmwand; der nächstvordere Schnitt ist dem abgebildeten ähnlich; der zweitvordere aber (Fig. 6) zeigt, dass vor der Chorda das erste Somit (1) auch mit der vorderen Darmwand verschmolzen ist.

Fig. 7. Verticaler Längsschnitt durch den Kopf eines Embryo's von *Scyllium catulus* aus dem Anfang des Stadiums H. Der Schnitt ist zwar vertical, macht aber mit der Längsachse einen kleinen Winkel, sodass er nicht median ist und die beiden Kiementaschen trifft.

Er zeigt, dass das Ectoderm noch nicht mit der vorderen Verschmelzungsmasse (*z m*) von Chorda, Darm und Mesoderm verschmolzen ist.

Fig. 8. Verticaler Längsschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula* aus dem Ende des Stadiums J.

Er zeigt das Rudiment des fünften Myotomes; weiter ist ersichtlich, dass der Trigemini mit seiner hinteren Hauptmasse noch nicht (wie später der Fall ist) ganz hinter dem zweiten Myotome liegt, und dass die drei hinteren der vier Vagusausläufer bis vor dem siebenten Myotome nach vorn gedrängt sind.

Fig. 9. Verticaler Längsschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo's von *Pristiurus* aus der Mitte des Stadiums J.

Er zeigt den Zusammenhang des vierten Myotomes mit den Wänden der Hyoidhöhle (*h₂*).

Fig. 10. Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 9 aber zu der andern Seite des Embryo's gehörig.

Er zeigt den im Vagusgebiete verbreiterten Theil der Nervenleiste und die zwei hinteren, über dem 8^{ten} und 9^{ten} Myotome befindlichen Vagusausläufer. Der hintere Theil des nächstvorderen, über dem 7^{ten} Myotome befindlichen Vagusausläufers ist noch getroffen.

Fig. 11. Verticaler Längsschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* aus dem Ende des Stadiums J. Er trifft die mediale Wand der Ohrblase (*o b*) und des dritten Myotomes, und liegt mit seinem hinteren Theile nahe unter der Haut.

Er zeigt die Anlage des Ram. I Vagi, welcher von Anfang an ganz hinter dem 5^{ten} Myotome liegt, und die Aussenwand des 6^{ten} kreuzt.

Fig. 12. Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 11, aber zu der andern Seite des Embryo's gehörig.

Er zeigt die ventrale Communication der Höhlen in den Visceralbogen mit dem Pericardialraum.

Fig. 13. Verticaler Längsschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo's von *Galeus canis* aus dem Anfang des Stadiums K (Osmiumsäure Präp.).

Er zeigt die selbständige vordere Verlängerung (*vv*) des ersten Myotomes.

Fig. 14—16. Drei auf folgende verticale Längsschnitte durch einen Embryo von *Pristiurus* aus dem Ende des Stadiums K. Fig. 14 ist der meist laterale Schnitt.

Sie zeigen die weit fortgeschrittene Abschnürung des zweiten Somites von der mandibularen Hoble (*h₁*), welche so gut als obliterirt ist. Weiter den Verlauf des Ophthalmicus profundus längs der Aussenwand des ersten Somites und die Lagerungsbeziehung des Ram. ophth. prof. (*rop*) zu der Portio Ophthalmici prof. (*pop*). Fig. 14 zeigt noch die Commissur (*nl*) zwischen Vagus und Glossopharyngeus und die beiden Wurzelbündel des letzteren.

Fig. 17 ist der der Fig. 16 zweitfolgende Schnitt.

Er zeigt den Ursprung des Oculomotorius aus dem Mittelhirn, die Wurzelfasern des Vagus und das letzte, nicht scharf begrenzte Ueberbleibsel des fünften Myotomes.

Fig. 18 und 19. Zwei auf folgende verticale Längsschnitte durch einen Embryo von *Scyllium canicula* aus dem Stadium L; Fig. 18 ist der mediale Schnitt.

Beide zeigen den Verlauf der Rami posttrematici vor den entsprechenden Höhlen der Visceralbogen; die beiden ventralen Ausstülpungen (*va* und *ha*) des ersten und die dorsale (*da*) des zweiten Myotomes.

Fig. 20—22. Verticale Längsschnitte durch einen Embryo von *Scyllium catulus* aus dem Anfang des Stadiums O (nur die vorderen Kiemenspalten waren mit langen Kiemenfäden versehen).

Fig. 20 zeigt die Anlage des Musc. obl. sup. (*mos*), die äusserste, vorderste Spitze des dritten und den Rest der Höhle des zweiten Myotomes. Der lateralwärts unmittelbar folgende Schnitt, auf welchem das dritte Myotom nicht mehr sichtbar ist, ist nicht abgebildet, weil er der Fig. 20 fast vollkommen gleicht.

Fig. 21. Lateralwärts der Fig. 20 zweitfolgende Schnitt.

Er zeigt den Zusammenhang der Anlage des Musc. obl. sup. mit dem zweiten Myotome.

Fig. 22. Aus dem der Fig. 21 nächstfolgenden Schnitt zeigt, dass sich der Rest der Höhle des zweiten Somites bis in die Anlage des Musc. obl. sup. ausstreckt.

Fig. 23. Aus derselben Serie wie Fig. 14—17 (fünf Schnitte medialwärts von dem in Fig. 17 abgebildeten).

Er zeigt den ersten Halsnerv, dessen dorsale Wurzel (*h n*) beträchtlich dünner ist als die der folgenden; weiter die ventrale Verlängerung und die mit dem Unterende nach vorn gerichtete Umbiegung der Myotome aus der Region des Halses und Hinterkopfes.

Fig. 24. Verticaler Längsschnitt (nahe der Medianebene) durch die ventrale Wand des Kiemen- und Kieferapparates, aus derselben Serie wie Fig. 14—17.

Er zeigt die vordere Verlängerung (*p c'*) der Pericardialhöhle (*p c*), welche sich bis in den ventralen Theil der Mandibel ausstreckt, und die Lagerungsbeziehung dieser Verlängerung zur Glandula thyroidea (*g th*) und Kiemenarterie (*k a*).

Fig. 25. Verticaler Längsschnitt durch die ventrale Wand des Kiemen- und Kieferapparates eines Embryo's von *Scyllium canicula* aus dem Stadium P.

Er zeigt die Anlage des aus der Wand der vorderen Verlängerung des Pericardialraums und der Unterenden der Visceralbogenhöhlen stammenden *Musc. coraco-branchialis + coraco-mandibularis* (*m cbr + cm*), sowie diejenige des aus hinteren Kopf- und vorderen Rumpfsomiten stammenden *Musc. coraco-hyoideus* (*m chy*).

Fig. 26. Aus derselben Serie wie Fig. 20—22. Mehr medialwärts, aber an derselben Seite des Embryo's wie Fig. 20—22.

Der Schnitt zeigt die Anlage des *Musc. rectus externus* (*m r e*) aus der oberen Wand des dritten Myotomes, dessen Höhle dem Schwinden nahe ist; weiter die Anlage des *Musc. obliquus int.* aus der hinteren der beiden ventralen Ausstülpungen des ersten Myotomes.

Fig. 27. (Hartn. 4) Querschnitt durch den Vorderkopf eines *Torpedo*-embryo's aus dem Anfang des Stadiums G; bei † ist das Nervenrohr zufolge der Präparation gerissen. Der Schnitt geht durch die Augenblasen.

Er zeigt die Nervenleiste (*n l*) am Vorderkopfe; weiter die vordere Oeffnung des Medullarrohres bei § und den verdickten Rand derselben.

Fig. 28. (Hartn. 4) Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* aus der Mitte des Stadiums G; rechts ist die vordere Wand der rechten Augenblase getroffen; bei † sind das Nervenrohr und die Epidermis zufolge der Präparation gerissen.

Er zeigt, dass der verdickte Rand, mittels welcher die Augenblase etwas früher mit der Epidermis zusammenhängt, zu der letzteren gehört.

Fig. 29. (Hartn. 4) Querschnitt durch das vordere Kopffende eines Embryo's von *Scyllium catulus* aus dem Stadium I. Der Schnitt trifft die Vorderwand der rechten Augenblase, und ist einer Serie von horizontalen Längsschnitten durch den Körper entnommen, welche den Vorderkopf, wegen der Kopfbeuge, im Querschnitt treffen.

Er zeigt den Zusammenhang des Nervenrohres mit der Epidermis an der Stelle, wo die Epiphysis (*ep*) angelegt wird.

Fig. 30. (Hartn. 4) Querschnitt durch den Kopf eines Embryo's von *Scyllium canicula* aus dem Stadium H durch die Gegend der Augenblasen, wo noch kein Mesoderm vorhanden ist; bei † sind das Nervenrohr und die Epidermis zufolge der Präparation gerissen.

Er zeigt dass die mit der Trigeminiusanlage zusammenhängende Nervenleiste (*n l*) sich bis über die Augenblasen ausstreckt.

Fig. 31. Verticaler Längsschnitt aus derselben Serie wie Fig. 1—3.

Er zeigt die breite, sich von vorn nach hinten einschnürende Anlage des Trigemini (*tr*), und die des Ganglions ciliare (*gl c*).

Fig. 32—34. Drei auf folgende Querschnitte durch den Kopf eines Embryo's von *Pristiurus* aus der ersten Hälfte des Stadiums K. Fig. 32 ist der vorderste. Die Schnitte sind einer Serie von horizontalen Längsschnitten durch den Körper entnommen, welche den Vorderkopf, wegen der Kopfbeuge, im Querschnitt treffen. Sie zeigen, dass das Ganglion ciliare (*gl c*) nicht in der Bahn des Oculomotorius (*oc*) liegt. Weiter dass dieses Ganglion einen kurzen Nerv (*p o p*) zur Epidermis entsendet. Der Zusammenhang des Oculomotorius mit dem Gehirn ist nicht zu sehen, weil der Nerv mit äusserst feinen, parallel der Längsachse des Thieres angeordneten Fasern entspringt.

Die drei folgenden, der Raumpersparniss wegen nicht abgebildeten Schnitte zeigen dieselben Verhältnisse an der andern Seite des Embryo's.

Fig. 35. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula* aus dem Stadium O. Der Schnitt macht einen ziemlich grossen Winkel mit der Dorsal-ventralachse.

Er zeigt das am Oculomotorius aufgetretene Ganglion Oculomotorii (*gl o*).

Fig. 36. Aus derselben Serie wie Fig. 35 (acht Schnitte medialwärts).

Der Schnitt zeigt das Ganglion ciliare (*gl c*). Mittels des fast horizontal verlaufenden *Musc. rect. externus* (*m re*) kann man sich durch Vergleichung mit der Fig. 35 einigermaßen die Entfernung dieses Ganglions von dem des Oculomotorius vorstellen.

Fig. 37. Aus derselben Serie wie Fig. 18 und 19. Das Auge (*au*) ist bei der Einbettung des Schnittes aus seiner natürlichen Lage zu viel nach unten getrieben.

Der Schnitt zeigt die Endigung der Portio Facialis *fa'* und des *Ram. buccalis fa''* in der Haut

Fig. 38. (Hartn. 4) Aus derselben Serie wie Fig. 32—34.

Der Schnitt zeigt die Verschmelzung der Portio Facialis mit der vom Bindegewebe abgehobenen Epidermis (*ec*), und das wahrscheinliche Hineintreten einiger ihrer Kerne in den Nerv; *l* ist die laterale Grenze des Bindegewebes. Der Schnitt trifft die untere Wand des zweiten Somites.

Fig. 39. Horizontaler Längsschnitt aus derselben Serie wie Fig. 32—34 und 38. Er liegt acht Schnitte dorsalwärts von dem in Fig. 38 abgebildeten; seine rechte Seite hat den Embryo etwas höher getroffen als die linke.

Er zeigt die Verschmelzung der Rami dors. des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus mit den isolirt angelegten Schleimorganen. Weiter die Einsenkung des Hinterendes der Seitenlinie.

Fig. 40 und 41. Zwei auf folgende Längsschnitte, welche einen Winkel mit der Dorso-ventralachse bilden, durch einen Embryo von *Scyllium catulus* aus dem Anfang des Stadiums I. Fig. 40 ist der erste Schnitt der Serie und trifft die Epidermis, unter welcher die Ränder der Ohrblase (*ob*) und die Anlage des Vagus (*vg*), dessen hinterer Theil noch nicht aufgetreten ist, sichtbar wird.

Fig. 41, gewissermassen das Complement der vorhergehenden Figur, trifft den Boden der Ohrblase (*ob*), die Anlage des Trigeminus (*tr*), Acustico-Facialis (*af*) und Glossopharyngeus (*gl*).

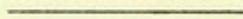
Fig. 42, aus derselben Serie wie Fig. 14—16, zeigt die Endigung des Ram. intestinalis Vagi (*vg₄*) in der Wand des Pericardialraums vor der Stelle, wo derselbe zur Seite des Darmes mit der Leibeshöhle communicirt. Diese Communication fällt nicht auf dem abgebildeten Schnitt (er tritt zwei Schnitte medialwärts auf). Seine Grenzen sind durch die punctirten Linien *p* angegeben. Auf dem Schnitt ist ersichtlich, dass die Pericardialhöhle ventral und seitlich von der die Leber umschliessenden Kapsel (*le + sv*) noch mittels der Höhle im Dotterstiel mit der Leibeshöhle (*lh*) communicirt.

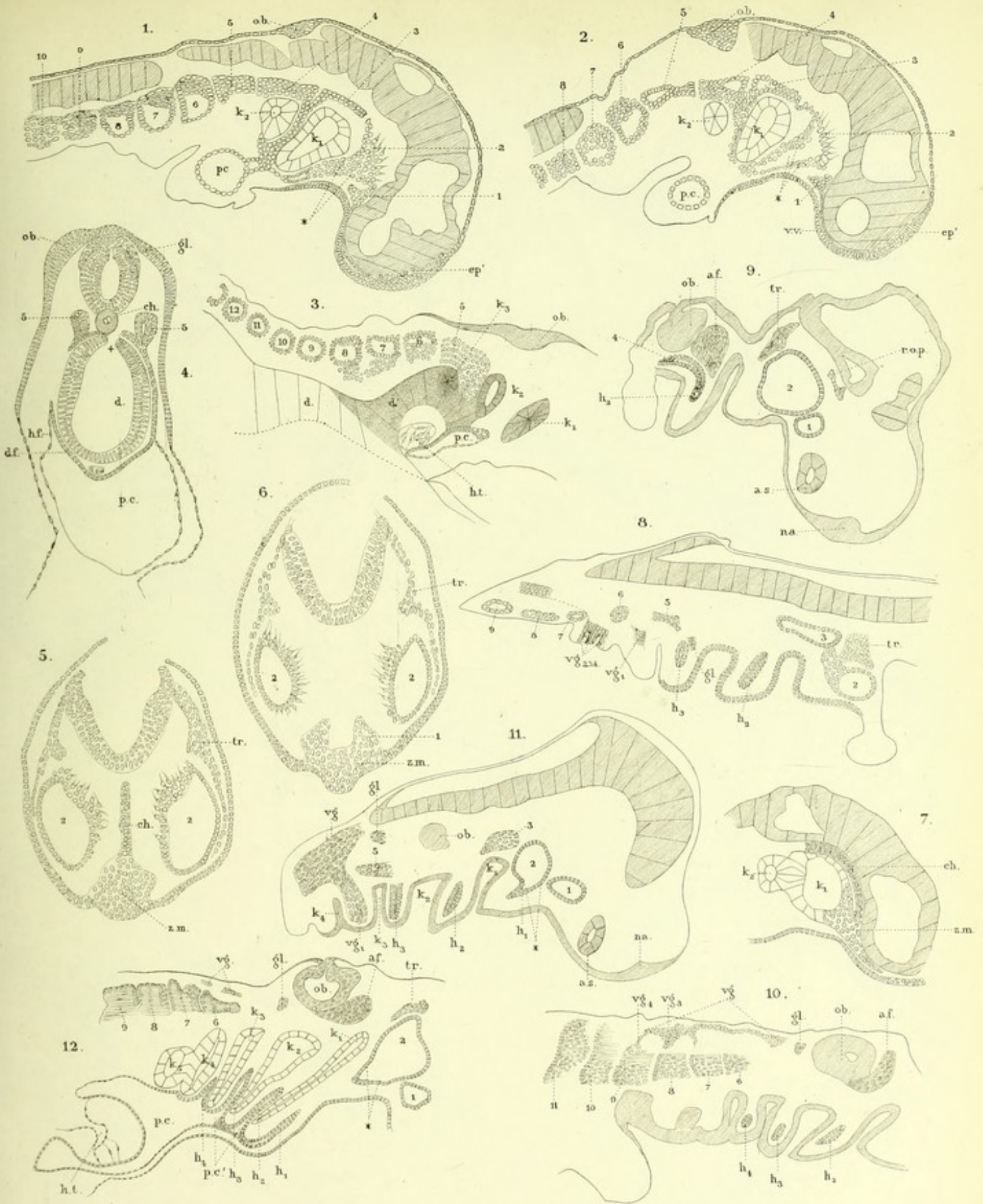
Fig. 43. Aus derselben Serie wie Fig. 35 und 36.

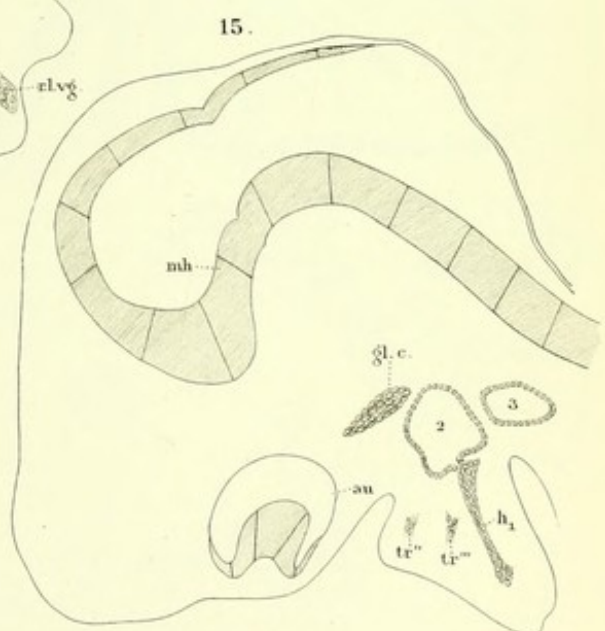
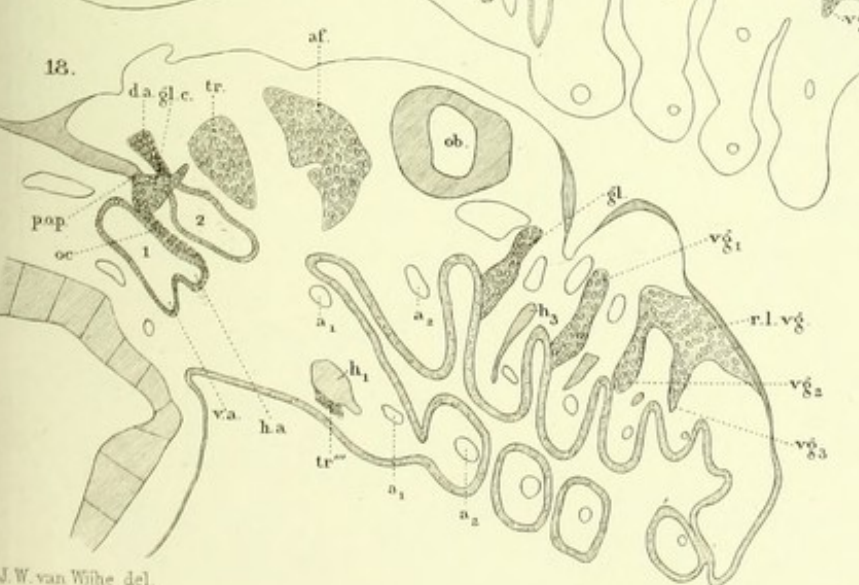
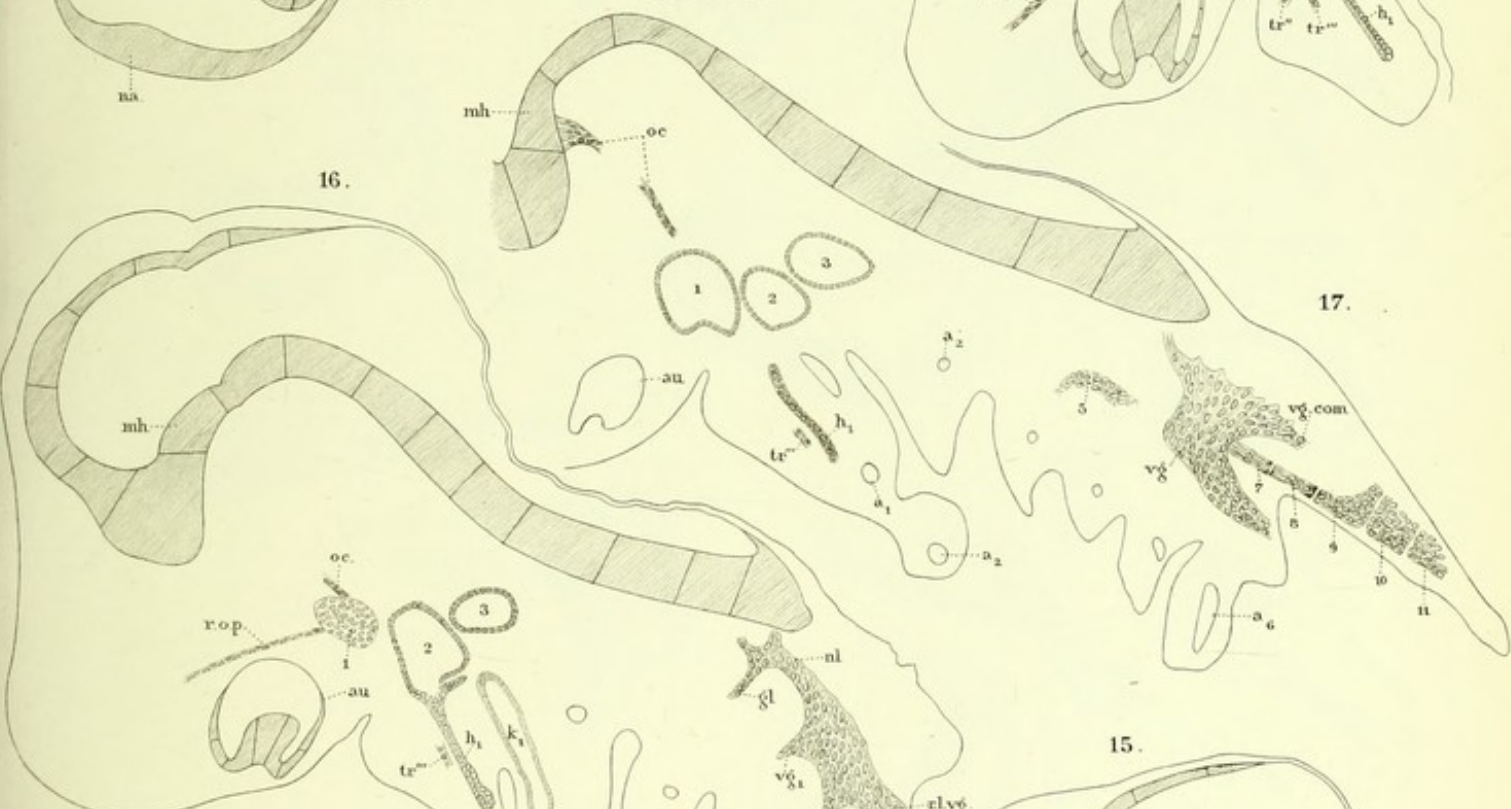
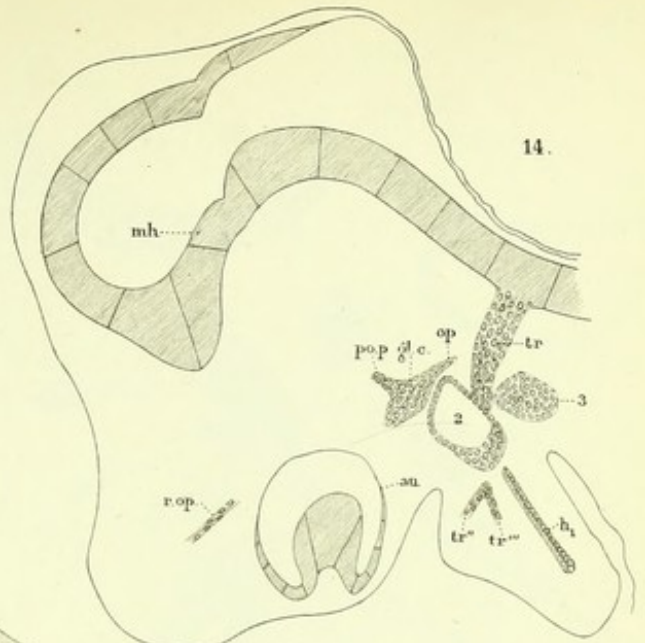
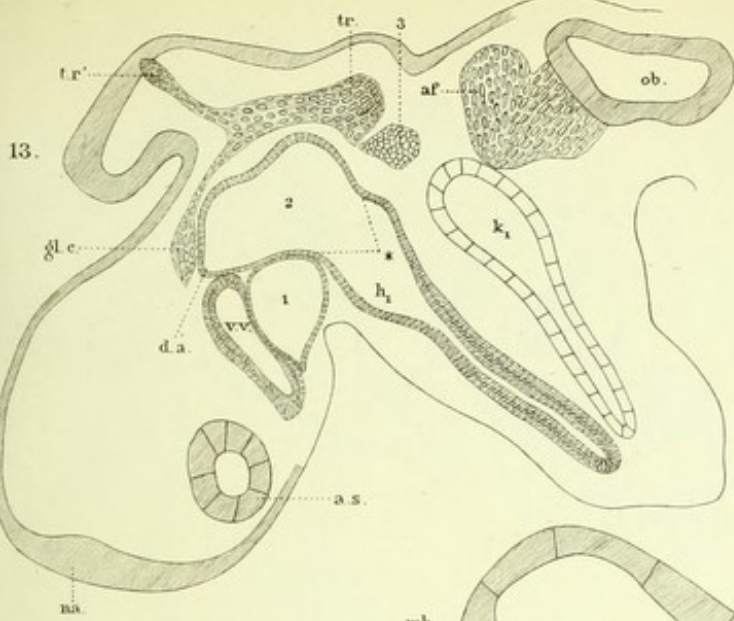
Der Schnitt zeigt die dorsale Verlängerung des 7^{ten} bis 9^{ten} Kopfmyotomes, sowie diejenigen der vorderen Rumpfmyotome. Weiter die quer durchschnittenen drei ventralen Wurzeln des Hypoglossus (*hp' hp'' hp'''*), sowie diejenigen der drei vorderen Halsnerven (*hn₁' hn₂' hn₃'*).

Fig. 44, aus derselben Serie wie Fig. 43, zeigt die drei hinteren Kopfmyotome.

Fig. 45, aus derselben Serie wie Fig. 14—17 und Fig. 24, zeigt die Bildung eines sympathischen Ganglions (*gl sy*) an dem hinteren der drei Hypoglossuswurzeln.

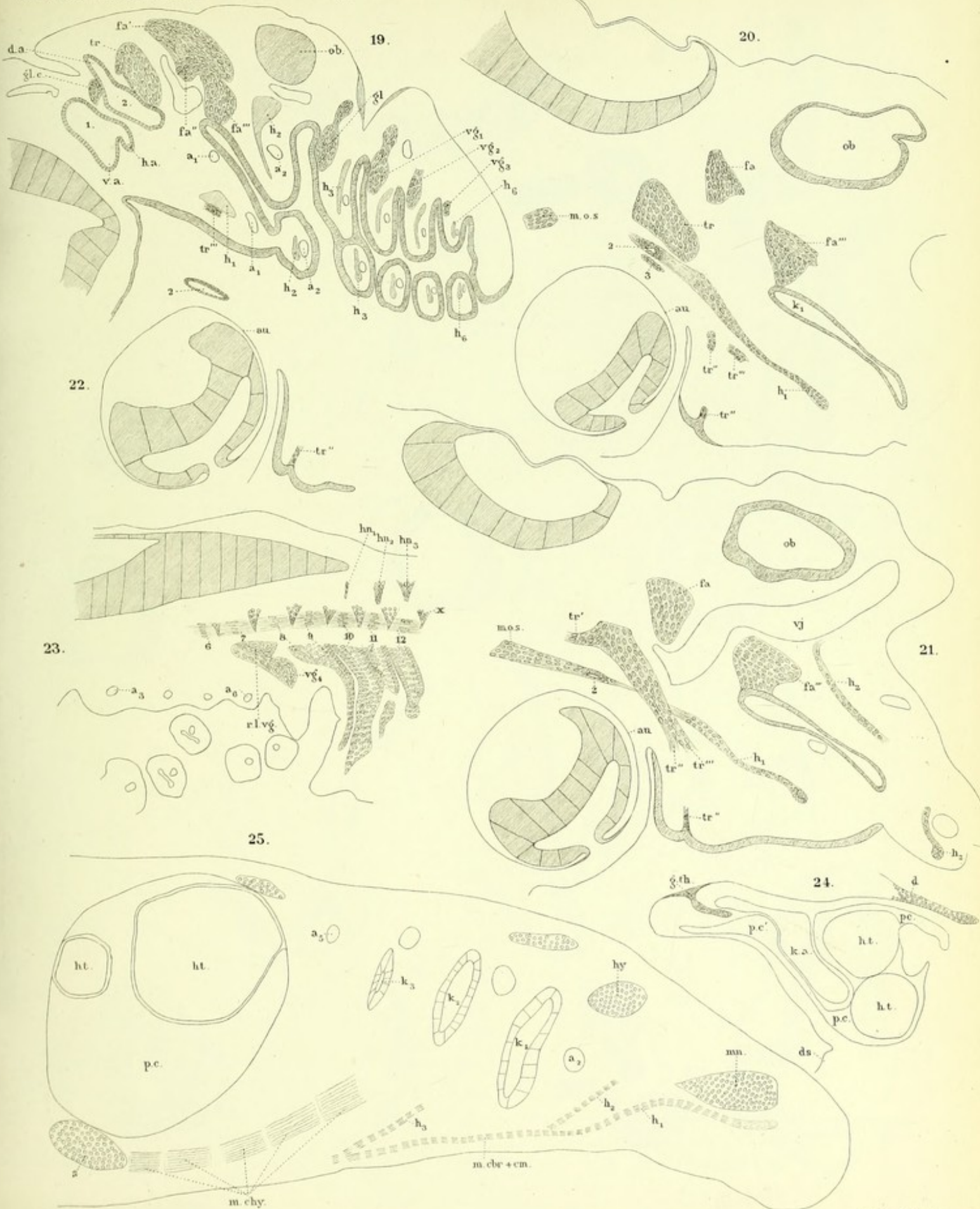


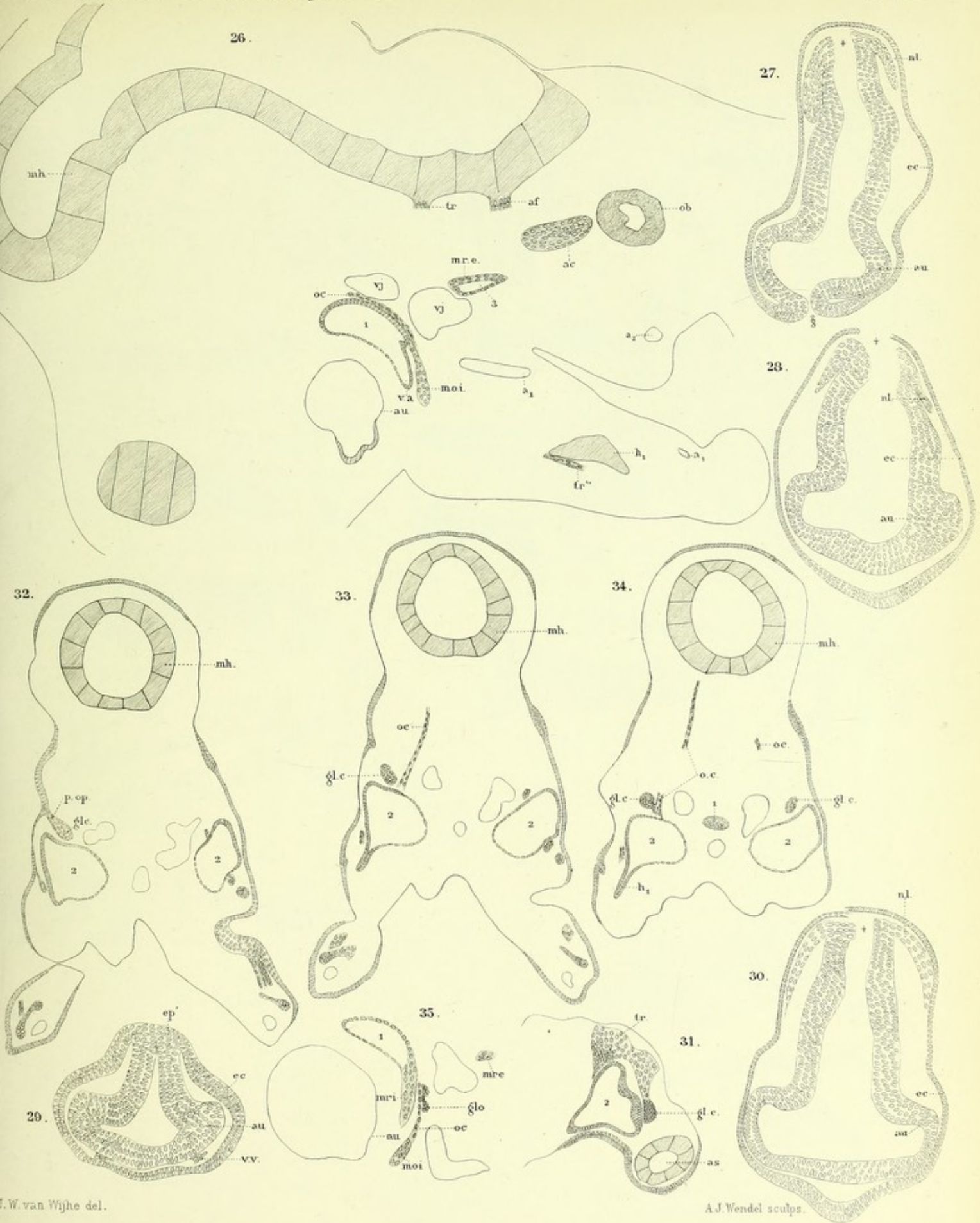




J. W. van Wijhe del.

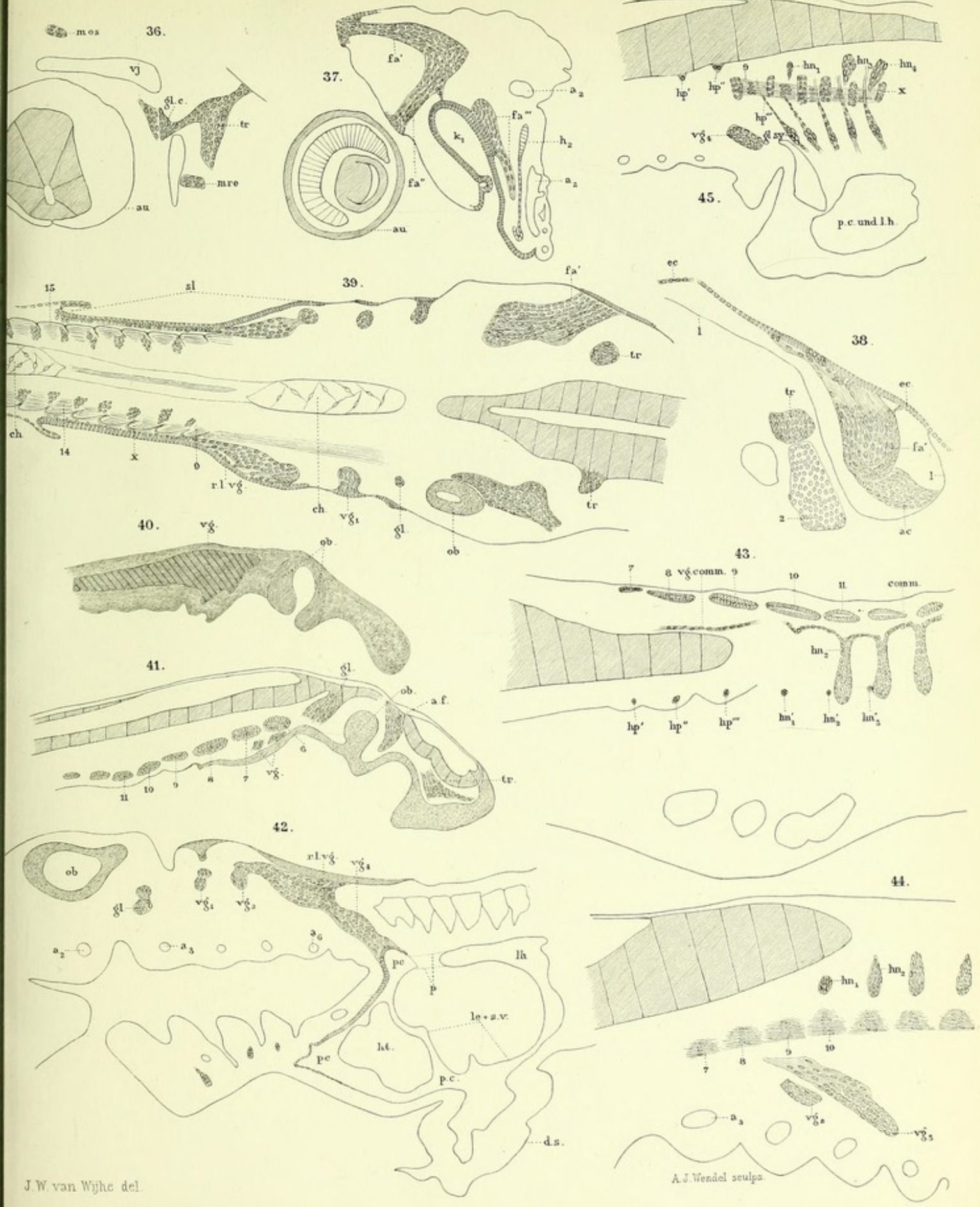
A. J. Wendel sculp.





J. W. van Wijhe del.

A. J. Wendel sculp.



J.W. van Wijhe del.

A.J. Wendel sculp.

