

Sitzungsberichte

der

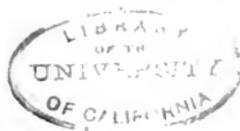
mathematisch-physikalischen Classe

der

k. b. Akademie der Wissenschaften

zu München.

Band XVIII. Jahrgang 1888.



München

Verlag der K. Akademie
1889.

In Commission bei G. Franz.

Ueber die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*.

Von C. Kupffer.

(Eingelaufen 17. Februar.)

Es lag den Untersuchungen ein künstlich befruchtetes Material zu Grunde, das zum Teil in Königsberg gewonnen war, zum Teil der zoologischen Station in Neapel verdankt wurde. In Königsberg schlüpften bei einer Lufttemperatur von 8—10° C. die Larven am 16—17. Tage aus, in Neapel bereits am Ende des 8. Tages. In beiden Fällen hatten die Larven beim Ausschlüpfen genau denselben Entwicklungsgrad erreicht und massen 3 mm in der Länge.

Bei der Bildung des Blastoderms findet nicht ein „Ueberwachsen“ der einen Eihälfte durch die Elemente der andern statt, wie Max Schultze und Calberla angaben und wie auch Scott noch anzunehmen scheint. Das Blastoderm entsteht in der Weise, dass die äusserste Lage der Morulazellen epithelialen Character annimmt, was ich¹⁾ bereits früher ausgesprochen habe und Shipley²⁾ neuerdings gleichfalls beobachtet hat. Dieser Process der Bildung eines epithelialen Blastoderms, dieser Uebergang aus dem Morulastadium in das der Blastula beginnt nicht am Keimpol (animaler, aktiver Pol), sondern in der Region, die, wie sich nachträglich herausstellt, zur dorsalen wird. Diese Region erscheint dann und während der Bildung des noch zu erwähnenden

1) Arch. f. Anatom. u. Entwicklungsgesch. 1884. S. 10.

2) Journ. of microsc. Science. Vol. XXVII. 1887. S. 329.

Kiels ausgezeichnet durch die Länge ihrer cylindrischen Epithelzellen und kann als Embryonalschild bezeichnet werden.

Ehe die Bildung des epithelialen Blastoderms das ganze Ei umfasst hat, also während am Gegenpol (passiver, vegetativer Pol) dieser Process noch aussteht, beginnt die Gastrulation. Der Blastoporus erscheint an der hintern Grenze des Embryonalschildes zwischen Aequator und Gegenpol.

Der Urdarm dringt als geschlossener epithelialer Schlauch derart vor, dass seine dorsale Wand sich unmittelbar an das Exoderm anlagert. Erst nachträglich tritt eine Gruppe kleinerer Zellen in beschränkter Ausdehnung innerhalb der dorsalen Lippe des Blastoporus zwischen Exoderm und Endoderm auf. Dieselben stammen aus den Zellen des Umschlagrandes, wie zahlreiche Mitosen an diesen Zellen darthun. Diese intermediäre Zellengruppe lässt sich nicht als Mesoderm auffassen. Sie dient später dem Wachsthum der Axenorgane in caudaler Richtung. Centralnervensystem, Chorda und Urwirbelplatten gehen ohne Abgrenzung in diese Gruppe über und wachsen auf Kosten derselben, indem die Elemente der Gruppe sich den genannten Organen angliedern. Diese Anlage entspricht der Endknospe bei Knochenfischen (Schwanzknospe Oellacher, Randknospe His), der Sichel, dem Endwulst bei Amnioten. Ich möchte dafür den allgemein anwendbaren Namen Teloblast¹⁾ vorschlagen.

Bei den Neunaugen wird der Blastoporus oder Gastrulamund nicht von der Anlage des Centralnervensystems umgriffen, ein Canalis neurentericus entsteht nicht, die Oeffnung schliesst sich nicht, sondern erhält sich als After. Das Wachsthum der Axenorgane geht dem entsprechend vom dorsalen Rande des Blastoporus aus und damit steht es in Uebereinstimmung, dass der Teloblast sich vor dem Blastoporus, d. h. am dorsalen Rande der Oeffnung befindet.

1) το τέλος, das Ende, Aeusserste eines Dinges.

Wo aber der Blastoporus von der Anlage des Centralnervensystems umgriffen wird, sich äusserlich schliesst, wo also ein Canalis neurentericus oder ein demselben entsprechender Epithelstrang zwischen Neuralkanal und Darm sich bildet, schliesst das Längenwachsthum der Axenorgane an den hintern, ventralen Rand des Blastoporus an. In diesen Fällen liegt der Teloblast in der Hauptsache hinter dem Blastoporus, wie die Sichel bei Vögeln und Reptilien, die Schwanzknospe bei Knochenfischen.

Shibley ist in einem spätern Entwicklungsstadium auf den Teloblast aufmerksam geworden und bezeichnet denselben als Primitivstreifen. Das erscheint mir nicht gerechtfertigt, denn der Primitivstreif im ursprünglichen Sinne dieser Bezeichnung umfasst den gesammten Rand des Blastoporus, während die „Schwanz- oder Endknospe“, die „Sichel“, der „Endwulst“ doch nur dem hintern Ende des Primitivstreifs correspondiren. — Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass die von Hatschek als „Polzellen des Mesoderms“ beschriebenen beiden grossen Zellen am hintern Rande des Gastrulamundes bei Amphioxus, die im weitem Verlauf der Entwicklung stets den hintern Körperpol bezeichnen, dem Teloblast der Vertebraten homodynam sind, d. h. proliferirend das Material zum Längenwachsthum nicht allein des Mesoderms, sondern auch des Neuralrohrs und der Chorda liefern.

Gleichzeitig mit dem Auftreten des Teloblast erscheint in der dorsalen Mittellinie eine schmale Rinne, die nicht vom Blastoporus ausgeht, die Oeffnung auch niemals erreicht. Sie erstreckt sich bald über einen Halbkreis und ist durch eine Einfaltung des Exoderms bedingt, die die Bildung des Centralnervensystems einleitet. Diese Falte ist solide, ihre beiden Blätter liegen in der Medianebene enge aneinander. Wie das Exoderm einschichtig ist, so besteht auch jedes Blatt der Falte aus einer einfachen Lage langer Cylinderzellen, die senkrecht zur Medianebene stehen. Der Exoderm-

falte entgegen gerichtet entsteht eine ebenfalls solide Falte des Endoderms, der dorsalen Wand des Urdarms. Die Zellen der einen wie der andern Falte sehen sich durchaus gleich, schliessen enge an einander, man kann die Anlagen des Centralnervensystems und der Chorda eine Zeit lang am Querschnitt nicht gesondert sehen und so ist wohl ein Ausdruck gestattet, den ich für das Ei der Knochenfische gebraucht habe: es entsteht ein massiver Kiel durch gleichartige aber entgegengesetzt gerichtete Thätigkeit beider Keimblätter, eine Doppelanlage, die sich erst später deutlich sondert. Die Sonderung beginnt etwa in der Mitte der Länge des Kiels, aus dem ventralen Teile des Kiels wird die Chorda, aus dem dorsalen das Centralnervensystem.

Die Chorda besteht also zunächst aus einer symmetrischen Doppellage cylindrischer, senkrecht zur Medianebene gestellter Zellen und erfährt dann dieselben Verschiebungen der Zellen, wie es bei *Amphioxus* bekanntermassen der Fall ist. Das Resultat ist die Bildung einer einfachen Säule aus scheibenförmigen Zellen. Wenn in diesen Zellen die hyaline Substanz auftritt, werden sie mehrkernig.

Die Anlage des Centralnervensystems zeigt in ihrer weitem Ausbildung einen Unterschied zwischen Kopf- und Rumpfregeion, ehe noch die Trennung des Kiels vom Exoderm erfolgt ist. In der Kopfregion verbreitert sich der dorsale, hart unter dem Exoderm liegende Abschnitt des Kiels beträchtlich durch bedeutende Verlängerung seiner biserial gelagerten Zellen. Dann rücken diese verlängerten Zellen jederseits lateralwärts vor und es gliedert sich somit der Kiel hier in drei neben einander gelagerte Portionen, die mittlere unpaare Portion ist die Anlage des Hirns, die beiden seitlichen sind Anlagen von Hirnganglien. Dieser Process bleibt auf die Kopfregion beschränkt und zwar, wie die Folge lehrt, auf den praebanchialen Teil des Kopfes, den Vorderkopf, oder, genauer gesagt, auf den vordern Teil der

Trigeminusregion. Die übrigen Kopfganglien und die Spinalganglien entstehen viel später und in anderer Weise. Diese zuerst erscheinende paarige Ganglienanlage ist zunächst relativ stark, bleibt weiterhin aber im Wachstum zurück.

Auch die Bildung des Mesoderms erfolgt in Kopf und Rumpf auf verschiedene Weise. Im Kopfteil, die Kiemenregion einbegriffen, stimmt dieser Vorgang genau mit dem bei *Amphioxus* beschriebenen überein. Der Urdarm bildet paarige Mesodermfalten oder Coelomdivertikel, die sich abschnüren und segmental gliedern. Diese Mesodermfalten entsprechen den gesammten Mesodermplatten, also Urwirbel und Seitenplatte, und wachsen ventralwärts vor. Ganz anders verläuft es in der Rumpfregion. Hier ist der Urdarm auf einen engen Spalt reducirt, der seitlich und ventral von den sogenannten Dotterzellen umlagert ist und an dessen ventraler Wand die epitheliale Ordnung der Zellen allmähig undeutlich wird. Die diese Lichtung zunächst umgebenden Zellen haben gar keinen Anteil an der Mesodermbildung. Dazu werden die beiden äusseren Lagen der als Reserve dienenden Dotterzellen verwendet, die ziemlich regelmässig concentrisch geschichtet sich zeigen. Zuerst entstehen die Urwirbel, für sich abgeschlossen, später die Seitenplatten und hier wieder das Parietalblatt früher, als das Visceralblatt. Ein Coelomspalt erscheint synchron mit der Anlage der Vorniere und des Herzens. Der Vornierengang ist exodermaler Herkunft, die drei Vornierenkanäle entstehen successive als kegelförmige Erhebungen des Parietalblattes gegen das Exoderm und vereinen sich mit der hohl werdenden Anlage des Ganges.

Wenn der Kopfteil wie ein Helmkamm sich über das Ei erhoben und frei vorzuwachsen begonnen hat, was an den aus Neapel erlangten Eiern am 5. Tage der Fall ist, an den Eiern aus Königsberg etwa am Anfange des 11. Tages statt fand, liegen die Ganglienanlagen ganz isolirt

zu beiden Seiten des Hirns und bedingen äusserlich sichtbar werdende seitliche Auftreibungen des Kopfes.

Die Mesodermfalten beginnen um diese Zeit sich zu segmentiren und sich von dem Urdarm abzuschneiden. Am Vorderende des Darms schiebt sich eine enge Endodermtasche zwischen Epidermis und vorderem Chordaende dorsalwärts vor und lagert sich enge dem Hirn an. Das um dieselbe Zeit eine schmale Lichtung erhält, indem die biserial geordneten langen Zellen desselben sich in der Mittellinie von einander lösen.

24 resp. 48 Stunden später zeigt sich zwischen dem Ganglion und der dorsalen Wand des Hirns eine Verbindung von Zellen, die Anlage dorsaler Nervenwurzeln. Bei der Kürze der Strecke ist es schwer, über die Richtung der Bildung dieser Verbindung sichern Aufschluss zu erlangen. Das Wahrscheinliche ist, dass Zellen von beiden Ausgangspunkten einander entgegenrücken. Zu derselben Zeit erscheinen die Anlagen von Auge und Ohr und nun sieht man, dass das Ganglion zwischen beiden seine Lage hat. Ein Streifen von Zellen erstreckt sich jetzt auch vom vorderen Ende des Ganglions distalwärts zur hervorwachsenden primären Augenblase; dieser Streifen ist die Anlage eines Nerven und zwar des *N. ophthalmicus*. Später, nachdem die Riechgrube sich zu bilden begonnen hat, erstreckt sich ein Zweig des *N. ophthalmicus* auch bis dahin.

Vor der Labyrinthgrube lehnt sich das hintere Ende des Ganglions, das wir nunmehr als Ganglion *N. ophthalmici* bezeichnen können, an die Epidermis an, die auf einer kurzen Strecke verdickt erscheint. Von dieser Stelle geht eine Reihe von Zellen proximalwärts zur Decke des Hirns, eine andere Reihe zieht ventralwärts, es ist die Anlage des *Nervus mandibularis*.

Sehr verwickelt liegen die Verhältnisse im Bereich der noch offenen Labyrinthgrube. Die Wand derselben hat zwei

Verbindungen mit dem Hirn, die eine findet sich zwischen der Decke des Hirns und der vordern Hälfte der Grube, die andere zwischen der hintern Hälfte und der Seitenwand des Hirns, hier liegen beide Teile hart an einander und man gewahrt, dass die Zellen des Hirns und der Grube sich zwischen einander schieben. An beiden Stellen ist die epitheliale Wand der Labyrinthgrube verdickt.

Von der vordern Verbindungsstelle erstreckt sich eine Reihe von Zellen entlang der vordern Wand der Labyrinthgrube ventralwärts. Die vordere Anlage entspricht dem *Facialis*, die hintere dem *Acusticus*. — Hinter der Labyrinthgrube verdickt sich abermals die Epidermis in Form einer longitudinal verlaufenden Leiste, die vorn in dem Horizont der Labyrinthgrube beginnt, nach hinten zu sich ein wenig ventralwärts senkt. In ihrer ganzen Länge steht diese Leiste dorsalwärts mit der Decke des Hirns durch an einander gereichte Zellen in Verbindung und sendet ventralwärts zwischen Mesodermplatten und Epidermis ebensolche Zellenreihen aus. Diese ganze Anlage ist eine kontinuierliche und entspricht der *Vagusgruppe*. — Im Rumpfgewebete finde ich zu derselben Zeit noch keine Spur von Spinalganglien oder dorsalen Nervenwurzeln, sondern erst kurz vor dem Zeitpunkte, wo die Bewegungen des Embryo beginnen, die bekanntlich in einem pendelartigen Schleudern des Kopftheils bestehen. Das trat an den Eiern, die ich in Königsberg beobachtete, gegen Ende des 14. Tages ein. Diesem Entwicklungsstadium entsprach der 7. Tag bei den aus Neapel erlangten Objecten. Man sieht dann aus Zellen und Fibrillen bestehende Anlagen von der dorsalen Region des Rückenmarkes ausgehen und zwischen Urwirbel und Rückenmark vorrücken. Die Zellen sind hier nicht zusammengedrängt, sondern liegen mehr zerstreut. Von einer Beteiligung der Epidermis an diesen Bildungen ist nichts wahrzunehmen. Gleichzeitig sind auch Fibrillen an den Hirnnerven erschienen

und wo diese Anlagen mit Epidermisverdickungen verbunden waren, gliedern sich an den Vereinigungsstellen die Ganglien der betreffenden Hirnnerven von der Epidermis ab; die Ganglien des Facialis und Acusticus aber entstehen aus der als Labyrinthgrube eingesenkten Partie der Epidermis.

Diese Wahrnehmungen bestätigen also die Beobachtungen früherer Forscher (Götte, van Wijhe, Froriep, Beard) über die Beteiligung der Epidermis an der Bildung der dorsalen Hirnnerven bei verschiedenen Gnathostomen und speciell die Beobachtungen von Beard über die Entstehungsweise der Ganglien dieser Nerven bei Elasmobranchiern.

Aber es geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass bei Cyclostomen der Nerv des Vorderkopfes, der Ophthalmicus, von dieser Bildungsregel ausgeschlossen ist und eine besondere Stellung einnimmt. Sein Ganglion entsteht bedeutend früher als alle übrigen und entsteht nicht aus einem peripheren Bezirk der Epidermis, sondern aus dem medianen Kiel, d. h. aus der gemeinsamen Anlage für Hirn, Rückenmark und diesem Ganglienpaar. Das Ganglion liegt, nachdem es sich gleichzeitig mit dem Hirn von dem Exoderm gesondert hat, völlig isolirt zwischen Hirn und Epidermis und entwickelt erst später die Wurzel sowohl, wie den distal verlaufenden Teil des Nerven.

Der Entwicklung nach sind mithin die dorsalen Cerebrospinalnerven der Cyclostomen (exclusive Olfactorius und Opticus) in drei Gruppen zu sondern:

1. Der Nerv des Vorderkopfes, N. ophthalmicus.
2. Die Nerven der Branchialregion, NN. mandibularis, facialis, acusticus, vagus.
3. Die dorsalen Spinalnerven.

Ueber die Bildungsweise der Augenmuskelnerven und der ventralen Spinalnerven bin ich bisher nicht zu sichern Aufschlüssen gelangt.

Ich erwähnte vorher die vordere Endodermtasche, die sich zwischen Chorda und Epidermis dorsalwärts gegen das Hirn vorschiebt. Diese Tasche gliedert sich demnächst in eine enge mittlere Abteilung und zwei laterale Divertikel. Letztere liegen nicht in gleicher Höhe mit den vorderen Enden der Mesodermfalten, sondern dehnen sich derart aus, dass sie ventral unterhalb derselben zu liegen kommen. Darauf beginnen sie sich von der mittleren Abteilung abzuschneiden, welche dann jene bekannte Tasche darstellt, die zwischen Hypophysis und Chorda gelegen ist, während die lateralen Divertikel als paarige praeorale „Kopfhöhlen“ nach dem Erscheinen der Mundbucht in den seitlichen Regionen der Oberlippe zu liegen kommen.

In Berücksichtigung dieser Bildung der praeoralen „Kopfhöhlen“ kann ich dieselben nicht zum Mesoderm rechnen, sondern vergleiche sie mit den vorderen Endodermsäckchen bei *Amphioxus*,¹⁾ mit denen sie in der Entstehungsweise, wie in der Lagebeziehung zu den vordersten Mesodermsegmenten durchaus übereinstimmen.

1) Hatschek, Studien über Entwicklung des *Amphioxus*. S. 61.