Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung der anatomischen Anstalt
zu Breslau.

Die Entwicklung des Geruchorganes der Selachier.

Von

Kurt Berliner, cand. med.

Hierzu Tafel XX und 7 Textfiguren.

So eingehend sich die Forschung mit der Entwicklungsgeschichte der Selachier beschäftigt hat, die Entstehung des Geruchsorganes¹⁾, ist bisher noch nicht zum Gegenstande speziellerer Untersuchung gemacht worden.

Balfour (1878) erwähnt in seiner Monographie über die Entwicklung der Elasmobranchier das Organ nur kurz, und auch spätere Autoren, wie Milnes Marshall (1879), J. Beard (1889), H. E. und F. Ziegler (1892) und Holm (1895) beschäftigten sich mehr mit seinen Beziehungen zu den anderen Gebilden am Kopfe oder mit seinem Verhältnis zum Riechnerven, als mit der anatomischen Entwicklung. Auch C. K. Hoffmann interessiert sich in seiner kurzen, immerhin aber etwas genaueren Betrachtung im wesentlichen für das Verhältnis des werdenden Organes zum Centralnervensysteme.

Eine genauere Untersuchung über die rein morphologische Entwicklung dürfte deshalb nicht unwillkommen sein.

Als Material standen mir mehrere Stadien von *Acanthias vulgaris* zur Verfügung. Auch einige *Pristiurus*embryonen wurden zum Vergleiche herangezogen, ebenso zwei von *Spinax niger*. Die Objekte sind in Sublimatalkohol fixiert und mit Alauncarmin gefärbt. Paraffineinbettung. Zur Klarlegung der nicht ganz einfachen topographischen Verhältnisse wurden von den Geruchsorganen zweier *Acanthias*embryonen Wachsmodele angefertigt.

Die Arbeit ist in der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des anatomischen Instituts entstanden. Die Anregung zu dieser Untersuchung ging von Herrn Dr. Peter aus, unter dessen

---

¹⁾ Mit der Bezeichnung „Geruchsorgan“ möchte ich für die Funktion des Sinnesorgans nichts praesumieren; ich wende diesen Ausdruck lediglich in vergleichend-anatomischem Sinne an.

Leitung die Arbeit verfasst wurde. Herr Geheimrat Hasse überwies mir freundlichst einen Arbeitsplatz daselbst. Herr Professor Schaper stellte mir ein reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung und unterstützte mich auch sonst vielfach. Vervollständigt wurde noch das Material durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Herren Professoren Kükenthal und H. E. Ziegler (Jena).

Allen diesen Herren meinen besten Dank!

Die folgenden Zeilen sind in zwei Hauptabschnitte gegliedert. Im ersten speziellen Teile sind die einzelnen Stadien beschrieben, während im zweiten Abschnitte allgemeinere Betrachtungen über die Entstehung des Organes und besonders wichtiger Teile desselben folgen werden.

I. Spezieller Teil.

Stadienbeschreibung.

Stadium 1.

Acanthias embryo von 3 mm Länge.

Hierzu Fig. 1. Taf. XX.

Bei diesem Embryo finden sich seitlich am Vorderkopfe, nach dorsal und lateral schauend, in der Nähe des noch offenen Neuroporus die ersten Anlagen des Riechorgans in Gestalt zweier flacher Verdickungen des Ektoderms, deren Zellen sich von denen der Umgebung dadurch unterscheiden, dass sie deutlich höher sind und Spindelform aufweisen. Ferner sind ihre Kerne mehr mesodermwärts gelagert, während die des undifferenzierten Hautblattes die Mitte der cylindrischen Zellen einnehmen. Die Sinneszellen erreichen an der Stelle der grössten Verdickung eine Höhe von $25,5 \mu$, im Gegensatze zu den durchschnittlich nur 10μ hohen Elementen des Kopfektoderms. Eine schärfere Abgrenzung zwischen den beiden Zellarten besteht hier noch nach keiner Richtung hin, vielmehr gehen die undifferenzierten Zellformen auf allen Seiten allmählich in die primitiven Sinneszellen über. Die Fig. 1 Taf. XX stellt einen Querschnitt dar, der in der Höhe des in diesem Stadium noch offenen Neuroporus liegt. Zu beiden Seiten sieht man die Verdickung des Epithels. Die hier zu Tage tretende gleichmässige Einsenkung ist wohl auf die geringe Mesodermentwicklung zurückzuführen, wie sie auch bei Embryonen anderer

Vertebraten in demselben Stadium sich findet. (Allerdings ist die Fixierung dieses Embryos nicht tadellos).

Das Bild zeigt deutlich, dass am Neuroporus, also dort, wo sich das Wandepithel des Vorderhirnes in das des Hornblattes umschlägt, sich undifferenzierte, cylindrische Ektodermzellen finden, dass also hier nicht die geringsten Beziehungen zwischen dem werdenden Sinnesorgane und dem Neuroporus bestehen.

Stadium 2.

*Acanthias*embryonen von 9—12 mm Länge.

Die Geruchsorgane der nächsten Stadien von 9—12 mm Länge stehen auf morphologisch gleichwertiger Stufe. Sie stellen seitlich am Vorderkopfe gelegene Verdickungen des Ektoderms zu zwei- bis dreischichtigen Zellplatten dar. Die Höhe des Sinnesepithels beträgt an der dicksten Stelle 47,7 μ . Der Charakter der Zellen desselben ist der gleiche wie im vorigen Stadium; doch ist hier die Abgrenzung gegen die undifferenzierte ektodermale Umgebung hin, besonders nach vorn und dorsal, schon scharf ausgesprochen. Das Mesoderm ist bedeutend stärker entwickelt und darauf ist es wohl zurückzuführen, dass die bei dem vorigen Stadium erwähnte gleichmässige Einbuchtung sich ausgeglichen hat. Dagegen ist eine deutliche Einsenkung des Epithels vorhanden, die nicht in der Mitte der Ektodermverdickung liegt, sondern mehr nach apikal dorsal zu, so dass der Abfall von vorn steiler, von hinten her flacher ist. An der Stelle der tiefsten Einsenkung erreicht das Ektoderm eine Dicke von fünf bis sechs Schichten von Zellen mit eng aneinandergerückten Kernen. Die Mitosen liegen, wie in späteren Stadien, an der Außenfläche der Geruchsplatte.

Ganz rückenwärts, dort also, wo die Verdickung ihren höchsten Grad erreicht, kommt es auf beiden Seiten zu einem Zusammenhange zwischen dem obersten Teile der Sinnesplatte und der Vorderhirnwand. In gleicher Höhe mit dieser engen Verbindung mit dem Centralnervensysteme hat die verdickte Ektodermplatte ihre obere Grenze.

Stadium 3.

*Acanthias*embryo von 12 mm Länge.

Hierzu Fig. 2 und 3, Tafel XX.

Das Geruchsorgan dieses Stadiums wurde in 60-facher Vergrößerung rekonstruiert. (Fig. 3, Tafel XX). Aus Fig. 2

geht zunächst hervor, dass infolge der inzwischen eingetretenen Verbreiterung der dorsalen Kopfpartieen das Organ eine Verlagerung ventralwärts erfahren hat. Die Einsenkung des Sinnesepithels hat einen noch höheren Grad erreicht. Infolgedessen bildet das Ektoderm nach vorn und medianwärts von der Sinnesgrube eine hier schon deutlich ausgeprägte Aufwulstung. Besonders fortgeschritten zeigt das Modell die Verdickung des Riechepithels, die in den Partieen, wo sie auch im vorigen Stadium ihre stärkste Ausbildung aufwies, zugenommen hat, also in den vorderen und oberen Regionen der Sinnesplatte.

Das Gebiet der zu Sinneszellen differenzierten Elemente, das sich bei Durchsicht der Schnittserie unschwer abgrenzen lässt, ist in der Abbildung des Modells durch eine punktierte Linie hervorgehoben. Man sieht, dass es nach vorn und medianwärts weit über die eingesenkte Partie hinausragt.

Die mikroskopische Betrachtung eines Querschnitts durch das Organ dieses Stadiums (Fig. 2, Taf. XX) zeigt das ca. 60 μ dicke Epithel des seitwärts schauenden Geruchsgrübchens, das mit scharfem Winkel ins embryonale Bindegewebe vorspringt. Auch ist aus der Figur 3 ersichtlich, dass die Einsenkung des Sinnesepithels besonders die vorderen und dorsalen Teile der Plakode betrifft.

Stadium 4.

Pristiurusembryo von 10 mm Länge.

Hierzu Fig. 4. Taf. XX.

Einen willkommenen Uebergang zwischen dem soeben beschriebenen und dem folgenden Stadium von *Acanthias* bildet das Geruchsorgan eines Pristiurusembryos von 10 mm Länge. (Fig. 4, Taf. XX). Man kann es deshalb ohne Bedenken der Entwicklungsserie einreihen. Während die ersten *Acanthias*stadien die Einsenkung des Sinnesepithels nur in den dorsalen und apikalen Partieen der Geruchsplatte aufwiesen, ist hier die gesamte zu Sinnesepithel differenzierte und bereits durch lebhafte Proliferation verdickte Region des Ektoblasts zu einer grübchenartigen Vertiefung eingesenkt. Die das Geruchsorgan dorsalwärts vom Ektoderm absetzende Aufwulstung hat in hohem Grade zugenommen, und auch ein ventraler Wulst ist schon zu erkennen. Doch sind diese Wülste lediglich auf die

Einsenkung des Organes und nicht auf aktive Wachstumsvorgänge der Ränder der Riechgrube zurückzuführen.

Stadium 5.

Acanthiasembryo von 25 mm Länge.

Hierzu Fig. 5, Taf. XX.

Das Geruchsorgan dieses Stadiums schliesst sich in seiner Gestaltung eng an das soeben beschriebene an. (Fig. 5, Taf. XX). Aus der grubenförmigen Einsenkung ist ein tiefer Blindsack mit steil abfallenden Wänden geworden. Die Dicke des Sinnesepithels beträgt $50\ \mu$. In der Basalwand des Blindsackes sind die allerersten Anfänge einer Faltenbildung deutlich zu erkennen. Als solche sind scharfe Einkerbungen zu betrachten, die an der Lumenseite des Sinnesepithels zu erkennen sind. Zwischen zwei derartigen Einkerbungen befindet sich eine geringe Aufwulstung des Sinnesepithels, der auf der mesodermwärts schauenden Fläche auch eine leichte Einsenkung entsprechen kann.

Bemerkenswert ist auch, dass das vorliegende Stadium zum ersten Male die Spaltung des Ektoblasts in zwei Schichten, in die cylindrische Sinnesschicht und die dünne, aus langgestreckten Zellen sich zusammensetzende, membranöse Deckschicht zeigt. Eine strenge Abgrenzung des Sinnesepithels von dem undifferenzierten Ektoderm wird dadurch wesentlich erleichtert. Aus der erwähnten Figur geht hervor, dass das Gebiet des Sinnesepithels auch hier sich nicht auf die Wandungen des Blindsackes beschränkt, sondern dass auch dessen nächste, nicht eingesenkte Umgebung sich aus Sinneselementen zusammensetzt.

Stadium 6.

Acanthiasembryo von 27 mm Länge.

Hierzu Fig. 6 u. 7, Tafel XX.

Auch von dem Geruchsorgane dieses Stadiums wurde ein Plattenmodell angefertigt.

Das Organ bildet einen tiefen Blindsack, dessen Grund rhombisch gestaltet ist und ungefähr mit der Wand des Vorderhirns parallel läuft.

Betrachtet man das Modell von der Aussenseite her, (Fig. 7, Tafel XX), so sieht man in eine tiefe Einbuchtung, deren Eingang in seiner Umgrenzung an eine Sanduhr erinnert. Dieser

erstreckt sich in seiner Längsrichtung von apikal seitlich nach nackenwärts medial. Nach dem Munde zu läuft der Boden der Sinnesgrube seicht ins Ektoderm aus, während nach der Kopfspitze zu ein plötzlicher Umschlag in eine tiefe Einsenkung führt. Der Eingang verengt sich nämlich in der Mitte durch zwei vorspringende Wülste, einen grösseren, vorderen, medialen, dem ein gegenüberliegender, schwächer entwickelter entgegenwächst. Im Grunde fallen einander parallel verlaufende, in apikal-nuchaler Richtung sich hinziehende Faltenanlagen auf. Da man von der Aussenseite des Modells her einen kleinen Teil der Innenwand des Organes übersehen kann, muss man dieses von der medialen Seite her ins Auge fassen, um über seine Gestalt ins klare zu kommen.

Von hier aus sieht man (s. Textfig. 1) einen Blindsack, der, zwischen Ektoderm und Gehirn gelagert, durch dieselben gleichsam flach zusammengedrückt erscheint. Die Innenwand erinnert in ihrer Form an einen Rhombus; seine untere Wand läuft auch hier seicht aus und zeigt so, dass an dieser Stelle die Wandung der

Textfigur 1: Innenseite des modellierten Geruchsorgans eines Acanthias von 27 mm Länge.

gs. = Geruchssack. sf. = Schneider'sche Falten. rn. = Riechnerv.

Sinnesgrube ins Hautblatt übergeht; der obere, nach apikal schauende First des Geruchsblindsackes entspricht der Stelle der tiefsten Einsenkung. In der Richtung der längeren Diagonale des Rhombus zieht sich die Region der Faltenanlagen hin, die, hier zehn Erhebungen bildend, deutlich zu sehen sind und in der Gegend des äusseren Einganges des Organes liegen. Der Grad ihrer Ausbildung ist verschieden; die am meisten lateral gelegenen Falten sind am schärfsten ausgeprägt und verlaufen in grösster Länge von oben nach unten, die medialen

werden immer niedriger und haben auch geringere Längenausdehnung. Diesem von der Mesodermseite her sichtbaren Relief entspricht vollkommen die Modellierung der freien Innenseite, nur dass sich natürlich die im Grunde des Blindsackes sich erhebenden Falten auf der mesodermwärts gerichteten Seite der Basalwand als Rinnen darstellen.

An der tiefsten Stelle der Einsenkung tritt die Anlage des Geruchsnerven heraus und verläuft nach vorn und innen, was auf seinen baldigen Uebergang in die Vorderhirnwand hinweist.

Mikroskopische Betrachtung.

Das Sinnesepithel besteht aus zwei bis drei Schichten dicht gedrängter, spindelförmiger Zellen mit langgestreckten Kernen; seine Dicke beträgt im Durchschnitt 25 μ . Die mittlere Höhe der Falten ist 50 μ . Beziehungen der Faltenanlagen zum Mesoderm sind hier noch nirgends nachweisbar. (Fig. 6, Tafel XX).

Von Interesse ist ferner bei diesem Stadium die Zusammensetzung der beiden den Eingang des Blindsackes sanduhrförmig verengenden Wülste. Ihre inneren Blätter zeigen deutliches Sinnesepithel, das sich scharf von dem in zwei Schichten gesonderten undifferenzierten Ektoblast absetzt. In Fig. 7, Tafel XX ist die Grenze des Sinnesepithels durch eine punktierte Linie markiert. Man sieht hier, dass die stärker ausgebildete vordere Falte eine geringe aus gespaltenem Ektoderm bestehende Aufwulstung zeigt.

Stadium 7.

Acanthiasembryo von 27 mm Länge.

Der nächste *Acanthiasembryo* ist zwar ebenso lang wie der eben beschriebene, sein Geruchsorgan zeigt jedoch in mehrfacher Hinsicht eine höhere Ausbildung, ein Beweis dafür, wie rasch das Wachstum des Sinnesorgans in diesen Stadien vor sich geht.

Während im vorigen Stadium das Mesodermgewebe in glatter Fläche unter den Faltenanlagen sich hinzog, beginnt jetzt Mesenchymgewebe in die Rinnen auf der Mesodermseite hineinzuwachsen.

Ausserdem zeigt dieses Stadium den Beginn einer zweiten Faltenbildung, die völlig getrennt von der

ersten entsteht. Es sind zwei bis drei niedrige Erhebungen, die in der Basalwand des Blindsackes an dessen medialem Firste

hinziehen, in ihrer Richtung mit den Falten der ersten Reihe einen stumpfen Winkel bildend. Das nebenstehende Schema soll ein Bild von der Lage dieser Falten geben. Die Ortsbezeichnungen beziehen sich in dieser und den folgenden Textskizzen immer auf die sich wenig ändernde Form des modellierten Geruchsorganes, so dass also „oben“ gleich „apikal“ und „unten“ gleich „nuchal“ ist.

Stadium 8.

Acanthiasembryo von 47 mm Länge.

Hierzu Fig. 8 u. 9, Tafel XX.

In diesem Stadium findet man den Blindsack allseitig erweitert und vertieft. Die Falten sind kolossal gewuchert und nehmen die gesamte Innenwand bis oben und unten heran ein, so dass die ersten wie die letzten Querschnitte die Falten flach treffen. Die ganze Innenwand hat sich etwas konkav ausgebogen und sich besonders auch infolge der starken Vertiefung der Falten beträchtlich von der Aussenfläche entfernt. Dies hat zu einer wesentlichen Vergrößerung des Organes geführt, vornehmlich in dessen mittleren Teilen. Damit hängt auch die verschiedene Höhe der eine Epitheldicke von $25\ \mu$ zeigenden Falten zusammen. Die in den mittleren Partien der Innenwand sich erhebenden sind am höchsten, nach den Seitenwänden zu werden die Falten immer niedriger. Ihre Höhe bewegt sich zwischen 300 und $550\ \mu$. In zwei Reihen, zwischen denen eine halbmondförmige Zone faltenfrei bleibt, füllen sie die gesamte Innenwand des Geruchsblindsackes aus. Die erste Reihe, die der zuerst gebildeten entspricht, erhebt sich von der unteren Wand und dem unteren Teile der Innenwand, während die Falten der zweiten Reihe in einem nach unten konkaven Bogen die gesamte obere und den im vorigen Stadium noch faltenfreien Teil der Innenwand einnehmen, mit Ausnahme der oben erwähnten Zone.

Die beiden Hautwülste, die bei dem modellierten Organe eine sanduhrförmige Einengung des Einganges in den Geruchsblindsack bedingten, haben sich ebenfalls sehr vergrößert und verschliessen nunmehr den Eingang fast völlig, indem sie sich zum Teil überdecken.

Mikroskopische Betrachtung.

Die Textfigur 3 stellt einen Querschnitt durch den apikalen Blindsack dar. Einen Ausschnitt daraus zeigt Fig. 9, Taf. XX.

Textfigur 3: Uebersichtsbild des Querschnittes durch den Geruchsblindsack eines Acanthiasembryos von 47 mm Länge.

ek. = Ektoderm. auw. = Aussenwand des Blindsackes. sf. = Schneider'sche Falten. kn. = Knorpelkapsel.

In den Schneider'schen Falten haben die Kerne der Sinneszellen ihre bei den früheren Stadien längsovale Gestalt insofern geändert, als ihre Umrisse sich hier mehr der Kreisform nähern. Die Lage der Kerne zur Achse des Faltenquerschnittes ähnelt der Anordnung der Rami einer Feder, was auf eine dachziegelartige Aufeinanderschichtung der Elemente des Sinnesepithels hinweist. Dieses hat so gewissermaßen den Charakter eines zwei- bis dreireihigen Epithels angenommen. (Tafelfigur 9.)

Von Interesse sind hier ferner die inzwischen eingetretenen Veränderungen in der Lagerung des Sinnesepithels. Während noch im vorigen Stadium von 27 mm Länge sich die gesamte Wand des Geruchsblindsackes aus spezifisch differenzierten Zellen zusammensetzte, zeigen hier lediglich die Teile Sinnesepithel,

welche die Schneider'schen Falten bilden, (sf.) sowie die faltenfreie Zone zwischen den beiden Reihen. Die gesamte übrige Wand des Sinnesorganes besteht zum Teil aus zweischichtigem Epithel, zum Teil scheinen ursprünglich deutlich als Sinnesepithel angelegte Partien eine eigenartige Umwandlung aufzuweisen, durch die ihr Epithel ebenfalls den Charakter eines zweischichtigen annimmt. Ganz besonders gilt dies, und das soll aus Fig. 9, Tafel XX hervorgehen, für die faltenfreie Aussenwand des Blindsackes.

Stadium 9.

Acanthiasembryo von 17 cm Länge.

In der äusseren Gestalt und räumlichen Ausdehnung des Organes sind keinerlei Aenderungen vor sich gegangen, nur dass es natürlich in einem dem allgemeinen Körperwachstume entsprechenden Grade an Grösse zugenommen hat. Die Knorpelkapsel, deren Anfänge bereits bei dem vorigen Stadium zu konstatieren waren, hat sich inzwischen weiter gebildet. Ferner haben die Schneider'schen Falten durch die Bildung sekundärer, auf ihrem Querschnitte senkrecht stehender Fältchen eine Vervollkommnung erfahren. (Textfigur 4.)

Textfigur 4: Querschnitt durch den Geruchsblindsack eines Acanthiasembryos von 17 cm Länge.

mf. = mediale Hautfalte. lf. = laterale Hautfalte. sf. = Schneider'sche Falten.
sekf. = sekundäre Faltungen. kn. = Knorpelkapsel. L.A. = Lorenzinische Ampullen.

Auch in diese sekundären Faltungen sieht man mesodermale Elemente einwachsen. In der Gestaltung der das Riechorgan deckenden Hautfalten, von denen die mediale die laterale überlagert, ist eine besondere Umwandlung nicht eingetreten.

Das zum Vergleiche untersuchte Riechorgan eines 11 cm langen Embryos von *Spinax niger* zeigt ebenfalls die Oberfläche der Schneider'schen Falten durch sekundäre Fältchen vergrößert.

Vergleichende Untersuchung von *Pristiurus*-embryonen.

Bei einem *Pristiurus*embryo von 5 mm Länge findet sich mit der Verdickung der Sinnesplatte eine bereits deutlich ausgesprochene Einsenkung, wie sie erst der *Acanthias*embryo von 9 mm zeigt.

Das nächste Stadium von 8 mm Länge entspricht in der Entwicklung der Geruchsgrube dem *Acanthias*embryo von 14 mm, dessen Riechorgan rekonstruiert wurde. Auch hier ragt das Sinnesepithel in scharfem Winkel ins embryonale Bindegewebe vor, und auch die Einsenkung der Plakode geht in analoger Weise vor sich. Es hat demnach den Anschein, als entwickelte sich das Organ bei *Pristiurus* früher, die Differenz ist aber wohl nur auf den Unterschied in der Grösse der Embryonen überhaupt zurückzuführen.

Das folgende Stadium von 10 mm Länge wurde schon oben beschrieben, da es eine Lücke in der Entwicklungsreihe von *Acanthias* ausfüllte. Eine Spaltung des Ektoderms ist in diesem Stadium noch nicht vorhanden.

Der nächstältere *Pristiurus* von 18 mm zeigt bereits in einem vertieften und durch zwei kräftig ausgebildete Hautfalten überwölbten Geruchsblindsack zwei Reihen von wulstförmigen Erhebungen des Sinnesepithels von etwas weiter fortgeschrittener Entwicklung, als die des modellierten *Acanthias*stadiums von 27 mm. Die Schneider'schen Falten beider Reihen haben ungefähr gleiche Höhe, so dass man aus dem Grade ihrer Ausbildung keine Entscheidung darüber treffen kann, welche von beiden als die zuerst angelegte zu betrachten ist. Immerhin scheint die geringere Anzahl der von der medialen Wand des Blindsackes sich erhebenden darauf hinzuweisen, dass diese Reihe die später gebildete ist.

Bemerkenswert ist, dass in der Anordnung der beiden Reihen ein Unterschied von der bei *Acanthias* beobachteten besteht. Während dort beide völlig getrennt waren, stehen sie hier im unteren, inneren Winkel im Zusammenhange. In der nebenstehenden Textskizze ist eine Wiedergabe dieser Lagebeziehungen versucht. Wenngleich die äussere Form des Organes wohl etwas

von der bei *Acanthias* vorliegenden differiert, so kann man sich doch durch Projektion der aus der Schnittserie ersichtlichen Lageverhältnisse auf das dort festgestellte Schema Klarheit verschaffen.

Das Uebersichtsbild (Textfigur 6) zeigt uns einen breiten Trennungswulst, durch den die beiden Reihen von einander abgesetzt sind. Die zwischen den Reihen befindliche glatte Fläche geht schliesslich selbst allmählich in diese Wülste über.

Textfigur 6.

Uebersichtsbild des Querschnittes durch das Geruchsorgan eines *Pristiurus*-embryos von 18 mm.

mf. = mediale Hautfalte. lf. = laterale Hautfalte. gs. = Geruchsblindsack.
vh. = Vorderhirn.

Ein 23 mm langer Embryo zeigt uns die gleichen Verhältnisse noch mehr ausgeprägt. (Uebersichtsbild, Textfigur 7.)

Der Blindsack ist erheblich vergrössert, die Falten sind bedeutend höher geworden. Auch eine breite Zwischenfalte ist in dem Uebersichtsbild zu erkennen.

Textfigur 7.

Übersichtsbild des Querschnittes durch das Geruchsorgan eines Pristiurusembryos von 23 mm. Erklärung der Buchstaben s. Textfigur 6.

Ein Pristiurusembryo von 25 mm Länge bestätigt diesen Befund, zeigt aber nichts wesentlich Neues.

Das mikroskopische Ergebnis bei allen Pristiurusstadien stimmt so genau mit dem bei Acanthias festgestellten überein, dass eine Beschreibung desselben zur Vermeidung von Wiederholungen hier unterbleiben kann.

II. Allgemeiner Teil.

Die Zeit der ersten Entstehung.

Ueber die Zeit der Entstehung des Geruchsorganes der Selachier liegen mehrfach Angaben vor. Alle Untersucher sind darüber einig, dass die erste Anlage ziemlich früh auftritt.

Ziegler fand bei *Torpedo* in einem Stadium von 2,6 mm noch keine Ektodermverdickung, konnte jedoch bei einem von 3 mm Länge die erste Differenzierung konstatieren. Dies trifft auch, wie oben gezeigt, für *Acanthias* zu. Bei diesem Selachier war ebenfalls bei einem Embryo von 3 mm Länge, dessen Neuroporus noch nicht geschlossen war, die erste Differenzierung nachzuweisen. (Fig. 1, Taf. XX.)

Mit der Angabe Balfours, der die erste Anlage der Sinnesplatte bei *Scyllium* und *Prißtiurus* erst bei einem Stadium von 6,5 mm beobachtete, differiert mein Ergebnis bei *Pristiurus*. Ein Pristiurusembryo von 5 mm Länge zeigt

eine deutliche Verdickung des Sinnesepithels zu einer zwei- bis dreischichtigen Zellplatte, deren Einsenkung bereits einen Grad erreicht hat, der etwa dem bei dem Acanthiasembryo von 9 mm geschilderten entspricht. Die Zeit der ersten Epitheldifferenzierung bei *Pristiurus* ist demnach wahrscheinlich noch früher anzusetzen. Allerdings muss man sich bei derartigen Kontroversen stets vor Augen halten, dass der Gang der Entwicklung, wenn er auch bei den Tieren der gleichen Ordnung nach den gleichen allgemeinen Wachstumsprinzipien vor sich zu gehen pflegt, immerhin, ganz besonders in chronologischer Beziehung, individuelle Verschiedenheiten aufweist.

Bemerkenswert sind ferner die Angaben, die Milnes Marshall über die Beziehungen zwischen Riechepitheldifferenzierung und Linsenbildung macht. Er giebt an, dass das erste Auftreten von Sinnesepithel mit der ersten Anlage der Linse zeitlich zusammenfällt und schliesst daraus auf einen morphologischen Zusammenhang, der zwischen den beiden Bildungen bestehen soll. Bei dem Acanthiasstadium von 3 mm Länge, das ja die erste nachweisbare Differenzierung von Geruchsepithel zeigt, sind irgend welche Veränderungen an den Zellen der über der primären Augenblase befindlichen Ektodermpartie nicht nachzuweisen, und ferner zeigt erst der *Pristiurus*embryo von 5 mm Länge Verdickung und Einsenkung der Sinnesplatte zugleich mit deutlich ausgeprägter Linsenanlage.*)

Ueberblick über den Wachstumsverlauf.

Ich gebe im folgenden einen allgemeinen Ueberblick über die Art der Formgestaltung des Organes. Einer Besprechung der Entwicklung der Schneider'schen Falten ist am Ende der Arbeit ein eigener Abschnitt gewidmet.

Eine Einteilung der Formentstehung in zwei Hauptentwicklungsphasen ergibt sich ganz von selbst, nämlich:

I. Die Entwicklung des Organes durch alleinige Wucherung der die Plakode zusammensetzenden Zellen.

---

*) Die Angabe Rabl's, dass bei *Pristiurus* die Linsenanlage als eine solide ektodermale Verdickung sich in die Augenblase einsenkt, und erst sekundär durch Auseinanderweichen der Linsenelemente ein Hohlraum zustande kommt, bestätigt sich auch an meinem Material. Bei Acanthias kann man den gleichen Entwicklungsverlauf feststellen.

II. Die Beteiligung undifferenzierten ektodermalen Epithels an der Bildung des Organs.

I. Die Bildung des Organes durch alleinige Wucherung der Sinnesplatte.

Zwei flache, seitlich am Vorderkopfe gelegene Verdickungen des Ektoderms muss man als die ersten Anlagen der Riechorgane betrachten. (Fig. 1, Taf. XX.) Mit dem Neuroporus zeigen diese Plakoden keinen Zusammenhang; die Umschlagszellen bestehen aus undifferenziertem Epithel. Also auch bei *Acanthias* ist von einer zuerst monorhinen Anlage im Sinne Kupffers nicht die Rede.

Bei dem nächsten Stadium hat sich die Plakode zu einer zwei- bis dreischichtigen Zellplatte verdickt, die sich, besonders in ihren vorderen, oberen Partien einzusenken beginnt. Auch in der deutlicheren Abgrenzung von der undifferenzierten ektodermalen Umgebung ist ein Fortschritt in der Entwicklung zu erkennen.

Weiterhin nimmt die Verdickung des Sinnesepithels und auch dessen Einsenkung noch zu. (Fig. 2, Taf. XX.) In spitzem Winkel ragt dieses an der Stelle der hochgradigsten Verdickung ins Mesodermgewebe vor. Aber auch hier beteiligt sich noch nicht die ganze Plakode an der Einsenkung, vielmehr ist die vordere mediale Grenze des Riechepithels weit vorgeschoben. (Fig. 3, Taf. XX.) Die dort befindliche, die Grube absetzende Aufwulstung ist von differenzierten Elementen zusammengesetzt. (Fig. 2, Taf. XX.)

Die Einsenkung des Sinnesepithels wird in den nächsten Stadien immer tiefer. Zu der eben erwähnten ventralen Aufwulstung gesellt sich infolge der fortschreitenden Vertiefung auch eine dorsal gelegene. (Fig. 4 Taf. XX.)

Es kommt bald zur Bildung eines tiefen Blindsacks mit steil abfallenden Wänden. Jetzt erst tritt bei den Selachiern die Spaltung des Ektoderms in Sinnesschicht und Deckschicht auf. (Fig. 5, Taf. XX.)

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt die Vertiefung infolge der energischen Flächenvergrößerung der Sinneswand zu. (Fig. 6 und 7, Taf. XX, Textfigur 3.) Das Organ bildet schliesslich einen tief zwischen Ektoderm und Vorderhirn eingesenkten Blindsack, dessen Eingang durch zwei vorspringende

Hautwülste, einen grösseren medialen und einen geringer ausgebildeten lateralen zwerchsackförmig eingeengt wird. Für das Verständnis des Wachstumsvorganges ist die Thatsache besonders von Bedeutung, dass die inneren Blätter dieser Falten sich aus Sinnesepithelzellen zusammensetzen. Daraus kann man auf die Art der Bildung dieser Wülste schliessen. Sie sind nicht durch selbständiges, aktives Wachstum, sondern lediglich infolge der fortwährend zunehmenden Vertiefung und Erweiterung des Organes zustande gekommen.

Aus der speziellen Betrachtung dieser Stadien geht hervor, dass das Riechorgan der Selachier in seinen Anfängen als eine Bildung anzusehen ist, die nur dem selbständigen, im Verhältnis zur epidermoidalen Umgebung beschleunigten Wachstume einer früh vom übrigen Ektoderm differenzierten Zellgruppe ihre Entstehung verdankt. Die Einsenkung und schliessliche Vertiefung zu einem Blindsacke ist ausschliesslich zurückzuführen auf die intensive Flächenvergrösserung, die durch lebhafteste Proliferation innerhalb der Plakode herbeigeführt wird.

Von Interesse dürften ferner die Lageveränderungen sein, die im Verlaufe des soeben geschilderten Wachstumes am Geruchsorgane der Selachier vor sich gehen, da besonders bei diesen Fischen durch das Auswachsen zum Rostrum starke Verschiebungen der verschiedenen Organe des Kopfes zustande kommen.

Während bei dem *Acanthias* von 3 mm Länge die Plakode sehr nahe am Neuroporus liegt und im wesentlichen nach vorn und nur in geringem Maasse seitwärts schaut, rückt sie besonders auch infolge des verstärkten, eine seitliche Ausdehnung dieser Kopftheile herbeiführenden Wachstums immer mehr und mehr ventral. Schon bei dem ersten Modelle von dem Riechorgane eines 14 mm langen *Acanthias*embryos ist dies ersichtlich. Das Stadium von 25 mm zeigt bereits einen dorsalwärts sich einsenkenden Blindsack, dessen Oeffnung nach der Bauchseite zu gerichtet ist. Diese Lagerung an der Unterseite des Kopfes behält das Organ stets bei.

II. Die Beteiligung undifferenzierten ektodermalen Epithels an der Bildung des Organes.

Das modellierte Acanthiasstadium von 27 mm Länge zeigte an der im Wachstum weiter vorgeschrittenen, vorderen Falte eine wenn auch geringe, so doch deutliche aus zweischichtigem Ektoderm sich zusammensetzende Aufwulstung. (Fig. 7, Taf. XX.) Diese stellt den ersten Anfang einer Beteiligung von nicht spezifischen Ektodermelementen an der Formbildung des Riechorganes dar.

In dem folgenden Stadium 8 von 47 mm Länge (Fig. 8, Taf.) ist der Blindsack allseitig erweitert und vertieft, besonders in seinen mittleren Partien. Der Eingang in das Organ wird von zwei Hautfalten überdeckt, die durch epidermoidale Wucherung entstanden sind; denn beide Blätter dieser Falten, das äussere sowie das innere, bestehen aus zweigeschichtetem undifferenziertem Ektoderm. Auffällig ist an der histologischen Zusammensetzung der Wand des Blindsackes, dass gewisse Partien, die in ihren ersten Anlagen aus Sinneselementen bestanden, jetzt nicht spezifisches Epithel aufweisen. Das gilt von der faltenfreien Aussenwand des Organs (Fig. 9, Taf. XX). Wenn auch in diese schon durch das fortschreitende Wachstum der eben erwähnten Hautfalten undifferenziertes Ektoderm übergeht, so bleibt doch, besonders in den tief eingesenkten Teilen, eine Partie der Innenwand übrig, die im Stadium 7 noch aus Sinneszellen bestand, hier sich jedoch in ihrer Zusammensetzung dem Charakter des zweischichtigen Ektoderms nähert. Die Fixierung gestattet es leider nicht, über die Art dieser Umwandlungsvorgänge etwas Sicheres zu eruieren.

Die Entstehung der Schneider'schen Falten.

Die Schneider'schen Falten sind hohe Schleimhauterhebungen, die, in zwei Reihen angeordnet, an der Innenwand des Geruchsblindsackes entstehen und eine gewaltige Vergrösserung der Sinnesfläche bilden.

Ihre ersten Anfänge fanden sich im Stadium 5 von 25 mm Länge. (Fig. 5, Tafel XX.) Hier deuteten nur mehrere scharfe Einkerbungen der dem Lumen des Geruchsblindsackes zugewandten Fläche der Basalwand auf eine beginnende Faltenbildung hin.

Im Stadium 6 von 27 mm Länge (Fig. 6, Tafel XX) waren schon deutliche Aufwulstungen des Sinnesepithels zu erkennen. Diese nahmen den dem äusseren Eingange gegenüberliegenden Teil der Innenwand ein. In der Richtung der längeren Diagonale des Rhombus, der als Grundform für die Basalwand angenommen werden konnte, zog sich ihre Region hin. Die stärkste Ausbildung zeigten hier die lateralen Falten, medianwärts wurden sie immer niedriger und weniger ausgedehnt. Mit dem Mesodermgewebe, dem sie aufgelagert, zeigten sie noch keinerlei Zusammenhang.

Bei dem nächsten Stadium war der Beginn der Einwanderung von Bindegewebelementen in die den Falten auf der Mesodermseite entsprechenden Rinnen festzustellen. Auch die erste Anlage einer zweiten Faltenreihe, bestehend aus drei niedrigen Erhebungen, die sich an dem medialen Firste des Blindsackes bildeten, war hier bemerkenswert. (Textfigur 2.)

Weiterhin fand man bei dem Acanthiasembryo 8 von 47 mm Länge beide Faltenreihen in hoher Ausbildung. Die eine, die der zuerst gebildeten entsprach, erhob sich von dem unteren Teile der Innenwand (Fig. 8, Tafel XX), die andere nahm in einem nach unten konkaven Bogen den oberen ein. Die in der Mitte befindlichen Falten waren am höchsten, nach den Seiten zu wurden sie immer niedriger, so dass die Faltenhöhen sich zwischen den Grenzwerten 300 und 550 μ bewegten.

Bei dem ältesten der zur Verfügung stehenden Stadien von 17 cm Länge zeigten die Falten bereits sekundäre Aufwulstungen, die zur weiteren Vergrösserung der Sinnesfläche beitrugen. (Textfigur 4.)

Für die Entstehung dieser Falten kann man zunächst an eine ausstülpende Wirkung denken, die das Mesodermgewebe auf das Sinnesepithel ausübt. Dafür scheint zu sprechen, dass die Mesodermkerne, besonders zwischen der Basalwand der Geruchsgrube und der Vorderhirnwand, sehr zahlreich sind und dichter zusammenliegen. Indes bei dem Geruchsorgane des ersten 27 mm langen Acanthiasembryos bestehen, wie schon oben erwähnt, keinerlei Beziehungen zwischen den Faltenanlagen und dem Mesenchymgewebe und erst auf der nächsten Entwicklungsstufe sieht man Bindegewebszellen in die den Erhebungen auf der Mesodermseite entsprechenden

Rinnen einwachsen. Hieraus ist zu folgern, dass die Falten unabhängig vom Mesoderm entstehen und die scheinbare Vermehrung der Bindegewebszellen nur auf den Druck schliessen lässt, den das rasch einwachsende Organ auf das umgebende Zwischengewebe überhaupt und besonders auf diesen Teil desselben ausübt.

Man wird deshalb die Entstehung der Falten lediglich auf Wachstumsvorgänge innerhalb des Sinnesepithels zurückführen müssen. Hier kommen nun zwei Möglichkeiten in betracht. Man kann zunächst daran denken, dass sich der Erweiterung des Blindsackes, die durch intensives gleichmässiges Wachstum der Sinneswand unaufhörlich zunimmt, schliesslich Widerstände von seiten des umgebenden Mesodermgewebes entgegenstellen, welche das seine Fläche energisch vergrössernde Sinnesepithel zur Faltenbildung zwingen. Dagegen spricht jedoch die Beschränkung der ersten Faltenanlagen auf eine bestimmte Region der Wand des Blindsackes. Es wäre unerklärlich, weshalb die Widerstände des Mesoderms gerade auf diese Partie wirken sollten und auf den anderen grösseren Teil der Sinnesplatte nicht. Es bleibt demnach nur noch eine Erklärungsmöglichkeit übrig. Die strenge Lokalisation der Faltenanlagen macht es am wahrscheinlichsten, dass selbständige Wucherungen innerhalb der Wand der Sinnesgrube zur Faltenbildung führen. Dies tritt weiterhin noch ganz besonders hervor bei der Entstehung der zweiten Reihe, die sich völlig getrennt von der ersten, ebenfalls scharf lokalisiert, entwickelt. Zwischen den beiden Faltenreihen bleibt bei sämtlichen untersuchten Stadien eine halbmondförmige Zone der Innenwand des Sinnesgrübchens glatt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Geruchsorgan der Selachier wird vor der Spaltung des Ektoderms in Sinnesschicht und Deckschicht angelegt.
2. Schon die erste Anlage ist amphirhin. Mit dem Neuroporus besteht kein Zusammenhang.
3. Für das Wachstum des Organes sind zwei Prozesse maassgebend:

- A. Die selbständige Bildung des Geruchsblindsackes durch alleinige Proliferation der die erste Plakode zusammensetzenden Zellen.
  - B. Die Beteiligung ektodermalen Epithels an der Bildung des Geruchsorganes.
  4. Ein Teil der ursprünglich als Sinnesepithel angelegten Sinneswand, die faltenfreie Aussenwand des Blindsackes, nimmt durch Umwandlungsvorgänge den Charakter undifferenzierten Ektoderms an.
  5. Eine aktive Beteiligung des Mesoderms an der Entstehung der Schneider'schen Falten ist bei dem untersuchten Material nicht nachzuweisen; sie scheinen sich vielmehr durch selbständige, lokalisierte Wachstumsvorgänge im Sinnesepithel zu bilden.
- Breslau, Dezember 1901.

Literaturverzeichnis.

1. Balfour, F. M.: A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
2. Beard: Morphological Studies IV.
The Nose and Jacobson's Organ. Zool. Jahrb. III. 1889.
3. C. K. Hoffmann: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii
Morphol. Jahrb. XXIV. 1896.
4. Holm: Some Notes on the olfactory Organ of Torpedo. Anatom.
Anz. X. 1895.
5. Kupffer: Ueber Monorhinie und Amphirhinie.
Sitzungsber. der kgl. bayr. Akad. d. Wiss. zu München. 1894.
6. Milnes Marshall: The Morphology of the Vertebrate olfactory
Organ. Quart. Journ. of micr. Science. New. Ser., Vol. 19. 1879.
7. H. E. und Fr. Ziegler: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von
Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. 39, 1892.

Verzeichnis der Figuren auf Tafel X.

- Fig. 1. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Acanthiasembryos von 3 mm Länge. (100fache Vergrößerung.) Stad. 1.
- Fig. 2. Querschnitt durch das r. Geruchsorgan des Stad. 3. (50fache Vergrößerung.)
- Fig. 3. Modell des Geruchsorganes des Stad. 3. (Maassstab: 30fache Vergrößerung.)
- Fig. 4. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Pristiurusembryos von 10 mm Länge. Stadium 4. (100fache Vergrößerung.)

- Fig. 5. Querschnitt durch den r. Geruchsblindsack des Stad. 5. (80fache Vergrößerung.)
Fig. 6. Querschnitt durch den r. Geruchsblindsack des Stad. 6. (50fache Vergrößerung.)
Fig. 7. Modell des r. Geruchsblindsackes des Stad. 6. (40-fache Vergrößerung.)
Fig. 8. Querschnitt durch den Geruchsblindsack eines *Acanthias*embryos v. Stadium 8. (50fache Vergrößerung.)
Fig. 9. Stück eines Querschnittes durch den Geruchsblindsack vom Stad. 8. (100fache Vergrößerung).

Buchstabenerklärung.

- Au.* = Auge.
auw. = Aussenwand des Blindsackes.
dw. = dorsaler Wulst.
ek. = Ektoderm.
ekb. = Einkerbungen.
gek. = zweischichtiges Ektoderm.
gr. = Geruchsgrübchen.
gp. = Geruchsplatte.
gs. = Geruchssack.
kh. = Kopfhöhle.
kn. = Knorpelkapsel.
L.A. = Lorenzinische Ampullen.
lf. = laterale Hautfalte.
lw. = lateraler Wulst.
mf. = mediale Hautfalte.
n. = Neuroporus.
rn. = Riechnerv.
sekf. = sekundäre Falten.
sf. = Schneider'sche Falten.
vh. = Vorderhirn.
vw. = ventraler Wulst.
-