AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT MARBURG A. L.

BEITRÄGE

ZUR

KENNTNIS DES KOPFES DER WIRBELTIERE.

I.

DIE ENTWICKELUNG DES PRIMORDIALCRANIUM VON LEPIDOSTEUS OSSEUS.

VON

OTTO VEIT,
MARBURG.

Mit 1 Textfigur und 20 Figuren auf den Tafeln A—E.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	97
I. Beschreibung der Einzelbefunde	99
Stadium I, <i>Lepidosteus osseus</i> 8—10 mm	99
" II, " " 10—11 "	113
" III, " " 11—12 "	121
" IV, " " 14 "	135
" V, " " 20 "	152
II. Zusammenfassung und Diskussion der Befunde	176
Theoretische Vorbemerkungen	176
Entwicklung des Primordialcranium	186
Erste Schädelanlage	186
Labyrinthregion	188
Orbitotemporalregion	195
Ethmoidalregion	197
Occipitalregion	198
Splanchnocranium	201
Hirnnerven und spinooccipitale Nerven	202
III. Zusammenfassung der Resultate. Der Kopf in seiner Entwicklung als Ganzes betrachtet	208
Tafelerklärung	219
Literaturverzeichnis	222

Einleitung.

Im Laufe der letzten Jahre bin ich in den Besitz eines grösseren, gut konservierten Materiales junger Knochenganoiden gelangt. Ich verdanke es zum Teil der Liebenswürdigkeit von Herrn Geheimrat Wiedersheim und besonders Herrn Professor Gaupp, wofür ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausdrücken möchte, zum Teil konnte ich das Material in gutem Zustande direkt aus Nordamerika beziehen. Ich beabsichtige nun den Bau und, soweit möglich, die Entwicklung des Kopfes dieser Knochenganoiden zu untersuchen. Denn unsere Kenntnisse des Kopfes der Knochenganoiden sind immer noch recht mangelhaft, was um so mehr zu bedauern ist, als wir in diesen Tieren Übergangsformen zu den Teleostiern erkennen müssen, die noch recht viele primitive Merkmale zeigen. Von neueren Arbeiten besteht nur die ausführliche Abhandlung von E. Ph. Allis (1897) über *Amia calva*, welche aber im wesentlichen sich auf den Kopf des erwachsenen Tieres beschränkt. Sonst finden sich nur wenige Arbeiten über einige Spezialfragen, aber keine neueren zusammenfassenden Beschreibungen. Von der Arbeit von W. K. Parker (1882), welche die Entwicklung und den Bau des *Lepidosteusschädels* behandelt, ist der entwicklungsgeschichtliche Teil infolge der nur sehr wenig zweckmässigen Untersuchungsmethode nur in

beschränktem Masse verwertbar, wie von vielen Seiten bei anderer Gelegenheit schon betont ist; über den Bau des Schädels des jungen Tieres konnte ich selbst (1907) einige abweichende Beobachtungen mitteilen.

Von allgemeinerem Interesse scheint mir nun eine Untersuchung der Entwicklung des Kopfes der Knochenganoiden zu sein. Die Frage der Phylogenie und die damit eng zusammenhängende Lehre von der Metamerie des Kopfes, die schon für fast gelöst angesehen werden konnte, ist durch die Untersuchungen von A. Froriep, besonders durch seine Mitteilung über die Entwicklung des Kopfes von *Torpedo* (1902), von neuem aufgerollt und bedarf dringend erneuter eingehender Untersuchung. Es wird dabei erwünscht sein, auch noch nicht in dieser Hinsicht untersuchte Formen in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen. Es scheint mir demnach der Versuch lohnenswert der Entwicklung des Kopfes der Knochenganoiden einmal genauer nachzugehen. Bevor eine solche Untersuchung aber überhaupt mit Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden kann, ist unbedingt eine genaue Kenntnis der Spätentwicklung des Kopfes und zwar besonders der Entwicklung des Primordialcranium zu erstreben, um einen festen genau bekannten Ausgangspunkt zu besitzen. Diesem mehr vorbereitenden Zweck soll die hier vorliegende Abhandlung dienen. Es ist geplant zunächst einmal die Entwicklung des Primordialcranium von *Lepidosteus osseus* zu untersuchen, selbstverständlich unter weitgehender Berücksichtigung der übrigen Organe des Kopfes. Später soll sich an diese Abhandlung die Untersuchung der ersten Entwicklung des Kopfes anschliessen.

Zweckmässigerweise zerfällt die Arbeit in zwei Abschnitte. In dem ersten Teile soll eine möglichst objektive Beschreibung der Entwicklung von Kopf und Primordialcranium von *Lepidosteus osseus* gegeben werden, ausgehend von einem Stadium,

das kurz vor der Anlage der Skeletteile steht. In dem zweiten Teile soll alsdann die kritische Besprechung der Befunde erfolgen.

I. Abschnitt.

Beschreibung der Einzelbefunde.

Stadium I. Gesamtlänge des Tieres 8—10 mm.

(Figur 1. Tafel D.)

Von diesem ersten Stadium, das der Schädelbildung kurz vorausgeht, stehen mir bisher nur wenige Querschnittserien zur Verfügung. Es soll der Entwicklungsgrad des Kopfes etwas genauer geschildert werden, um einen Ausgangspunkt für die folgenden Stadien zu gewinnen. Die Angabe der Gesamtlänge des Tieres ist zur Beurteilung des Entwicklungsgrades nur in sehr geringem Masse verwendbar, da recht erhebliche Differenzen der Gesamtlänge bei sonst gleich weit entwickelten Tieren bestehen. Zur graphischen Rekonstruktion des Medianschnittes war die Serie eines $9\frac{1}{2}$ mm langen Tieres benutzt worden, die meisten Exemplare des gleichen Entwicklungsgrades massen ungefähr 8 mm.

Ausserer Entwicklungsgrad. Das hintere Körperende ist weitgehend vom Dottersack abgehoben, sodass fast die ganze hintere Körperhälfte frei heraussteht. Ein einheitlicher medianer Flossensaum hüllt den Schwanzteil ein, eine Absetzung des Schwanzflossenbezirkes beginnt zunächst auf der ventralen Seite sich einzuleiten. Das vordere Körperende ruht fast in ganzer Ausdehnung auf dem Dottersack, nur der vorderste Teil des Kopfes hat sich abgehoben. Die Mundöffnung

ist gerade noch frei, stösst aber mit ihrer caudalen Grenze direkt an den Dottersack, sodass eine Unterkieferregion äusserlich nicht sichtbar ist. Vor dem Munde ist das Kopfende ventral und vorn von Saugnäpfen bedeckt, es endet mit stumpfer von Saugnäpfen bedeckter Spitze. Die dorsale Fläche des Kopfes erhebt sich von der Schnauzenspitze rasch, um in einer durch das Mittelhirn bedingten buckeligen Vorwölbung die grösste Höhe zu erreichen und dann nach rückwärts gegen den Rumpf abfallend ohne scharfe Grenze in ihn überzugehen.

Ventral und ein wenig rostral geht die Mittelhirnwölbung nach beiden Seiten in die dorsal vom Mund gelegenen Augenwölbungen ohne scharfe Grenze über. Das Auge wölbt hier zwar die äussere Haut zu einem diffusen Buckel vor, ist selbst aber am fixierten Objekt in einzelnen Teilen nicht zu erkennen. Von Nase und Ohr ist äusserlich nichts zu sehen. Der Kiemendeckel beginnt nach lateral und hinten auszuwachsen, die Kiemenbögen deckt er noch nicht völlig. In beträchtlichem Abstände hinter Kiemendeckel und Kiemenbögen erhebt sich jederseits seitlich vom Rumpf auf dem Dottersacke die Brustflossenfalte empor.

Kopfdarm. Durch die Mundöffnung gelangt man in den transversal geräumigen, dorsoventral abgeplatteten Kopfdarm. Anfangs über dem Dottersack dorsalwärts ansteigend, biegt er bald caudalwärts um, verjüngt sich dann beträchtlich, besonders nimmt der transversale Durchmesser rasch ab und geht hinter den letzten Kiemenbögen in einen soliden Epithelzellstrang über. Kiefer- und Zungenbeinbogen sind kaum voneinander abgegrenzt. Der Zungenbeinbogen ist zunächst nur durch den an ihm entspringenden Kiemendeckel gekennzeichnet. Die ersten drei Kiemenbögen sind angelegt, der vierte beginnt sich abzuschnüren, von dem fünften ist noch nichts zu erkennen. Die erste bleibende Kiemenspalte ist in ganzer Länge durchgebrochen, die zweite Spalte ist streckenweise noch

epithelial verklebt, die dritte Spalte erst an wenigen Stellen geöffnet. Die Kiemenbögen und Kiemenspalten liegen ventral unter der Ohrblase. Die ersten Anzeichen eines Auswachsens von Kiemenanhängen sind am ersten Bogen zu erkennen. Vor der ersten bleibenden Spalte ist an der Grenze von seitlicher und dorsaler Darmwand als Anlage des Spritzlochkanales (Fig. 1, Spr.) ein solider Zellzapfen nachzuweisen, der von dem Epithel der Schlundhöhle ausgehend in dorsolateraler Richtung bis an die äussere Haut zieht. In dem Zellzapfen sind an einer kleinen Stelle die Zellen auseinander gewichen, sodass ein nicht mit dem Kopfdarm kommunizierender Spaltraum entsteht. Der Zellstrang liegt in der Höhe der vorderen Kuppe der Ohrblase; an der Stelle, wo er von dem Schlundepithel ausgeht, ist die Wand des Kopfdarmes zu einer flachen Grube eingezogen. Die äussere Haut wird von dem Zellstrang fast berührt, sie spannt sich unverändert über die Stelle hinweg. Nach den Untersuchungen von Fr. W. Müller (1897) ist der Epithelzellstrang als Spritzlochanlage anzusprechen.

Gehirn. (Fig. 1.) Die einzelnen Hirnbezirke sind deutlich zu unterscheiden. Das Rückenmark geht allmählich unter Zunahme des Höhen- und Breitendurchmessers unter Verdünnung und Verbreiterung des Daches in das Nachhirn über. Es entsteht so ein typisches Rautenhirn. Die Kleinhirnanlage besteht aus kleinen paarigen Platten, die am rostralen Ende des Hinterhirndaches gelegen in den Ventrikelraum vorspringen. Die Kleinhirnanlagen sind durch eine mediane Furche getrennt, in deren Bereich das Hinterhirndach ependymatös ist. Rostralwärts gehen die Anlagen in die aufgebogene Vorderwand des Hinterhirnes über. Die Seitenteile des Hinterhirnes schieben sich unter das Mittelhirn als seitliche Buckel vor, während der mittlere Teil sich in das Mittelhirn fortsetzt. Beim Übergange von Hinterhirn in Mittelhirn ist in den medianen Partien der Boden des Hinterhirnes fast rechtwinkelig aufgebogen,

während das Dach diese Umbiegung nach dorsal nicht nur nicht mitmacht, sondern noch durch das überlagernde Mittelhirn etwas eingedrückt ist. Der Ventrikelraum des Hinterhirnes ist sehr geräumig, da in den hinteren Partien nur Seitenwand und Boden, im vorderen Gebiete nur der Boden und im Dach die Kleinhirnanlage als nervöse Hirnwand differenziert sind, im übrigen die Hirnwand dagegen aus dünner Ependymmembran besteht. An der Stelle des Überganges zum Mittelhirn ist durch das Aufbiegen der Bodenplatte und das Einsinken des Daches der Ventrikelraum plötzlich erheblich verengt.

Das sich anschliessende Mittelhirn ist ein nicht sehr grosser Hirnabschnitt. Es ist stark nach ventral gegen das Hinterhirn gekrümmt, sodass die Bodenplatte des Mittelhirnes fast direkt der Vorderwand des Hinterhirnes anliegt. Das Mittelhirndach buchtet sich nach rückwärts über das Hinterhirn, dieses überlagernd und eindrückend, aus. Dieser Teil des Mittelhirnes ist der am meisten dorsal gelegene Punkt des ganzen Gehirnes; er bildet den Scheitelpunkt des Mittelhirnhöckers. Durch die Ausdehnung des Mittelhirndaches nach rückwärts über das Hinterhirn und die daraus folgende Einstülpung des Hinterhirndaches wird an der Grenze von Hinterhirn und Mittelhirn eine in den Ventrikelraum vorspringende quere Falte des Hirndaches erzeugt. Das Dach des Mittelhirnes fällt vom Scheitelpunkt nach rostral rasch ab, entsprechend der ventralen Krümmung des ganzen Gebietes. Die Seitenteile des Mittelhirnes hängen lateral über und ruhen auf den vorgebuchteten Seitenteilen des Hinterhirnes, davor sich noch über den hinteren Teil der Augenanlage wegschiebend. Der Ventrikelraum des Mittelhirnes ist geräumig, besonders in transversaler Richtung durch das Ausladen der Seitenpartien. Die Wand ist überall von mässiger, ziemlich gleicher Dicke, reine Ependymbezirke existieren nicht.

Ventral geht das Mittelhirn in das Vorderhirn über. Der

Übergang erfolgt am Boden des Mittelhirnes allmählich, am Dach ist er ein plötzlicher. Hier stülpt sich direkt vor dem Mittelhirn die Epiphyse aus. Diese ist in diesem Stadium eine einfache Ausstülpung mit etwas verbreitertem Ende; das Lumen ist eng, die Wand besteht aus cylindrischen Zellen. Vor der Epiphyse ist das Dach des Vorderhirnes zunächst nur median, dann auch in den Seitenteilen der Dachplatte rein ependymatös. Es ist vor der Epiphyse zunächst ein klein wenig vorgebuchtet, biegt dann scharf nach ventral ab, um die Lamina terminalis zu erreichen. Von einer Anlage des Saccus dorsalis, Paraphyse und Velum transversum findet sich noch nichts.

Die Bodenplatte des Vorderhirnes ist etwas komplizierter gestaltet. Als direkte Fortsetzung des Mittelhirnbodens biegt sie zunächst noch weiter caudalwärts um und liegt damit unter dem Boden des Hinterhirnes; dann wendet sie sich nach ventral, weiterhin nach ventral und rostral. Hier stösst die Bodenplatte fast bis zur Berührung an das Epithel des Mundhöhlendaches. Hinten an diesem schräg von dorsocaudal nach ventro-rostral verlaufendem Teil liegt die Hypophyse dem Hirnboden direkt an. Damit erweist sich die grosse nach ventral und caudal gerichtete Ausbuchtung des Vorderhirnes als Infundibulum. Die Hypophyse ist ein solider scharf abgegrenzter Zellhaufen, der ohne irgendwelches dazwischen liegendes Gewebe einerseits dem Infundibulum, anderseits dem Epithel des Mundhöhlendaches anliegt, aber von beiden Epithellagen scharf abgegrenzt ist. Im Bereich der Anlagerung der Hypophyse ist der Boden des Infundibulum median etwas verdünnt. Die Hirnbodenplatte läuft zunächst direkt nach vorn weiter, biegt dann in zwei Absätzen nach dorsal empor, um in die Lamina terminalis übergehend, sich mit dem Ependym des Daches verbindend das Hirn rostral abzuschliessen. Vor dem Infundibulum ist die Bodenplatte erheblich gegen den Ventrikelraum verdickt, verdünnt sich dann rasch wieder — Recessus praecopticus —

und geht schliesslich in die wieder etwas verdickte Vorderwand des Recessus praeopticus, weiterhin in die Lamina terminalis über. Durch eine Einkerbung zwischen Vorderwand des Recessus praeopticus und Lamina terminalis setzt sich der Recessus praeopticus vom Vorderhirnende scharf ab und er wie das Infundibulum erscheinen somit als Ausbuchtung des Vorderhirnes nach ventral und caudal.

Während das Vorderhirndach demnach ausserordentlich kurz ist und zudem in dem Gebiete vor der Epiphyse zu einer Ependymplatte verdünnt erscheint, ist die Bodenplatte durch die Ausbuchtung des Recessus praeopticus nach ventral, des Infundibulum nach ventrocaudal erheblich verlängert, zwischen Recessus praeopticus und Infundibulum stark verdickt, an der Vorderwand des Recessus praeopticus sowie der Hinterwand des Infundibulum ein wenig verdünnt.

Die Seitenteile des Vorderhirnes sind relativ dick, sodass der Ventrikelraum in transversaler Richtung eingeengt, in sagittaler Richtung erheblich ausgedehnt ist. Entsprechend dem ependymatösen Dachbezirke des vordersten Teiles verbreitert sich der Ventrikel hier in der dorsalen Hälfte.

Hirnnerven und Sinnesorgane. Der Nasensack liegt seitlich neben dem Vorderhirn. Er ist von der basalen Zellenlage der zweischichtigen Epidermis nach innen gewuchert, ohne dass die oberflächliche Zellage dadurch irgendwelche Veränderungen zeigt; diese verläuft vielmehr unverändert über die Anlage des Nasensackes weg, sodass auch äusserlich nichts davon zu erkennen war. Im Innern der Organanlage findet sich ein kleiner Hohlraum, um welchen die Zellen radiär angeordnet sind. Mehrere kurze Nervenfaserbündel (Fig. 1, Ol.) verbinden die dorsalen Partien der medialen Wand des Organes mit den Seitenteilen des Vorderhirnes.

Das Auge liegt seitlich dem Recessus praeopticus und Infundibulum an; der hintere Pol des Auges schiebt sich neben

resp. unter die seitlich vorgebuchteten Partien des Hinterhirnes, der vordere Pol reicht noch gerade über das Hinterende des Nasensackes nach vorn. Das Auge befindet sich im Stadium des Augenbeckers mit weiter von Opticusstiel bis an den Becher-
rand durchschneidender Augenbeckerspalte. Die Linse ist ein Bläschen mit verdickter medialer Wand, von der die Linsenfasern auszuwachsen beginnen. Das Auge wölbt die äussere Haut zu einem äusserlich erkennbaren Buckel vor, ist aber überall durch eine dünne Mesenchymlage von dem Oberflächenepithel getrennt. Dieses letztere zieht unverändert über das Auge hin. Der Opticus (Fig. 1, Opt.) ist hohl, die Bildung von Sehnervenfasern hat noch nicht begonnen. Der Augenblasenstiel, als welcher der Opticus demnach jetzt noch zu bezeichnen ist, geht hinter dem Recessus praecopticus aus der verdickten Partie der Vorderhirnbodenplatte hervor. Er hat nur einen kurzen Verlauf und zwar von der Hirnbasis etwas ansteigend nach lateral und caudal zum Augenbecher.

Der Oculomotorius (Fig. 1, Ocm.) entspringt ventral aus dem Mittelhirne nahe der Medianebene kurz vor der Grenze von Mittel- und Hinterhirn. Der Nerv verläuft in einem nach vorn leicht convexen Bogen nach ventral und lateral. Es liegt hier zwischen hinterem Teil der Augenblase und Hirn eine grosse von flachkubischem Epithel ausgekleidete Höhle des Mesoderms, welche wohl als Rest der Mesodermhöhle zu betrachten ist, die van Wijhe (1883) bei Selachiern als ersten Somiten beschrieben hat. Aus der lateralen Wand dieser Mesodermhöhle wuchern Mesenchymzellen hervor, welche sich als geschlossene Züge eine kurze Strecke nach dorsolateral, rostral und ventrolateral am Augenbecher entlang verfolgen lassen. Der Oculomotorius ist bis an die dorsale Wand der Mesodermhöhle zu verfolgen. Die oben erwähnten Züge von Mesenchymzellen dürften als die ersten Anlagen der Muskeln des Oculomotoriusgebietes anzusprechen sein.

Der *Trochlearis* ist nicht mit Sicherheit aufzufinden. Dorsal auf der hinteren Kuppe des Augenbechers liegt lateral von dem peripheren Ende des *Ophthalmicus profundus* ein kurzer Zellstrang, welcher dieser Lage wegen als Anlage des *Musculus obliquus superior* (Fig. 1, Ob. s.) anzusprechen wäre. Gegen Hirn und Augenbecher ist dieser kurze Strang nicht weiter zu verfolgen.

Ophthalmicus profundus (*Trigeminus I* der Autoren) (Fig. 1, Oph. pr.). Dorsomedial auf dem hinteren Teil des Augenbechers, lateral den *Oculomotorius* kreuzend, liegt ein Ganglienzellhaufen, der durch kurze feine Fäden mit den schon des öfteren erwähnten vorgebuchteten Seitenteilen des Hinterhirnes verbunden ist. Periphere Ausläufer waren nicht festzustellen.

Der *Abducens* ist auch nicht mit Sicherheit festzustellen. Medial neben dem Ganglion des *Trigeminus*, ventral vom Hinterhirn liegt ein Zellstrang hinter dem Augenbecher, welcher beim Vergleich mit späteren Stadien als Anlage des *Musculus rectus lateralis* (Fig. 1, R. l.) gedeutet werden muss. Gegen das Hirn auslaufende Teile, welche als *Abducens* anzusprechen wären, lassen sich nicht feststellen.

Der *Trigeminofacialiskomplex* gliedert sich schon in diesem Stadium in der für *Lepidosteus* charakteristischen Weise in *Trigeminus*, *Facialis* und *Ophthalmicus lateralis*. Letzterer Nervenstamm, dem *Ophthalmicus superficialis facialis*, *Buccalis facialis* und *Oticus facialis* entsprechend, ist von dem eigentlichen *Facialis* abzutrennen.

Der *Trigeminus* (Fig. 1, Tri.) entspringt mit zwei nebeneinander gelegenen Wurzeln ventral aus den Seitenteilen der Hinterhirnbasis in einiger Entfernung caudal hinter dem *Ophthalmicus profundus*. Die beiden kurzen Wurzeln vereinigen sich sofort und gehen in ein Ganglion über, das ventral unter dem Hirne, caudal hinter dem Augen-

becher gelegen ist. Aus dem Ganglion geht ein Nervenstamm hervor, welcher ventralwärts hinter und unter dem Auge herumzieht. Nun teilt sich der Nerv in zwei Äste, deren einer, der Ramus maxillaris, ventral unter dem Auge noch eine Strecke weit verfolgt werden kann, während der andere, Ramus mandibularis, nach abwärts um die Mundhöhle herum zu verfolgen ist, bis an einen dichten Mesenchymzellhaufen heran, der als Zellplatte in der lateralen Mundhöhlenwand liegt. Irgendwelche Anlagerungen an die Epidermis finden sich bei dem Trigeminus und seinen Ästen nicht. An einigen Serien aus dieser Entwicklungsperiode war ein kurzer Stumpf zu beobachten, der aus dem Ganglion trigemini hinter dem Auge etwas dorsalwärts anstieg; dieser Ast muss als Ophthalmicus superficialis trigemini gedeutet werden.

Der Facialis (Fig. 1, Fac.) entspringt beträchtlich weiter caudal aus den Seitenteilen des Hinterhirnes medial von der Ohrblase; er schwillt sogleich zu einem länglichen Ganglion an, welches dem weiter unten zu beschreibenden Ganglion des Ophthalmicus lateralis ventral dicht anliegt und medioventral von der Ohrblase rostralwärts sich ausdehnt. Hier stösst das Ganglion in der Gegend der Spritzlochanlage an der Wurzel des Zungenbeinbogens resp. Kiemendeckel auf die nach innen vorspringende verdickte Epidermis. Dieser Epidermismasse legt sich der Facialis mit seinem rostralen und ventralen Ganglionrand innig an und ist nicht scharf mehr abzusondern. Hier entspringt ein Nervenast, der caudal um die Spritzlochanlage herum eine Strecke ventralwärts in den Zungenbeinbogen zu verfolgen ist bis an eine dort gelagerte Mesenchymplatte, welche die Anlage der Muskulatur repräsentiert. Einen zweiten ganglionzellhaltigen Fortsatz entsendet der Facialis von seiner Verschmelzungsstelle mit der Epidermis ein kurzes Stück nach rostral.

Der Ophthalmicus lateralis (Fig. 1, Oph.l.) ent-

springt etwas mehr dorsal direkt vor dem Facialis. Er geht sogleich in ein grosses Ganglion über, welches dicht dem Facialisganglion aufliegt. Das Ganglion erstreckt sich, anfangs noch medioventral an der Ohrblase gelegen, nach vorn und zieht sich dorsalwärts vor der Ohrblase ansteigend in einen Strang aus, der an einer Seitenorgananlage der Epidermis endet; hier liegt das Ganglion und sein Ausläufer lateral den Seitenteilen des Hinterhirnes an, in der Höhe des dorsalen Randes des Augenbechers, aber in einigem Abstand hinter diesem. Aus dem Ganglion geht ein Zellstrang vor der Spritzlochanlage eine kurze Strecke ventralwärts, ebenfalls an einer Seitenorgananlage der Epidermis endend. Dieser ventrale Ausläufer des Ganglion ophthalmici lateralis entspricht dem Buccalis facialis, besser als Infraorbitalis lateralis bezeichnet, der dorsale Ausläufer repräsentiert den Ophthalmicus superficialis, als Supraorbitalis lateralis zu bezeichnen.

Der Acusticus (Fig. 1, Ac.) entspringt hart vor und zum Teil noch ventral unter dem Ophthalmicus lateralis aus dem Hinterhirn; er läuft dann über und um die Wurzel dieses Nerven hinweg zwischen den Ganglien des Ophthalmicus lateralis und Facialis hindurch und geht sogleich in sein eigenes grosses Ganglion über. Dadurch, dass zwischen den ohnehin dicht aneinander gelegenen Ganglien des Ophthalmicus lateralis und Facialis sich der Acusticus mit seiner Wurzel und dem Ganglionanfang einschleibt, kommt es hier zu einer innigen Durchflechtung von Nervenfasern und Ganglienteilen, die das Analysieren dieser Faser- und Zellmassen sehr erschwert. So kann ich auch nicht mit absoluter Sicherheit verneinen, dass nicht doch einige Fasern vom hinteren Teil des Ganglion ophthalmicum laterale zum hinteren Teil des Ganglion faciale ziehen, sodass ein Übertritt von Ophthalmicus-lateralis-Fasern zum Zungenbeinbogensnerv des Facialis nicht völlig auszuschliessen ist. Sonst war allerdings die Trennung der verschiedenen Be-

standteile des Faser- und Ganglienhaufens mit Sicherheit durchzuführen. Das Ganglion acusticum erstreckt sich caudalwärts, der medialen und ventralen Wand der Ohrblase direkt angelagert. Die Ohrblase liegt als grosse einfache Blase neben dem Hinterhirn. Die vordere nach dorsal gerichtete Kuppe erstreckt sich bis in die Höhe der Spritzlochanlage, der Hauptteil der Ohrblase liegt über den Kiemenbögen. Die Wurzeln des Ophthalmicus lateralis, Facialis und Acusticus finden sich medial neben der Ohrblase. An der medioventralen Wand ist die erste Absetzung des Sacculus angedeutet. Von Bogengangbildungen ist noch nichts zu erkennen, ein Ductus endolymphaticus fehlt. Die dorsale Wand der Ohrblase wird grösstenteils von abgeplatteten Zellen gebildet, sonst finden sich überall Zylinderzellen, die in dem Gebiet der Sacculusanlage besonders hoch sind.

Der Glossopharyngeus (Fig. 1, Gl.) entspringt lateral aus dem Hinterhirn dicht hinter der caudalen Kuppe der Ohrblase. Um diese Kuppe herum, ihr direkt anliegend, verläuft der Nerv nach ventral und vorn und bildet ein kleines Ganglion, welches ventral von der Ohrblase liegt. Ein kurzer Stumpf ist nach vorn bis an die Basis der Kiemendeckelfalte zu verfolgen; hier endet er lateral neben der Ohrblase an einer gegen die Unterlage vorspringenden Verdickung der Epidermis. Ein zweiter Ausläufer des Ganglion geht nach dem dorsalen Ende des ersten Kiemenbogens, ebenfalls an eine gegen die Tiefe verdickte Partie der Epidermis herantretend. Der Nerv ist von hier noch eine kurze Strecke in den ersten Kiemenbogen zu verfolgen.

Der Vagus (Fig. 1, Va.) entspringt mit zwei Wurzeln; die rostrale Wurzel kommt in der direkten Fortsetzung des Glossopharyngeus aus dem Hinterhirn und läuft als starker Stamm nach ventral und caudal. Die hintere Wurzel entspringt mit einer grösseren Zahl von Wurzelfäden, die bei ihrem Ursprung nicht

immer völlig gegeneinander abzugrenzen sind, in nach caudal etwas ansteigender Linie aus langer Zone der Hinterhirnwand. Die Wurzelfäden werden von einem von dorsocaudal nach ventro-rostral verlaufenden Nervenstamm aufgenommen, der nach dem Eintritt des vordersten dieser Wurzelfäden ventralwärts umbiegt. Die vordere und hintere Vaguswurzel vereinigen sich lateral und ventral vom Hirn zu einem Stamme, der in ein grosses Ganglion übergeht, welches über den dorsalen Enden der Kiemenbögen gelegen ist und hier sich innig mit der nach innen verdickt vorspringenden Epidermis verbindet. Von Ästen ist nur der nach caudal in der Fortsetzung des Ganglion vagi gelegene Nervus lateralis vagi aufzufinden, der eine kurze Strecke unter der Epidermis entlang zu verfolgen ist.

Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfes. Bei der Beschreibung der Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfbereiches kann ich mich kurz fassen und auf die ausführliche Darstellung von K. E. Schreiner (1902) verweisen. Die ersten Spinalnerven (Fig. 1, III, IV.) finden sich ventral unter den letzten Wurzelfäden des Vagus noch im Gebiete des Hinterhirnes. Es sind zwei in geringem Abstände hintereinander gelegene ventrale Nervenwurzeln, die rostrale ein sehr feines Fädchen, die caudale ein kräftiger Nervenstamm. Die Nerven treten nach lateral an die Myotome heran. Dorsal oberhalb des letzten Wurzelfadens der hinteren Vaguswurzel liegt neben dem Hirn ein unscharf begrenzter kleiner Haufen epithelialer Zellen. Seine Lage würde der eines Spinalganglion entsprechen, welches der zweiten ventralen Wurzel zuzurechnen wäre. Die beiden ventralen Wurzeln sind die Nerven des III. und IV. Myotomes von Schreiner (1902) und sollen auch, um Vergleiche zu erleichtern, nach ihm als Nervus III^v und IV^v bezeichnet werden. Da nach Schreiner zu seinem Nervus ventralis IV ein Ganglion spinale gehört, welches frühzeitig wieder verschwindet, ist der oben erwähnte Zellhaufen wohl als Ganglion-

rest zu deuten. Nun folgen in regelmässigen Abständen zweiwurzelige Spinalnerven (Fig. 1, V—X.), welche nach lateral zu den Myotomen herüberlaufen. Die ersten drei dieser Nerven, der 3.—5. der Gesamtreihe, entspringen noch aus dem Grenzgebiete von Hirn und Rückenmark. Der Rückenmarkskanal beginnt in dieser Region sich zum Hinterhirnventrikel zu erweitern, das Dach ist schon abgeplattet. Dadurch sind die dorsalen Wurzeln etwas länger ausgezogen. Die Nerven entsprechen den Nerven des V.—VII. Myotomes nach Schreiner. Der Nervus IV^V und die folgenden zweiwurzeli gen Nerven sind durch im wesentlichen gleich grosse Abstände getrennt; der Nervus III^V liegt erheblich näher an IV^V.

Die Reihe der Myotome (Fig. 1, rote Linien) reicht cranial bis über die ganze caudale Wurzel des Vagus. Bis vor den Nerven V sind die Myotome in typischer Weise entwickelt; sie liegen mit ihren verbreiterten Basen neben der Chorda und reichen mit ihren gegen den dorsalen Rand verjüngten Platten lateral neben dem Centralnervensystem bis fast zur Mediane herauf. Die trennenden Septa intermuscularia haften der Chordascheide lateral an, sie sind schräg nach lateral und caudal gerichtet. Rostral von dem Septum vor dem Myotom des Nervus V sind keine durchgehenden Scheidewände in der Myotomreihe aufzufinden; nur ventral vor dem Nervus III^V ist noch das basale Stück eines Septum intermusculare zu erkennen. Es mag dieses Fehlen von Scheidewänden in dem cranialen Teile der Myotomreihe nur scheinbar sein, da in transversalen Serien die Septen überhaupt schwer festzustellen sind, horizontale Serien mir aber bisher nicht zur Verfügung stehen. Jedenfalls müssen etwa vorhandene Septa intermuscularia, die in nur wenig jüngeren Stadien von Schreiner noch gefunden wurden, erheblich reduziert sein, da sie sonst auch in Transversalserien der Beobachtung sich nicht entzogen hätten. Nervus IV^V und die folgenden Nerven treten je an ein einzelnes Myotom heran.

Nervus III^v verbindet sich dorsal von dem vordersten Myoseptum mit der Myotomplatte. Die vordere nicht mehr in einzelne Abschnitte zerlegbare Myotomplatte, welche den Myotomen II und III von Schreiner entspricht, schiebt sich medial vom Ganglion vagi über die caudale Wurzel des Vagus, welche mit ihrem Wurzelfasergebiet medial verbleibt, und endet dorsal von dem vordersten Ursprungsfaden dieser Vaguswurzel.

In der ganzen Myotomreihe sind Muskelfasern gebildet. Dass die vorderste nicht mehr von Nerven versorgte Platte ein vergängliches Gebilde darstellt, findet sich deutlich darin ausgeprägt, dass hier eine Auflösung der Muskulatur in Mesenchymgewebe stattfindet. Das Myotom I von Schreiner, welches er als ventral vom Vagus gelegen und keine Muskelfasern bildend beschreibt, war von mir in diesem Stadium nicht mehr aufzufinden.

Skelet. Die Chorda dorsalis ist in diesem Stadium das einzige nachweisbare Skeletelement. Sie liegt an Hirn- resp. Rückenmarksbasis und reicht cranial bis an das Infundibulum, dessen hintere Wand durch die Chordaspitze etwas eingedrückt wird. Die Chorda hat einen recht erheblichen Dickendurchmesser, sie ist umfangreicher als das ihr aufliegende Rückenmark und verjüngt sich cranialwärts nur sehr langsam; erst von der Höhe der Ohrblase an nimmt sie rasch an Umfang ab und endet an der Hinterwand des Infundibulum mit stumpfer Spitze. In das Mittelhirnpolster steigt die Chorda nicht herauf. Das Bindegewebe, welches die Organe des Kopfes umgibt, zeigt im allgemeinen den Charakter des lockeren embryonalen Mesenchymgewebes. Die Septa intermuscularia besitzen etwas mehr faserige Struktur. Das parachordale Gewebe besteht im Bereiche der Kopfchorda aus verästelten Mesenchymzellen, die in grösseren Abständen liegen als im übrigen Bindegewebe. Irgendwelche sichere Anzeichen beginnender Verknorpelung sind noch nicht zu erkennen. Das Bindegewebe der Kiefer-

und Kiemenbögen zeigt einen etwas abweichenden Charakter. Hier liegen die rundlichen Mesenchymzellen in dichten Haufen beieinander, den ganzen verfügbaren Raum ausfüllend. Abgesetzte Anhäufungen in bestimmten Gebieten, welche als Vorboten von Skeletstücken angesehen werden könnten, finden sich nirgends.

Stadium II. Gesamtlänge des Tieres 10—11 mm.

(Fig 2, Tafel D, Fig. 3—5, Tafel A.)

Der äussere Entwicklungsgrad ist noch nicht viel weiter fortgeschritten. Der Vorderkopf hat sich mehr vom Dottersack abgehoben, sodass hinter der Mundöffnung ein Teil der Unterkieferregion sichtbar geworden ist. Mittelhirnhöcker und Augenbuckel sind stark ausgeprägt, das Auge mit Linse schimmert durch die Haut erkennbar durch. Die Höhle des Nasensackes ist nach aussen durchgebrochen, das Nasenloch liegt lateral am Vorderkopfe kurz vor den Augen, es liegt der Dorsalfläche des Kopfes näher als der Ventralfläche. Der Kiemendeckel ist stärker caudalwärts ausgewachsen, er deckt aber die Kiemenanhänge nicht völlig, die sich zwischen ihm und dem Rumpf hervordrängen. Die Brustflossenfalten sind an den Kiemendeckel scheinbar näher herangerückt.

Der Kopfdarm zeigt im wesentlichen die gleichen Charaktere wie im vorigen Stadium. Der Zungenbeinhogen ist noch kaum vom Kieferbogen abgesetzt. Die vier ersten Kiemenbögen sind länger ausgewachsen. Die Spalten verhalten sich noch wie vorher. Die Kiemenanhänge des ersten Bogens sind länger geworden, sie beginnen am zweiten und auch schon am dritten Bogen sich zu entwickeln. Die Kiemenanhänge drängen sich zwischen Kiemendeckel und Rumpf hervor. Die Spritzlochanlage ist im ganzen etwas massiger geworden, im Innern ist zwischen den Zellen ein sehr feiner Spaltraum in grösserer

Ausdehnung aufgetreten. Die dorsale Wand des Kopfdarmes hat sich in den Zellzapfen etwas tiefer eingestülpt.

Das Gehirn (Fig. 2—5) ist in den rostralen Partien länger ausgewachsen. Die Mittelhirnbeuge ist um ein Weniges geringer geworden, sodass auch das Infundibulum nicht mehr ventral der Hinterhirnbodenplatte anliegt, die Hypophyse nicht mehr ventrocaudal, sondern rein ventral vom Infundibulum sich findet. Die ependymatöse Dachplatte des Vorderhirnes rostral von der Epiphyse buchtet sich an beiden Seiten nach lateral und caudal etwas vor. Im Dach des Vorderhirnes ist rostral vor der Ependymplatte eine knopfförmige mediane Verdickung zu erkennen, die erste Anlage der Paraphyse. Das Mittelhirn hat sich caudalwärts auf das Hinterhirn weiter herauf geschoben.

Hirnnerven und Sinnesorgane.

Der Nasensack liegt jetzt ausgesprochen neben dem rostralen Ende des Vorderhirnes. Die kleine Nasenhöhle ist nach aussen durchgebrochen.

Das Auge hat an Grösse zugenommen, es liegt im wesentlichen wie vorher, dorsal reicht es etwas weiter am Hirn herauf. Der rostrale Pol schiebt sich nicht mehr über den Nasensack, da dieser selbst sich rostralwärts vorgeschoben hat. Es beginnt die Differenzierung der einzelnen Retinaschichten einzusetzen. Die Augenbecherspalte ist bis auf einen kleinen Rest am Opticuseintritt geschlossen¹⁾. In den Opticus setzt sich der Hirnventrikel noch etwas fort; am Eintritt in das Auge, welches nach kurzem laterocaudalem Verlaufe bald erreicht wird, ist der Opticus schon völlig solide.

An dem Gehörorgane lässt sich das Auswachsen der Bogengänge in Form taschenförmiger Ausstülpungen deutlich

¹⁾ In der graphischen Rekonstruktion (Fig. 2.) ist die Augenbecherspalte offen gezeichnet, da grade ein Sagittalschnitt mit dem Opticuseintritt in der Projektion gezeichnet ist.

erkennen; der Sacculus ist jetzt deutlicher abgesetzt. An der medialen Wand des Utriculusteiles ist ein kurzer kanalförmiger Recessus superior ausgesprosst.

Die Differenzierung der übrigen Hirnnerven ist weiter fortgeschritten. Es soll hier nur kurz das Wichtigste hervorgehoben werden.

Der Oculomotorius (Fig. 2, Ocm., Fig. 3) ist jetzt bis an den ventralen Umfang des Auges herabgewachsen. Die im vorigen Stadium erwähnte Mesodermhöhle, aus deren Wandung die Augenmuskelanlagen hervorzusplassen begannen, ist verschwunden. Die Muskelanlagen haben sich in zwei Portionen getrennt. Eine dorsale Partie (Fig. 2, R.s.), von dem kurzen Ramus superior oculomotorii versorgt, liegt als dichter dorsalwärts ansteigender Zellstrang medial am hinteren Abschnitt des Auges. Die ventrale Partie (Fig. 2, R.m., R.i., Ob.i.), von dem längeren Ramus inferior oculomotorii versorgt, liegt am ventralen und medialen Umfange des Auges. Die dorsale Muskelanlage bildet später den Rectus superior, die ventrale die drei anderen vom Oculomotorius innervierten Augenmuskeln. Von caudal nimmt der Ramus inferior eine Anastomose des Ophthalmicus profundus auf. Ganglienzellen sind im Oculomotorius nicht zu finden.

Der Trochlearis konnte noch nicht aufgefunden werden. Die Anlage des Obliquus superior (Fig. 2, Ob.s.) liegt als kompakter Zellstrang dorsomedial über dem Bulbus.

Der Ophthalmicus profundus (Fig. 2, Oph.pr., Fig. 5) ist von seinem Ganglion ansteigend und mediodorsal am Auge hinwegziehend weit rostralwärts zu verfolgen. An der Stelle, wo der Ramus inferior oculomotorii von dorsomedial schräg vor dem Ganglion ophthalmici profundi entlang läuft, geht eine Anastomose vom Ganglion an den Oculomotorius von rückwärts heran.

Der *Abducens* konnte nicht sicher festgestellt werden. Die Anlage des *Rectus lateralis* (Fig. 2, R.l.) kreuzt als dichter, gut abgesetzter Zellstrang das Ganglion trigemini an dessen Ventralseite und ist bis an den hinteren Bulbuspol zu verfolgen.

Am *Trigeminus* (Fig. 2, Tri.) sind jetzt drei Äste weit zu verfolgen. Der *Ophthalmicus superficialis* steigt dorsalwärts an und läuft dann neben dem *Ophthalmicus profundus* rostralwärts am Auge vorbei. Der *Truncus maxillomandibularis* läuft ventralwärts und teilt sich bald in den *Ramus maxillaris* und *mandibularis*, welche in das Oberkiefer- und Unterkiefergebiet eintreten und dort besonders an die Muskelanlagen sich anlegen.

Aus dem *Facialisganglion*, welches verdickten Epidermisbezirken nicht mehr angelagert ist, geht zunächst caudal um die Spritzlochanlage herum der *Truncus hyoideomandibularis* hervor. Zum Zungenbeinbogen geht hieraus nach abwärts der *Ramus hyoideus* (Fig. 2, Hy.f.) hervor, um die Spritzlochanlage rostralwärts läuft der *Ramus mandibularis facialis* (Fig. 2, Mand.f.), welcher die Sinnesorgane des Mandibularkanales versorgt. Das *Facialisganglion* liegt dann weiterhin der Spritzlochanlage direkt auf und entsendet hier einen kurzen Ast nach lateral an die dorsalen Muskelanlagen des Zungenbeinbogens. Aus dem rostralen Teil des Ganglion faciale geht der *Ramus palatinus* (Fig. 2, Pa.f.) ventralwärts hervor, welcher in der Schleimhaut des Mundhöhlendaches rostralwärts weithin verfolgt werden kann. Das rostrale Ganglionende stösst an den *Truncus maxillomandibularis trigemini*, ohne dass hier ein Übergang von Fasern aus dem *Facialis* in das *Trigeminusgebiet* sicher nachzuweisen wäre.

Aus dem Ganglion *ophthalmici lateralis* sind der *Ramus supraorbitalis* und *infraorbitalis* (Fig. 2, Su. orb., In. orb.) als lange Äste ausgewachsen; sie versorgen die Sinnesorgane der gleichnamigen Seitenkanäle. Ein kurzer Ast geht als *Ramus*

oticus (Fig. 2, Ot.) an ein Stück des Seitenkanales hinter dem Auge.

Aus dem Ganglion des *Glossopharyngeus* (Fig. 2, Gl., Fig. 5) entspringt ein kurzer *Ramus dorsalis* (Fig. 2, D.gl.), der zu den Sinnesorganen des Seitenkanales in dieser Region tritt; ein *Ramus posttrematicus* (Fig. 2, Po.gl.) verläuft abwärts in den ersten Kiemenbogen; ein rostraler Ast kann bis an die Basis des Zungenbeinbogens verfolgt werden und ist wohl als Anlage des *Ramus pharyngeus* anzusprechen. Die rostrale Partie des Ganglion und der rostrale Ast liegen direkt dem Epithel der Branchialhöhle an, sind aber nirgends mit ihm verschmolzen.

Aus dem Ganglion *vagi* (Fig. 2, Va., Fig. 5), das durch den Zusammentritt der vorderen und der Ganglienzellen enthaltenden hinteren Wurzeln entsteht, geht nach rückwärts der mächtige an Ganglionzellen reiche *Lateralis vagi* (Fig. 2, Lat.va.) hervor, welcher die Sinnesorgane des Rumpfseitenkanales versorgt. Vor dem *Lateralis vagi* senkt sich das Ganglion nach ventral und lateral und ist hier eine kurze Strecke mit der verdickten Epidermis verschmolzen. Ein *Ramus dorsalis* (Fig. 2, D.va.) geht zu den hier gelegenen Teilen des Seitenkanales. In den zweiten Kiemenbogen ist ein Vagusast abwärts zu verfolgen. Ein rostraler Ganglionausläufer endet am dorsalen Ende des ersten Kiemenbogens, der Epidermis dicht angelagert. Besonders erwähnenswert ist, dass der ganze Vagusstamm die Tendenz zeigt, sich caudalwärts zu verschieben, was aus der Richtung der vorderen Wurzel leicht zu ersehen ist, die jetzt schärfer von dorsorostral nach ventrocaudal verläuft.

Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfes.
Ventral unter dem Vagus findet sich jetzt nur eine ventrale spinale Nervenwurzel, welche, wie weiter unten sich so gleich ergeben wird, dem Nervus IV^v des vorigen Stadiums

entspricht. Dann folgt die Reihe der typisch zweiwurzeligen Spinalnerven, deren dorsale Wurzeln, soweit sie noch aus dem Grenzgebiete von Hirn und Rückenmark entspringen, in die Länge ausgezogen sind. Am Nervus VI--VIII sind jetzt Äste nachzuweisen, die an die Muskelanlagen der Brustflosse herantreten. Die caudale Vaguswurzel reicht mit ihrem letzten Ursprungsfaden bis zur Berührung an die dorsale Wurzel des Nervus V heran. Bei Vergleichen der Rekonstruktionsfiguren des I. und II. Stadiums erscheinen die spinalen Nerven geradezu von rostral her etwas zusammengeschoben, die Abstände zwischen ihnen sind verringert, zudem biegt der Nervus V deutlich um das caudale Vagusende herum, um zu seinem Myotom zu gelangen. Die Reihe der Myotome reicht wiederum bis über die caudale Wurzel des Vagus; der parachordale ventrale Teil stösst noch bis in die Höhe des vordersten Ursprungsfadens der caudalen Vaguswurzel vor, der dorsale Teil ist etwas zurückgewichen. Der Vagusstamm kreuzt die Myotomplatte bei seinem Verlaufe von medial nach lateral, sodass der dorsale Teil der Myotomplatte lateral auf der caudalen Vaguswurzel liegt, der ventrale Teil dagegen medial vom Vagusganglion sich findet. Dabei zeigt die rostrale Randpartie der Myotomreihe jetzt nicht mehr deutlichen Zerfall in Mesenchymgewebe. Septa intermuscularia sind wiederum bis vor den Nervus V gut ausgeprägt; vor dem Nervus IV^v findet sich nur der basale Teil eines Septum intermusculare. Diese Anordnung der Myotome und ihrer Septa intermuscularia weist sofort darauf hin, dass der vorderste Spinalnerv dieses Stadiums dem Nervus IV des I. Stadiums entspricht. Der Nervus III^v, der im vorigen Stadium als sehr feiner Faden an die rostrale Myotommasse herantrat, ist jetzt geschwunden¹⁾.

¹⁾ An einer Serie aus dieser Entwicklungsperiode zeigt sich eine eigentümliche Abweichung von dem obenbeschriebenen Verhalten. Es war an einer Seite vom Nervus VIII nur die dorsale Wurzel mit Spinalganglion nachweisbar,

Die wichtigsten Veränderungen gegen das Stadium I sind also folgende: Der Vagus hat sich caudalwärts verschoben, wie aus der Richtung der Vaguswurzeln und der Ausdehnung seines Wurzelgebietes caudalwärts zu ersehen ist. Dabei sind die ersten Spinalnerven zusammengeschoben, die erste ventrale Wurzel — Nervus IIIV — rückgebildet, die Myotomreihe zurückgedrängt unter Schwund der spezifischen Elemente der rostralen Myotome durch Auflösung in Mesenchymgewebe.

Skelet. (Fig. 3—5.) Die Chorda dorsalis zeigt das gleiche Verhalten wie im vorigen Stadium. Da das Infundibulum nicht mehr so weit caudal unter dem Hinterhirn liegt, buchtet die Chorda seine caudale Wand nicht mehr ein.

An der Hirnbasis sind die ersten knorpeligen Teile aufgetreten. Der Knorpel ist noch typischer Jungknorpel mit wenig Grundsubstanz zwischen den Zellen und entbehrt noch eines abgesetzten Perichondrium, er geht also in das umgebende Mesenchymgewebe ohne scharfe Grenze über. Es sind drei Knorpelstücke jederseits nachweisbar. Von der Höhe der Glossopharyngeuswurzel bis an die Wurzel des Trigeminus liegt in dem schmalen Raume zwischen Chorda dorsalis und Ohrblase das Parachordale; rostral verbreitert sich der Knorpel plattenförmig und entsendet einen breiten Fortsatz nach lateral, der in eine Platte auslaufend sich als erste Anlage der Ohrkapsel ventrolateral dem vorderen Teile des Utriculus anlagert an der Stelle, wo an diesem die Anlage des vorderen Bogenganges sich abzugrenzen beginnt. Das Parachordale endet wieder mit verjüngter Spitze kurz hinter dem Trigeminus in einigem Abstände lateral neben der Chorda, da diese schmaler geworden auf einen medianen Streifen beschränkt ist. In der direkten Fortsetzung des Parachordale liegt vor diesem von der Trige-

während eine ventrale Wurzel nicht aufzufinden war. Der periphere Nervenstamm trat aber in typischer Weise an das entsprechende Myotom heran.

minuswurzel bis neben das caudale Ende des Infundibulum und damit auch lateral in einigem Abstände neben der Chordaspitze eine kurze Knorpelspange. Davor schliesst sich dann als dritter Teil wieder in geradliniger Fortsetzung lateral neben dem Infundibulum die Trabecula an, welche bis vor den Opticus reicht. Das Ende der Trabekel ist ein wenig verbreitert, die beiderseitigen Spangen nähern sich einander vor dem Infundibulum, sind aber immer noch weit getrennt durch die basalen Teile des Hirnes.

Van Wijhe (1905) findet bei *Acanthias* die erste Anlage des Primordialcranium sehr ähnlich, er bezeichnet den Knorpel zwischen Parachordale und Trabecula, welcher, soweit es ohne Abbildungen festzustellen ist, genau der oben beschriebenen kurzen Spange neben der Chordaspitze entspricht, als Polknorpel. Mit Rücksicht auf später anzustellende Erwägungen will ich besonders hervorheben, dass die Anlage des Rectus lateralis bulbi, ventral vom Trigeminalganglion gelegen, sich gerade an den Polknorpel anlagert. Sonstige Knorpelteile finden sich nicht.

Als Anzeichen zukünftiger Verknorpelung ballt sich das Mesenchymgewebe im Anschluss an die beschriebene Knorpelplatte an dem ganzen ventralen und lateralen Umfange des Gehörorganes zu einem dichten und ziemlich gut abgesetzten Zellmantel zusammen. Ebenfalls beginnt im Kiefer- und Zungenbeinbogen das vorher diffus dichtzellige Gewebe sich gegen die Stellen der späteren Skeletteile zu konzentrieren, d. h. an den anderen Stellen nimmt das Gewebe den Charakter eines lockeren Mesenchymgewebes an. Es kann aber von deutlich abgrenzbaren Vorknorpelanlagen nicht gesprochen werden.

In der caudalen Fortsetzung der Parachordalia ist neben der Chorda das Mesenchymgewebe noch bis caudal von dem Vagusstamme verdichtet. Weiterhin finden sich als festere

Partien nur die schmalen Septa intermuscularia, welche etwas mehr faserige Struktur zeigen als das übrige Mesenchym. Am cranialen Rande des oben als zurückgewichen beschriebenen dorsalen Teiles der Myotomreihe liegt schalenförmig um den lateralen Umfang des Rückenmarkes ein Streifen verdichteten Gewebes, der bei der Auflösung des noch im I. Stadium hier gelegenen Teiles der Myotomreihe im Bindegewebe entstanden ist. Sonst trägt noch überall das Mesenchymgewebe den Charakter eines lockeren zelligen Füllmaterials.

Stadium III. Gesamtlänge des Tieres 11—12 mm.

(Fig. 6, Tafel D, Fig. 7—9, Tafel A.)

Äusserer Entwicklungsgrad. Durch Verkleinerung des Dottersackes und durch weiteres Abheben des Vorderkopfes hat das Fischchen im ganzen eine mehr gestreckte Form angenommen. Der Vorderkopf liegt jetzt in ausgesprochenem Masse in der geradlinigen Fortsetzung des übrigen Körpers. Der Mittelhirnhöcker springt weniger stark hervor, da der Kopfbezirk vor ihm sich fast zu gleicher Höhe erhoben hat und die Niveaudifferenz gegen Hinterkopf und Rumpf geringer geworden ist. Die Mundöffnung ist nicht mehr rein ventralwärts, sondern nach ventral und vorn gerichtet. Der Mundhöhlenboden ist vor dem Dottersack bis an die Wurzel des Kiemendeckels frei geworden. Nasenloch und Auge sind deutlich von aussen zu erkennen. Der Kiemendeckel ist erheblich grösser geworden, er ist ventral- und caudalwärts weiter vorgewachsen. Die Kiemenanhänge werden von ihm jetzt fast völlig gedeckt. Die Brustflossenanlagen, deren rostraler Rand vom Kiemendeckel gerade erreicht wird, sind grösser geworden; ihr caudaler Rand beginnt über die Anheftungsstelle am Rumpf frei caudalwärts auszuwachsen. Anlagen der Bauchflossen sind noch nicht zu erkennen.

Kopfdarm. Die Kiefer- und Zungenbeinbogen sind immer noch kaum voneinander abgesetzt; nur die ventrale Vereinigungsstelle der beiden Zungenbeinbogen — das Gebiet der hier später gelegenen Hypohyalia — springt in die Mundhöhle als querer Wulst vor und lässt damit am Mundhöhlenboden die Region des Hyalbogens erkennen. Die drei ersten Kiemenbögen sind in allen wesentlichen Teilen angelegt, am Mundhöhlenboden springen ihre ventralen Vereinigungsstellen weit in die Mundhöhle vor. Die Kiemenanhänge sind an diesen drei Bögen lang ausgewachsen. Der vierte Kiemenbogen ist fast in ganzer Länge angelegt, an ihm sind noch keine Kiemenanhänge aufgetreten. Der fünfte Kiemenbogen ist in der ersten Anlage als Leiste am Boden der Mundhöhle zu erkennen. Die ersten drei Kiemenspalten sind vollständig durchgebrochen, die vierte Spalte ist noch grösstenteils, die fünfte in ganzer Ausdehnung epithelial verklebt. Caudal von dem Kiemenbogengebiet geht der Kopfdarm wieder sogleich in einen soliden Epithelzellstrang über.

Die Spritzlochanlage (Fig. 6, Spr.), in welche die Kopfdarmhöhle sich wieder eine kurze Strecke fortsetzt, ist weniger massig geworden, aber länger ausgewachsen. Sie schiebt sich hart rostral vor der Anlage der Hyomandibel laterodorsalwärts und endet ventrolateral neben der vorderen Kuppe der Ohrkapsel.

Das Gehirn (Fig. 6) zeigt in den einzelnen Abschnitten mannigfache, im ganzen nur geringfügige Veränderungen. Die Kleinhirnanlagen des Hinterhirndaches sind grösser geworden und werden nur durch eine schmale mediane Furche voneinander getrennt. Das Mittelhirn schiebt sich wiederum etwas mehr caudalwärts auf das Dach des Hinterhirnes herauf. Am Vorderhirndach ist die Epiphyse stärker herausgewachsen. Vor der Abgangsstelle der Epiphyse ist das Vorderhirndach noch an einer kleinen Stelle verdickt, dann wölbt es sich zu einer

Ependymplatte verdünnt dorsal- und lateralwärts heraus und hängt dadurch als dünnwandige Ausbuchtung über die Seitenteile des Vorderhirnes etwas über. Vor dieser Ausstülpung, welche die Anlage des Saccus dorsalis darstellt, ist das ependymatöse Dach wieder eingezogen und springt selbst in den Ventrikelraum als quere Falte ein wenig vor; daran schliesst sich eine neue dorsal- und rostralwärts gerichtete Ausstülpung an, in deren Bereich das Dach aber nicht mehr rein ependymatös ist, vielmehr aus einer Lage flachkubischer Zellen besteht. Vor dieser letzten Ausstülpung des Vorderhirndaches, welche aus der knopfförmigen Verdickung, die im vorigen Stadium an dieser Stelle sich fand, hervorgegangen ist und die Paraphyse darstellt, geht das Dach dann ventralwärts in die Lamina terminalis über. An der Bodenplatte des Vorderhirnes sind neue Bildungen nicht aufgetreten, die einzelnen Teile haben nur in entsprechender Weise an Grösse zugenommen. Das Infundibulum beginnt stärker caudalwärts über die Anlagerungsstelle der Hypophyse hinweg auszuwachsen, ein Prozess, der die Bildung des Saccus vasculosus einleitet. Am rostralen Ende springen die Seitenteile des Vorderhirnes als schwach abgesetzte Lobi olfactorii lateral- und rostralwärts etwas vor.

Hirnnerven und Sinnesorgane. Das Geruchsorgan hat sich weiter rostralwärts vorgeschoben, sodass es jetzt das rostrale Ende des Vorderhirnes eben überragt. Der Olfactorius (Fig. 6, Ol.) läuft von dem Lobus olfactorius noch fast rein transversal an die mediale Wand des Nasensackes und tritt von hier das Organ schalenförmig umgreifend an die Basalseite der Epithelzellen heran.

Das Auge hat an Grösse weiter zugenommen und sich ein wenig rostralwärts vorgeschoben, sodass es mit seinem caudalen Pole nur noch eben neben den vorgebuchteten Seitenteilen des Hinterhirnes erscheint. Es ist aber vom Geruchsorgan durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, da letzteres

sich relativ weiter rostralwärts vorgeschoben hat. Die Augenbecherspalte ist geschlossen. Der Opticus (Fig. 6, Opt.) ist fast in ganzer Länge völlig solide, der Hirnventrikel setzt sich nur ein sehr kleines Stück in den Nervenursprung fort. Der noch sehr kurze Opticus verläuft wie im früheren Stadium laterocaudalwärts zum Bulbus.

Am Gehörorgane, welches dorsal und caudalwärts sich weiter ausgedehnt hat, sind die drei Bogengänge¹⁾ jetzt fertig angelegt. Der Sacculus erscheint als scharf abgesetzte ventrale Tasche des Labyrinthorganes. Während in dem vorigen Stadium das Gehörorgan mit dem hinteren Pole sich nur gerade noch über den Glossopharyngeus fortschob, deckt es jetzt noch die ganze vordere Vaguswurzel von lateral her zu.

Die Ausbildung der vorderen Hirnnerven soll hier nicht im einzelnen angeführt werden, da prinzipielle Änderungen nicht eingetreten sind. Es gelang jetzt den Trochlearis und Abducens aufzufinden. Der Trochlearis (Fig. 6, Tro.) entspringt ventral aus dem Mittelhirn und zwar in einem Abstände caudal hinter dem Oculomotorius aus den Seitenteilen, die über die seitlich vorgebuchteten Teile des Hinterhirns überhängen. Der Nerv war aber seiner Feinheit wegen nur eine kurze Strecke zu verfolgen, es gelang nicht die Verbindung bis zum Obliquus superior herzustellen. Die Deutung dieses Nerven als Trochlearis war nur unter Berücksichtigung des Befundes im nächsten Stadium möglich.

Der Abducens (Fig. 6, Abd.) entspringt aus der Hinterhirnbasis nahe der Mediane mit zwei kurz hintereinander gelegenen Wurzelfäden in der Höhe der Glossopharyngeuswurzel. Der feine Stamm war medial längs den Ganglien des Facialis und Trigeminus bis an den Rectus lateralis zu verfolgen.

¹⁾ In der Rekonstruktionsfigur 6 sind nur der vordere und hintere Bogengang eingezeichnet.

Vom Trigemini und Facialis ist nur zu erwähnen, dass jetzt der Übergang von Fasern aus dem Facialis in den Truncus maxillomandibularis trigemini sicher nachweisbar ist.

Der Glossopharyngeus (Fig. 6, Gl.) verläuft steil nach abwärts um den hinteren Bogengang herum und liegt der caudalen Wand des Sacculus direkt an. Das Ganglion glossopharyngei liegt ventrolateral fast direkt am Sacculus. Aus dem Ganglion gehen wie im vorigen Stadium ein Ramus posttrematicus (Fig. 6, Po.gl.) in den ersten Kiemenbogen, ein Ramus dorsalis (Fig. 6, D.gl.) an die Organe der Seitenlinie dieses Gebietes. Ausserdem tritt jetzt ein kurzer Ast lateralwärts, welcher an dem Epithel des Mundhöhlendaches zwischen den dorsalen Enden des ersten Kiemenbogen und des Hyalbogen endet. Das rostrale Ganglionende liegt medial von den dorsalen Kiemenbogenenden dem Epithel des Mundhöhlendaches direkt an. Einen Ramus pharyngeus konnte ich noch nicht auffinden.

Der Vagus (Fig. 6, Va.) entspringt wie in den bisherigen Stadien mit zwei Wurzeln. Die craniale Wurzel erscheint als Fortsetzung des Glossopharyngeus, sie läuft ventralwärts und in ausgesprochenem Masse caudalwärts. Die caudale Wurzel entspringt wiederum mit einer grösseren Reihe einzelner Wurzelfäden. Der diese Wurzelfäden sammelnde Stamm, welcher Züge von Ganglienzellen enthält, läuft nicht mehr von dem letzten Wurzelfaden bis an die vordersten heran, um dann ventralwärts umzubiegen, sondern er biegt schon früher steil um, sodass die vorderen Wurzelfäden von cranial her in den Stamm eintreten. Caudaler und cranialer Wurzelstamm vereinigen sich bald und gehen als ein grosser ganglienzellhaltiger Nerv ventralwärts in das grosse Ganglion vagi über. Hier entspringt sogleich als erster Ast der Ramus dorsalis vagi (Fig. 6, D.va.), der zu den Seitenorganen dieser Region tritt. Das Ganglion vagi spaltet sich sehr bald in einen branchialen und lateralen Teil. Letzterer

tritt lateralwärts unter die Epidermis und verläuft nun caudalwärts weiter, die Organe der Seitenlinie versorgend. Der branchiale Teil des Ganglion vagi senkt sich ventrocaudalwärts und läuft hier hart an dem Epithel des Mundhöhlendaches gelegen längs der dorsalen Kiemenbogenenden entlang. Kurze Stämmchen gehen an die Muskulanlagen, welche an den dorsalen Enden des ersten bis dritten Kiemenbogen sich finden; längere Äste gehen in den zweiten und dritten Kiemenbogen herab. Der Ganglionrest, welcher über das dorsale Ende des vierten Kiemenbogen sich noch wegstreckt, lässt keine abgehenden Äste erkennen.

Die wichtigsten Änderungen des Glossopharyngeus und Vagus bestehen in der fortgesetzten Verschiebung caudalwärts, die im vorigen Stadium schon angedeutet, jetzt deutlicher in der Richtung der Wurzeln und Äste hervortritt. Diese Verschiebung ist als eine direkte Folge der gleichen Erscheinung bei den Kiemenbögen anzusehen, zu denen die Hauptäste des Glossopharyngeus und Vagus herabtreten. Während im ersten Stadium die Kiemenbögen noch ventral unter der Ohrblase lagen, dehnen sie sich jetzt bis fast an die Wurzel der Brustflosse aus. Die Lage der Kiemenbögen ist ohne weiteres aus der der branchialen Äste von Glossopharyngeus und Vagus zu entnehmen, sowie aus der Ausdehnung der offenen Kopfdarmhöhle; denn in gleicher Weise wie im Stadium I geht der Kopfdarm caudal hinter dem letzten Kiemenbogen fast sofort in einen soliden Epithelzellstrang über.

Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfes. Ventral unter dem Vagus finden sich jetzt wieder zwei ventrale spinale Nervenwurzeln; diese entsprechen dem Nervus IV^v und V^v des vorigen Stadiums, wie aus dem folgenden sich sogleich ergeben wird. Der Nervus IV^v ist ein ausserordentlich feiner Nerv; in der zur Rekonstruktion benutzten Serie besteht er linkerseits nur aus sehr wenigen Fasern, die nicht mehr bis

an das Myotom verfolgt werden können. Andere Serien zeigen dagegen den Nervus IV^V beiderseits deutlich bis an das Myotom herantretend. Es folgen die typisch zweiwurzeligen Spinalnerven. Am Nervus VI bis IX sind jetzt Äste nachzuweisen, die an die Brustflossenanlage herantreten. Die caudale Wurzel des Vagus endet in der Höhe des Nervus V^V. Hier liegt ventrolateral an der Vaguswurzel beiderseits ein Ganglienzellhaufen, der zunächst wie zum Vagus gehörig erscheint. Bei genauerem Untersuchen lässt sich aber der Zellhaufen vom Vagus ziemlich gut abgrenzen und besonders entsendet er beiderseits einige Faserzüge ventralwärts, die auf der einen Seite sich noch bis an den Nervus V^V verfolgen lassen. Der Ganglienzellhaufen ist demnach als Rest der dorsalen Wurzel des Nervus V zu deuten, welche im jüngeren Stadium um den caudalen Vagusrand herumbog, um zu der dazu gehörigen ventralen Wurzel zu gelangen, jetzt fast völlig rückgebildet ist. Die Reihe der Myotome schiebt sich wieder über den grössten Teil der caudalen Vaguswurzel hinweg. Sie reicht jetzt mit dorsalem und ventralem Rande ungefähr gleich weit rostralwärts vor. Vor der Myotomplatte kreuzt der Vagusstamm von medial nach lateral herüber. Durch den Vagus ist die Myotomplatte hier stärker zurückgedrängt, sodass ihr vorderer Rand an der Kreuzungsstelle hinter dem Vagus zurückgedrängt, dorsal und ventral von dieser Stelle etwas weiter rostralwärts sich erstreckt; der dorsale Teil liegt wiederum lateral auf der caudalen Vaguswurzel, der ventrale Teil medial vom Vagusganglion. Septa intermuscularia sind bis vor dem Nervus V^V gut ausgeprägt; vor dem Nervus IV^V ist nur der basale Teil eines Septum intermusculare nachweisbar. Der Vergleich mit dem vorigen Stadium ergibt ohne weiteres die Richtigkeit der oben gegebenen Bezeichnung der beiden spinalen ventralen Nervenwurzeln.

Die wichtigsten Veränderungen gegen das vorige Stadium sind also folgende: Es ist die Rückbildung der Spinalnerven

und Myotome von rostral her weiter fortgeschritten; sie hat zum fast völligen Schwunde des Nervus V^d geführt und zu einem weiteren Zurückweichen des rostralen Randes der Myotomreihe.

Skelet. (Fig. 7—9.) Die Chorda dorsalis zeigt das gleiche Verhalten wie im vorigen Stadium. Zeichen beginnender Rückbildung ihres rostralen Endes finden sich nicht.

Die Bildung des Primordialcraniums ist viel weiter fortgeschritten; es sind in beträchtlichem Grade die Mesenchymmassen verknorpelt, welche als verdichtetes Gewebe sich an die Knorpelspangen im vorigen Stadium anschlossen, zum Teil auch nur an den Stellen späterer Skeletteile lagen. So entsteht das Bild eines Primordialcraniums, welches in hohem Grade an die bekannten Bilder der Kopfskeletanlage bei Teleostiern erinnert (Stöhr [1882], Nussbaum [1908]).

Neurocranium. Die Parachordalia, Polknorpel und Trabeculae sind miteinander verschmolzen; die lateral vom Labyrinthorgan kräftig weiter entwickelte Ohrkapsel hängt mit den vorderen Teilen der Parachordalia in breiter Ausdehnung zusammen. Das Neurocranium bildet somit ein einheitliches Ganzes, sodass der Beschreibung am besten die bekannte Einteilung in Regionen zu Grunde gelegt wird.

Als Occipitalregion ist der hinterste Teil der Schädelanlage zu bezeichnen, der caudal vom Vagusstamm sich findet. Die Parachordalia haben sich bis hierher caudalwärts verlängert, sie liegen als wenig breite Knorpelplatten neben der Chorda. Deutlich ist zu erkennen, dass die Parachordalia am ventralen und besonders am dorsalen Rande verdickte Leisten bilden, während dazwischen nur ein schmaler Knorpelbelag lateral der Chorda anhaftet. Sehr bald endet dieser mittlere Teil eines jeden Parachordale und sitzen nur jederseits eine niedere dorsolaterale und ventrolaterale Knorpelleiste der Chorda an. Die rechte dorsale Längsleiste endet am Nervus VI, die

drei anderen Leisten schon kurz vorher. Die dorsalen Längsleisten zeigen einige unregelmässige Höcker, welche nach dorso-lateral vorspringen. Diese Höcker (Fig. 7) finden sich an den Ansatzstellen der Septa intermuscularia, sind aber plumper als den schmalen Septen entspricht. An den Vertiefungen zwischen den Höckern liegen die ventralen Nervenwurzeln. Es ist aber besonders zu betonen, dass die Knorpelanlagen durchaus unscharf vom übrigen umgebenden Mesenchymgewebe abgesetzt sind, da ein Perichondrium an ihnen noch nicht ausgebildet ist. So beruhen kleine Unebenheiten des Modelles auf dem Fehlen einer scharfen Absetzung von Knorpel und Bindegewebe. Immerhin lässt sich feststellen, dass zwischen dem Vagusstamm und dem Nervus IV^v ein etwas breiterer Höcker am Parachordale sich bildet, dass kleinere Höcker zwischen den Nerven IV^v und V, V und VI auftreten. Wir dürfen in diesen Höckern wohl Reste dorsaler Wirbelbogen sehen, sodass wir jetzt drei Paar Rudimente dorsaler Bögen gebildet sehen. In der Fortsetzung der vier parachordalen Längsleisten ist das Mesenchymgewebe noch eine Strecke weit caudalwärts verdichtet, dann hört aber auch diese Vorstufe der Skelettbildung auf. Weiterhin im Rumpfgebiet zeigen sich als erste Anzeichen der Wirbelbildung nur ganz geringfügige Mesenchymzellanhäufungen an den Stellen, an welchen die Septa intermuscularia der Chorda ansitzen.

In der Labyrinthregion liegen bis zur Höhe der Facialiswurzel die Parachordalia der Chorda seitlich direkt an. Vor dem Vagusstamm verbreitern sich die Knorpel und springen als dicker Buckel gegen die Ohrkapsel vor. Darauf wird der Breitendurchmesser wieder etwas geringer, schliesslich gehen in der Höhe der Facialiswurzel die Parachordalia breit lateralwärts in die Ohrkapsel über. In diesem Gebiet wird der mediale Teil der Parachordalia, welcher die Verbindung zur Chordaseitenfläche vermittelt, dünner und endet bald mit scharfem

rostralem Rande (Fig. 7). Es ziehen weiterhin die Parachordalia in einigem Abstände neben der Chorda als schmale Knorpelstreifen rostralwärts weiter und gehen in den aus der Vereinigung von Polknorpel und Trabekel entstandenen Knorpelstab der Orbitotemporalregion über.

Die Ohrkapsel hängt von der Höhe der Facialiswurzel bis fast an die Trigeminiwurzel breit mit dem Parachordale zusammen. Sie dehnt sich am ventrolateralen Umfang des Labyrinthorganes caudalwärts aus. An der rostralen Kuppe des Labyrinthorganes reicht die Knorpelwand weit dorsal herauf und bildet hier schon ein Dach auf dem vorderen Teil des Organes (Fig. 7); zugleich wird das Labyrinthorgan von der Ohrkapsel rostral umgriffen. An der linken Seite des Modelles ist dies deutlicher ausgeprägt als auf der rechten. Das caudale Ende der Ohrkapsel beginnt den hinteren Pol des Labyrinthorganes ventrocaudal zu umgreifen; die Ohrkapsel erstreckt sich demnach bis lateral an der Glossopharyngeus- und vorderen Vaguswurzel vorbei caudalwärts. Hier stösst die Ohrkapselanlage medialwärts fast bis an den verdickten Teil des Parachordale an; sie ist mit diesem Teil durch dichtes Vorknorpelgewebe verbunden. Zu einer knorpelig umrahmten Fenestra basicapsularis, wie sie Stöhr (1880, 1882) bei Teleostiern und Amphibien fand, ist es nicht gekommen. Die ihr entsprechende breite Spalte zwischen Ohrkapsel und Parachordale, welche rostral durch die breite Knorpelplatte, die Ohrkapsel und Parachordale verbindet und als *Commissura basicapsularis anterior* zu bezeichnen ist, caudal durch dichtes Vorknorpelgewebe abgeschlossen wird, ist um den ventralen Umfang des Sacculus herum von etwas weniger dichtem Vorknorpelgewebe abgeschlossen. An der linken Seite des Modelles findet sich ein Einschnitt zwischen rostraler Kuppel der Ohrkapsel und Parachordale. Rechts ist dieser Einschnitt zu einer Öffnung geschlossen durch eine Knorpelspange, welche von dem Para-

chordale in ventralwärts vorspringendem Bogen zur Ventralfläche der Ohrkapsel zieht (Fig. 9). Durch den Einschnitt resp. die Öffnung tritt der Truncus hyoideomandibularis facialis zum Zungenbeinbogen herab. Der Ramus palatinus facialis liegt auf seinem Wege vom Facialisganglion ventralwärts zum Mundhöhlendach der lateralen Kante des Parachordale direkt an. Auf der linken Seite des Modelles zeigt hier rostralwärts vor der Commissura basicapsularis anterior die laterale Kante des Parachordale einen Einschnitt. Der Nerv ist also zum Teil schon von Knorpel umwachsen; rechts ist ein solcher kurzer Einschnitt nicht vorhanden. Es ist an Querschnitten deutlich zu erkennen, dass die Commissura basicapsularis anterior nicht nur durch weitere Ausbildung der schmalen Ohrkapselplatte, wie sie im zweiten Stadium beschrieben wurde, sondern zum Teil sekundär entstanden ist. Es ist nämlich eine kurze Strecke in der caudalen Fortsetzung des eben erwähnten Nervenloches resp. Einschnittes für den Hyalbogennerv eine Nahtfuge zwischen Parachordale und Ohrkapsel zu erkennen, welche beweist, dass die Ohrkapsel zunächst selbständig sich rostralwärts vorentwickelt haben muss, ehe sie mit dem Parachordale verschmolz.

Im rostralen Teil der Labyrinthregion sind die Parachordalia durch ein Perichondrium gut vom umgebenden Gewebe abgesetzt, während bei der Ohrkapselanlage nur an einzelnen Stellen die Bildung eines Perichondriums eingeleitet ist, im übrigen der Knorpel noch unregelmässig und unscharf in das umgebende dichte Vorknorpelgewebe übergeht, sodass besonders der dorsale Rand der Ohrkapsel in einzelne unregelmässige Zacken ausläuft.

Die Orbitotemporalregion enthält als Skeletelemente zwei Knorpelspangen, die in der Fortsetzung der Parachordalia rostralwärts an der Hirnbasis entlang ziehen. Zunächst verlaufen die Knorpelspangen in einigem Abstände neben der Chorda, nähern sich dann von der Höhe der Chordaspitze an sehr langsam einander, um schliesslich ventral vor dem Recessus

praeopticus durch eine Commissur (Fig. 6, 7) sich zu verbinden. Auf diese Weise entsteht eine grosse Öffnung, *Fenestra basicranialis*, welche caudal von den Parachordalplatten, lateral von den Parachordalenden, Polknorpeln und Trabekeln, rostral von der Trabecularcommissur umschlossen wird. In dieser *Fenestra basicranialis* liegt der ventrale Teil des Infundibulum und Recessus praeopticus. Die Chorda ragt in die *Fenestra* ein gutes Stück rostralwärts hinein. In der Höhe der Chordaspitze springen die Chordaspangen, besonders deutlich rechts, mit geringer Verbreiterung medianwärts vor, sodass eine gewisse Unterteilung der *Fenestra basicranialis* in zwei Abschnitte erfolgt (Fig. 7, 9). An der verbreiterten Stelle der Knorpelspange setzt der *Rectus lateralis bulbi* an; diese Stelle entspricht demnach dem Polknorpel, welcher hier im vorigen Stadium als isoliertes Skeletelement lag. Vor ihrer rostralen Vereinigungsstelle sind die Trabekel nur noch ein sehr kurzes Stück zu verfolgen. Sie bilden kleine Vorsprünge nach lateral, die Anlagen der sogenannten Trabekelhörner. In der Fortsetzung der Trabekel ist das Mesenchymgewebe am Boden des Vorderhirnes noch eine kurze Strecke zusammengeballt. Die Knorpelspangen der Orbitotemporalregion sind gut von dem umgebenden Gewebe abgesetzt, zum Teil ist schon ein ausgesprochenes Perichondrium gebildet; nur am rostralen Ende gehen die Knorpelteile wieder ohne scharfe Grenze in das umgebende Gewebe über.

Splanchnocranium (Fig. 8, 9). Es sind jetzt in Kiefer- und Kiemenbögen die ersten knorpeligen Skeletteile aufgetreten. Sie liegen, noch zum Teil unscharf abgegrenzt, in dem dichtzelligen Gewebe, welches im vorigen Stadium noch fast den ganzen verfügbaren Raum der Kiemenbögen einnahm, jetzt auf die Stellen der zukünftigen Skeletbögen beschränkt ist, während in den übrigen Teilen ein lockeres embryonales Bindegewebe sich gebildet hat. Die verdichteten Zellmassen bilden

vollkommen zusammenhängende Spangen, in denen an einzelnen Stellen Knorpelherde aufgetreten sind. Zumeist sind die Knorpelherde noch von dichten Zellmassen umgeben, nur an einzelnen Skeletanlagen ist es zur scharfen Abgrenzung und Bildung eines Perichondriums gekommen. In der lateralen Wand der Mundhöhle in einigem Abstände ventrolateral von den Trabekeln liegt das Palatoquadratum; es erstreckt sich von der Höhe des Opticus bis etwa in die Höhe der Chordaspitze. Im allgemeinen liegt es parallel zur Trabekel, nur der hintere Teil biegt mehr lateralwärts ab. Die Form ist die eines einfachen Knorpelstabes, die mittleren Teile lassen schon deutlicher die spätere Plattenform erkennen. In der rostralen Fortsetzung des Palatoquadratum ist ein kurzer Streifen verdichteten Vorknorpelgewebes zu verfolgen; der Gewebstreifen reicht rostral nicht bis in die Höhe der Trabecularcommissur vor. Der Palatoquadratknochen ist von einem dichten Vorknorpelzellmantel umgeben, der dem Knochen besonders an der dorsalen und ventralen Kante ansitzt und so dem Ganzen deutlichere Plattenform verleiht. Nur im mittleren Teile, von welchem schon oben gesagt wurde, dass er etwas mehr eine sagittal gestellte Platte darstellt, ist es zur Bildung eines Perichondriums gekommen.

Die Mandibula ist kürzer als das Palatoquadratum. Ihr Vorderende beginnt etwas weiter caudal wie der Oberkieferknochen, sie reicht auch nicht so weit zurück. Das caudale, etwas dickere Ende liegt im Winkel von Mundhöhlenboden und Seitenwand, das rostrale Ende biegt medianwärts um. Ein dichter Mesenchymzellmantel hüllt die Mandibula ein, verbindet am Mundhöhlenboden die rostralen Enden der beiderseitigen Knochen, während am caudalen Ende dichte Zellmassen Mandibula mit Palatoquadratum verbinden.

Im Hyalbogen sind drei Skeletelemente aufgetreten. Die Hyomandibula findet sich als grosse Knorpelplatte im dorsalen Teile des Zungenbeinbogens; sie liegt der ventro-

lateralen Kante der Ohrkapsel etwa in der Höhe der Facialiswurzel direkt an und ist hier mit der Ohrkapsel durch dichtes Jungknorpelgewebe verbunden, sodass eine scharfe Abgrenzung kaum zu treffen ist (Fig. 8). Ein stumpfer Fortsatz erstreckt sich caudalwärts, erreicht aber die Wurzel des Kiemendeckels nicht, ein zweiter Fortsatz läuft ein kurzes Stück ventralwärts. Die Platte der Hyomandibel wird vom Ramus hyoideomandibularis facialis durchbohrt. In der Umgebung dieses Nervenloches ist es zur Bildung eines Perichondriums gekommen, während sonst ein gegen die Umgebung nicht scharf abgrenzbarer Zëllmantel die Knorpelanlage umhüllt. Rostral geht die Hyomandibel sehr bald in einen dichten Mesenchymzellstreifen über, der in den Zungenbeinbogen ventralwärts zieht. Es tritt hier als Anlage des Interhyale ein sehr kleiner Knorpelherd in dem Streifen auf, sowie weiter ventral- und rostralwärts die Knorpelspange des Keratohyale. Dann zieht der Zellstreifen am Boden der Mundhöhle medianwärts und stösst mit dem entsprechenden Streifen der anderen Seite zusammen. Ein hypohyaler Knorpelherd ist nicht aufzufinden.

In den drei ersten Kiemenbögen sind Knorpelspangen aufgetreten, welche in dem freien Teil der Kiemenbögen, der vom Mundhöhlenboden um die Mundhöhle herum dorsal zieht, gelegen sind. Im ersten Kiemenbogen ist es eine lange Spange, im zweiten ein Stab von zwei Drittel der Länge des vorigen, im dritten ein sehr kurzes Gebilde. Die Kiemenskelettbögen sind von einem gut ausgebildeten Perichondrium umgeben. Dorsal- und caudalwärts setzen sich die Knorpelstäbe in kurze Vorknorpelstreifen fort, ventral- und rostralwärts in Zellstreifen, welche bis in den ventralen Anfangsteil der Kiemenbögen herab zu verfolgen sind. In dem Zellstreifen, welcher den ersten knorpeligen Kiemenskelettbogen ventralwärts fortsetzt, tritt am Ursprung des Kiemenbogens aus dem Mundhöhlenboden noch ein sehr kleiner Knorpelherd auf. Die Anlage eines Basibranchiale findet sich nicht.

Stadium IV. Gesamtlänge des Tieres 14 mm.

(Fig. 10, Tafel D, Fig. 11–15, Tafel A, B.)

Äusserer Entwicklungsgrad. Der Dottersack hat sich erheblich verkleinert, sodass er nur noch wenig ventral vorspringt. Vor ihm ist an der Ventralfläche des Körpers das Herzgebiet als Vorbuckelung erkennbar geworden. Der Kopf hat im Verhältnis zum übrigen Körper an Grösse stark zugenommen. Der Mittelhirnhöcker ist äusserlich kaum noch zu erkennen. Das stumpfe Kopfbende trägt noch eine grosse Zahl Saugnäpfe; diese finden sich aber fast nur an der rostralen Endfläche des Kopfes, auf die Ventralfläche vor dem Mund greifen nur wenige über. Die äussere Nasenöffnung ist rostralwärts vorgeschoben; sie liegt in etwas grösserem Abstände vor dem Auge, nicht mehr rein dorsal, sondern dorsorostral über der Mundöffnung. Die Mundöffnung, welche bisher eine breite viereckige Öffnung darstellte, beginnt durch das Auswachsen der Kiefer sich zum Schnauzenspalt (Fig. 10) zu vertiefen. Der Kiemendeckel ist erheblich caudal und ventral ausgewachsen. An der Bauchseite stossen vor dem Herzbuckel die Ränder beider Kiemendeckel aneinander. Die Brustflossenanlagen, deren rostraler Rand vom Kiemendeckel gedeckt wird, springen jetzt caudalwärts als freie Platten vor. Ihre Ansatzlinie am Rumpfe läuft nicht mehr in der Längsrichtung des Körpers, sondern schräg von dorsorostral nach ventrocaudal. Die Bauchflossenanlagen sind als kleine Vorsprünge neben dem Rumpfe auf dem caudalen Pol des Dottersackes zu erkennen.

Kopfdarm. Kiefer- und Kiemenbögen sind jetzt in allen wesentlichen Teilen so angelegt, wie sie später beim erwachsenen Tiere sich finden. Sämtliche fünf Kiemenspalten sind durchgebrochen. Die ersten vier Kiemenbögen tragen gut entwickelte Kiemen, nur sind am vierten Bogen die Kiemenblättchen noch relativ einfach gebaut. Am Kiemendeckel findet sich noch keine

Spur von Kiemenanlagen. Caudalwärts vom Kiemenbogengebiete besitzt der Darm jetzt ein Lumen. Das Kiemenbogengebiet des Kopfdarmes erstreckt sich caudalwärts bis in die Höhe des Nervus V^v also gleichzeitig des Endes der caudalen Vaguswurzeln (Fig. 10). Die Spritzlochanlage (Fig. 10, Spr.) hat sich weiter differenziert. Direkt vor dem Zungenbeinbogen senkt sich beiderseits das Dach des Kopfdarmes dorsalwärts zu einer breiten, gegen die Tiefe zu trichterförmig verjüngten Ausbuchtung der Mundhöhle ein. In der Fortsetzung dieser Vertiefung geht von dem Epithel eine Zellplatte vor dem Zungenbeinbogen lateral- und dorsalwärts. Diese Platte endet mit einem kurzen Ausläufer lateral neben der Hyomandibel, deren Perichondrium dieser Zellstrang direkt anliegt. Ein zweiter längerer Ausläufer steigt dorsalwärts lateral an der vorderen Ohrkapselkuppel an und endet direkt hinter der Stelle, wo der Ramus oticus lateralis aus dem Schädelknorpel herauskommt. Die Zellplatte und ihre beiden Ausläufer bestehen aus Epithelzellen. Ein Lumen in ihrem Inneren ist nicht aufgetreten, nur sind die Zellen am Ende des dorsalen Ausläufers radiär wie um ein virtuelles Lumen angeordnet. Der kurze ventrale Ausläufer, welcher lateral der Hyomandibel anliegt, ist die eigentliche Spritzlochanlage, der dorsale Epithelzellstrang stellt die Anlage des *Recessus dorsalis spiracularis* dar (Fr. W. Müller [1897]).

Das Gehirn (Fig. 10, 11, 12) zeigt nur geringe Unterschiede gegen das jüngere Stadium. Die Kleinhirnanlagen (Fig. 12) des Hinterhirndaches lassen sich in dem Modell jetzt deutlich übersehen; man erkennt, wie die Anlage mit der vorderen verdickten Wand des Hinterhirnes in Verbindung steht. Ebenso ist es bei der Betrachtung von innen her zu erkennen, dass die lateral vorspringenden Teile des Hinterhirnvorderendes, welche in den vorigen Stadien häufig erwähnt werden mussten, tatsächlich vorgebuchtet sind. Der Ventrikel

zieht sich als tiefer Blindsack in sie hinein. Die wieder verstärkte Überlagerung des Hinterhirnes durch das Mittelhirn kommt in der Querfalte des Daches, welche in den Ventrikel weiter vorspringt, deutlich zum Ausdruck. Am Vorderhirndach sind jetzt Epiphyse, Saccus dorsalis, Velum transversum und Paraphyse stärker ausgewachsen. Die Epiphyse, deren Wandung aus Cylinderzellen besteht, beginnt an ihrem freien Ende caudal- und rostralwärts Ausbuchtungen auszustülpfen. Der Saccus dorsalis hängt nach jeder Seite weit lateral- und caudalwärts über Vorderhirnteile über und erreicht schon die Grenze von Vorder- und Mittelhirn mit seinem freien caudalen Ende (Fig. 11). Vor dem Saccus dorsalis springt das ependymatöse Dach als Velum transversum ventral und caudal gerichtet in den Ventrikelraum vor. Die Paraphyse schliesst sich in der Form einer kurz gestielten Blase rostralwärts an. Ihre Wand besteht jetzt aus sehr flachkubischen, fast zu einem Ependym abgeflachten Zellen. Die Lamina terminalis (Fig. 10) ist zunächst in ihrer dorsalen Hälfte stark verdünnt zu einer Ependymmembran, erst der letzte Teil kurz vor der Umbiegung in die Vorderhirnbodenplatte besteht aus höheren Zellen. Von der Vorderhirnbodenplatte ist nur zu erwähnen, dass das Infundibulum caudalwärts von der Hypophyse weiter vorgewachsen ist, sodass es wieder ventral unter dem Hinterhirnboden liegt. Die Lobi olfactorii (Fig. 11) springen als solide Höcker lateral- und rostralwärts vor, sie liegen mit ihrer Hauptmasse rostral vor der Lamina terminalis.

Hirnnerven und Sinnesorgane. Das Geruchsorgan (Fig. 11) hat sich jetzt erheblich weiter rostralwärts vorgeschoben. Es liegt jetzt völlig rostral vor dem Hirne. Der Olfactorius entspringt ventrolateral aus dem Lobus olfactorius und läuft lateral- und rostralwärts, von caudal her an die mediale Wand des Nasensackes herantretend. Die äussere Nasenöffnung hat sich in einen von rostral nach caudal ver-

laufenden Schlitz umgewandelt, welcher am rostralen und caudalen Ende weiter ist, als in den mittleren Partien, da diese durch Vorbuchtungen des dorsalen und ventralen Nasenlochrandes verengt sind.

Das Auge ist auch im ganzen rostralwärts vorgeschoben, aber nur in geringem Masse. Der Abstand zwischen Geruchsorgan und Auge ist dadurch erheblich grösser geworden. Der Opticus verläuft jetzt fast rein lateralwärts, nur noch wenig caudalwärts an den Bulbus heran.

Vom Gehörorgan (Fig. 15), dessen einzelne Teile weiter ausgewachsen sind, ist besonders die weitere Entwicklung des Sacculus zu erwähnen. Während im vorigen Stadium der Sacculus als ventrale Tasche am übrigen Labyrinthorgane hing, ist er jetzt caudalwärts über die Stelle der Verbindung mit dem Utriculus vorgewachsen, sodass eine Spalte zwischen caudalem Sacculuspol und Utriculus entsteht. In dieser Spalte liegt der Stamm des Glossopharyngeus. Das Gehörorgan hat sich im ganzen caudalwärts ausgedehnt. Es reicht jetzt schon über die vorderen Teile der caudalen Vaguswurzel hinaus (Fig. 10).

Für die vorderen Hirnnerven sei weiterhin auf die Rekonstruktionsfigur (Fig. 10, Taf. D) verwiesen. Die Beschreibung der wichtigsten Befunde des Hirnnervenverlaufes soll im nächsten Stadium zusammenfassend gegeben werden, sodass, um Wiederholungen zu vermeiden, hier von einer besonderen Besprechung Abstand genommen wird, zumal schon jetzt der definitive Zustand im wesentlichen ausgebildet ist.

Der Glossopharyngeus (Fig. 10, Gl.) ist jetzt mit der vorderen Vaguswurzel zu einem Stamm vereint. Der Vorgang der Vereinigung beider Nervenwurzeln hat sich vom Stadium I, in welchem die Wurzeln rostrocaudal aneinander anschliessend aus dem Hinterhirn entsprangen, allmählich ausgebildet, dadurch, dass der Glossopharyngeusursprung sich ventral unter den Ursprung der vorderen Vaguswurzel geschoben hat.

Diese Verschiebung ist wohl als eine Folge der Ausdehnung des Labyrinthes caudalwärts aufzufassen. Die Glossopharyngeuswurzel läuft mit der vorderen Vaguswurzel zunächst caudalwärts, biegt dann scharf ventral um und geht nun an der medialen Wand des Utriculus, speziell des ventralen Schenkels des Canalis semicircularis posterior entlang. Weiterhin geht der Nerv in der oben beschriebenen Spalte zwischen caudalem Sacculuspol und Utriculus lateralwärts, durchbohrt die Wand der Ohrkapsel und geht endlich in das Ganglion glossopharyngei über. Dieses Ganglion (Fig. 11) liegt ventrolateral an der Ohrkapsel über dem dorsalen Ende des ersten Kiemenbogen. Der Ramus dorsalis glossopharyngei (Fig. 10, D. gl.) geht aus dem Ganglion lateral um die Ohrkapsel, deren Perichondrium direkt anliegend, herum, um zu den Seitenorganen dieser Region zu gelangen. Der Ramus posttrematicus branchialis I (Fig. 10, Po. gl.) tritt abwärts in den ersten Kiemenbogen ein. Rostral direkt vor ihm geht ein feiner Ast aus dem Glossopharyngeusganglion, welcher lateralwärts zu verfolgen ist, bis er an der Haut der Branchialhöhle am dorsalen Ende des ersten Kiemenbogen endet. Ein Ramus pharyngeus (Fig. 10, Ph. gl.) ist jetzt deutlich geworden; er läuft aus dem rostralen Ganglionende entspringend direkt unter dem Epithel des Kopfdarmdaches eine Strecke weit entlang.

Die beiden Wurzeln des Vagus (Fig. 10, Va.) vereinigen sich vor dem Austritt aus dem Schädel zu einem Stamm. Die craniale Wurzel, welche dorsal im Anschluss an den Glossopharyngeus entspringt und mit diesem anfangs einen Stamm bildet, läuft neben dem Hirne ventral- und caudalwärts. Die caudale Wurzel sammelt die einzelnen Ursprungsfäden von caudal und cranial her; die vorderen Wurzelfäden laufen dabei, dorsal der cranialen Vaguswurzel anliegend, eine längere Strecke caudalwärts, ehe sie auf den caudalen Wurzelstamm stossen, d. h. der caudale Wurzelstamm ist noch weiter rückwärts ver-

schoben als im vorigen Stadium. Durch diese Verschiebung des Vagusstammes caudalwärts, welche in der Richtung der beiden Wurzelstämme deutlich zum Ausdruck kommt, ist das Ursprungsbild am Hinterhirn so stark verändert, dass auf den ersten Blick die Einteilung des Vagusursprunges in zwei Hauptstämme kaum noch deutlich ausgesprochen erscheint. Der vereinigte Vagusstamm, welcher grössere Züge von Ganglienzellen enthält, tritt hinter der caudalen Ohrkapselkuppel durch einen Schlitz zwischen dieser und dem Occipitalteil des Schädels heraus (Fig. 11, 12, 13). Die Richtung des Vagusstammes ist ventral- und lateralwärts, zugleich noch ein wenig caudalwärts. Sofort geht nun der Stamm in das grosse Ganglion vagi über, welches caudal von der Ohrkapsel gelegen ist. Noch in dem Schlitz zwischen Ohrkapsel und Occipitalteil des Schädels entspringt der Ramus dorsalis vagi (Fig. 10, D.va.), welcher im Bogen dorsalwärts an die hier gelegenen Seitenorgane herantritt. Das Ganglion vagi zerfällt sehr bald in den lateralen und branchialen Teil. Der laterale Teil (Fig. 10, Lat.va.), aus welchem auch der Ramus dorsalis entspringt, verläuft caudalwärts als Nervus lateralis vagi und versorgt die Organe der Rumpfseitenlinie. Der branchiale Teil (Fig. 10, Br.va.) liegt am Dache des Kopfdarmes dorsal von den Kiemenbögen. Das rostrale Ganglionende ist vom übrigen Ganglion gut abgesetzt. — Ganglion branchiale II. Aus diesem geht der Ramus post-trematicus branchialis II (Fig. 10, Po.va.II) hervor, welcher abwärts in den zweiten Kiemenbogen tritt; ausserdem geht ein kurzer Nervenast an das Epithel des Kopfdarmes zwischen dem dorsalen Ende des ersten und zweiten Kiemenbogen; ein weiterer Ast läuft auf dem Epithel des Kopfdarmdaches noch eine Strecke rostralwärts — Ramus pharyngeus vagi (Fig. 10, Ph.va.). Die Hauptmasse des branchialen Teiles des Ganglion vagi senkt sich längs der dorsalen Enden der caudalen Kiemenbögen ventralwärts; sie setzt sich caudalwärts als Ramus

intestinalis vagi fort. In die Kiemenbögen treten die Rami posttrematici vagi herab, am Dach des Kopfdarmes treten eine Reihe kurzer Äste an das Epithel heran. Der branchiale Teil des Vagus ist so weit caudalwärts in der Figur eingezeichnet, wie die Kiemenbogenregion reicht; die hinteren Äste sind nicht angegeben.

Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfes. Das Bild der Spinalnerven ist sehr ähnlich dem des vorigen Stadiums. Es liegen jederseits ventral von dem Vagusursprung zwei ventrale spinale Wurzeln — Nervus IV^v und V^v — ohne dazu gehörige Reste dorsaler Wurzeln. Die Nerven treten lateralwärts durch den knorpeligen Occipitalteil des Schädels hindurch (Fig. 11, 12, 13) und gelangen dann an die Myotome heran. Erwähnenswert ist eine Differenz zwischen rechter und linker Seite, welche an der zur Rekonstruktion verwendeten Serie sich fand. Links war nämlich Nervus IV^v nur bis an den Occipitalknorpel heran zu verfolgen. Im Knorpel selbst war aus der Anordnung der Zellen deutlich zu erkennen, dass vor kurzem eine Öffnung im Knorpel vorhanden gewesen sein musste, vielleicht führt selbst eine feine Öffnung noch hindurch; doch gelang es nicht, dies sicher zu erweisen, da ein durchtretender Nerv nicht zu erkennen war. An anderen Serien aus dieser Entwicklungszeit war aber der Nervus IV^v beiderseits durch den Knorpel nach aussen bis an das Myotom deutlich zu verfolgen. Vom Nervus VI an sind alle Nerven typisch zweiwurzellig. Nervus VI und die folgenden lassen Äste bis in die Brustflossenplatte verfolgen. Die caudale Wurzel des Vagus reicht mit ihren letzten Fäden noch eben über den Nervus V^v caudalwärts hinaus.

Die Reihe der Myotome zeigt ebenfalls ungefähr das gleiche Verhalten wie im vorigen Stadium. Der craniale Rand der Myotomplatte ist noch etwas mehr caudalwärts zurückgewichen durch die stärkere Schrägstellung des Vagusstammes. Dieser

vordere Rand der Myotomplatte zeigt, besonders in den mittleren Partien an der Kreuzung des Vagus, degenerative Veränderungen der spezifischen Elemente; hier besitzen die Muskelfasern ihren charakteristischen Bau nicht mehr deutlich; die einzelnen Muskelfibrillen sind nicht mehr zu erkennen, der Inhalt der Fasern sieht schollig homogen aus. Auf dem rostralen Rande der Myotomreihe liegt eine Kappe fibrillären Bindegewebes auf. Septa intermuscularia sind bis vor dem Nervus V^v gut ausgeprägt, vor dem Nervus IV^v ist ein Septumrest nicht mehr erkennbar.

Die wichtigsten Veränderungen gegen das vorige Stadium sind demnach: Die Stämme des Glossopharyngeus und Vagus verlaufen in verstärkter Masse caudalwärts, um an ihr Ausbreitungsgebiet, die Kiemenbögen, zu gelangen. Die Verschiebung hat zur Folge ein weiteres Verdrängtwerden des rostralen Randes der Myotomreihe, welche deutliche Zeichen der Degeneration erkennen lässt. Zu einem weiteren Schwunde spinaler Nerven ist es nicht gekommen.

Skelet. (Fig. 11—14, Taf. B.) Die Chorda dorsalis zeigt noch keine deutlichen Rückbildungserscheinungen; ihr Ende ist etwas mehr zugespitzt, die Zellen sind hier plasmareicher als sonst in der Chorda, die Chordahüllen sind aber noch völlig von Chordagewebe ausgefüllt. Relativ hat sich aber das rostrale Ende der Chorda caudalwärts verschoben: es reicht nicht mehr bis in die Höhe des Hinterhirnvorderrandes, sondern endet etwas früher. Unter die Bodenplatte des Hinterhirnes hat sich, wie oben beschrieben, das blinde Ende des Infundibulum vorgeschoben; es bleibt aber noch ein gewisser Abstand zwischen Infundibulum und Chordaspitze.

Neurocranium. Die Occipitalregion zeigt noch ein prinzipiell sehr ähnliches Verhalten wie im vorigen Stadium. Die Parachordalia reichen als Knorpelbelag lateral an

der Chorda bis wenig caudal hinter den Austritt des Nervus IV^v, dann laufen sie jederseits in zwei Knorpelspangen aus, welche ventrolateral und dorsolateral bis in die Höhe des Nervus VI der Chorda ansitzen. Die ventrale Spange reicht ein wenig weiter caudal wie die dorsale; sie hat die Form eines einfachen Knorpelstreifens, welcher der Chorda anhaftet, beibehalten. Anders verhält sich der dorsale Teil. Hier ist der Knorpelstreifen zu einer Platte ausgewachsen, welche den ventrolateralen Umfang des Hinterhirnes dieser Region umgreift. Die Knorpelplatte grenzt rostral an den caudalen Rand des austretenden Vagusstammes, den sie von caudal her zu umgreifen beginnt; hier reicht die Knorpelplatte dorsalwärts mit ihrem freien Rande bis in die Höhe des Vagusursprunges herauf. Ventral vom Vagus geht sie in den Boden und Seitenteil der Labyrinthregion über. Caudalwärts nimmt die Höhe der Knorpelplatte rasch ab, sie endet, wie oben schon erwähnt, als schmaler Knorpelstreifen in der Höhe des Nervus VI. Durch diese Knorpelplatte, welche die Seitenwand der Occipitalregion darstellt, treten rechts die Nerven IV^v und V^v durch feine Öffnungen heraus, links verlässt nur der Nervus V^v hier den Schädel, während der Nervus IV^v nur bis an den Knorpel heran zu verfolgen ist, nicht mehr hindurchtritt. Der Knorpel selbst zeigt in der Anordnung seiner Zellen, dass hier eine Öffnung sich erst kürzlich geschlossen hat (s. oben S. 141). Diese knorpelige Seitenwand der Occipitalregion erinnert in der Form sehr an den Occipitalpfeiler der Teleostier (Stöhr [1882], Nusbäum [1908]). Bei *Lepidosteus* ist der bis jetzt entwickelte Occipitalteil des Schädels drei Skeletmetameren des Rumpfes gleich zu setzen, wie sich aus dem Verhalten der Nerven ohne weiteres ergibt (vgl. S. 129).

In der caudalen Fortsetzung der zwei Knorpelspangen, mit welchen jederseits die Occipitalregion endet, ist das Bindegewebe ventrolateral und dorsolateral längs der Chorda noch

eine Strecke weit verdichtet. Als Anlagen von Skeletelementen der Wirbelsäule finden sich nur kleine unscharf begrenzte Knorpelherde, welche an den Ansatzstellen der Septa intermuscularia der Chorda dorsolateral anhaften und die ersten Anlagen der Bogen darstellen.

Die Labyrinthregion, welche sich vom Vagus bis zur Trigeminiwurzel erstreckt, zeigt eine mächtige Entfaltung der Ohrkapsel, welche der ganzen Region ihr Gepräge gibt. Die Ohrkapsel bildet die ganze Schädelseitenwand und beteiligt sich auch noch am Aufbau des Schädelbodens.

Die Chorda dorsalis reicht nicht mehr, wie noch im vorigen Stadium, durch die ganze Labyrinthregion hindurch, sondern endet schon etwas caudal von der Trigeminiwurzel. Da sichere Momente einer Rückbildung der Chorda nicht nachzuweisen sind, so folgt aus dem Verhalten zum mindesten ein erhebliches Zurückbleiben der Chorda dorsalis im Verhältnis zum Knorpelcranium. Bis in die Höhe der Facialiswurzel bilden die Parachordalia, welche als dicke Platten der Chorda anliegen, mit dieser einen festen Schädelboden. Die Parachordalia sind jeweils so dick wie der entsprechende Chordaabschnitt, sie werden also rostralwärts mit der allmählich sich verjüngenden Chorda dünner. In der Höhe des Glossopharyngeus bis Vagus haben die Parachordalia mit einer dünnen Knorpelschale die Chorda ventral umgriffen (Fig. 14) und sich hier miteinander vereint. Es handelt sich hier nicht um eine Verknorpelung, sondern um ein Umwachsenwerden der Chordascheide. In der Höhe der Facialiswurzel endet der mediale Teil der Parachordalia mit schmalem rostralem Rande. Die Knorpel ziehen in einigem Abstände von der Chorda, und somit den caudalen Teil der Fenestra basicranialis begrenzend, rostralwärts und gehen vor dem Trigeminus in die Orbitotemporalregion über.

In der ganzen Labyrinthregion hängt jetzt die Ohrkapsel mit den Parachordalia zusammen. Die Verbindung ist eine

massiv knorpelige im rostralen Teile, wo von der ersten Anlage an die Commissura basicapsularis anterior bestand, von welcher die weitere Verknorpelung der Ohrkapsel ausging; in den mittleren Teilen, im Gebiete der gleich zu beschreibenden Fossa sacculi, besteht die Verbindung aus zellreichem Jungknorpelgewebe, am caudalen Ende ist noch deutlich eine Nahtfuge zwischen Ohrkapsel und Schädelboden in der Struktur des Knorpels ausgeprägt. Die Ohrkapsel lässt jetzt schon die wesentlichen Züge des Baues erkennen, wie er früher beim jungen Tiere beschrieben wurde (Veit [1907]); ich werde mich deswegen auch, zum Teil die damalige Beschreibung rekapitulierend, etwas kürzer fassen dürfen. Die Ohrkapsel lässt einen Boden, Seitenteil und Dach unterscheiden; die drei Teile gehen fließend ineinander über. Das Dach ist noch nicht vom Seitenteil scharf abgegrenzt wie im späteren Stadium, es ist noch keine Crista parotica an der Grenze von Dach und Seitenteil entwickelt. Rostral und caudal endet die Ohrkapsel mit je einer Kuppel; nur im Bereiche dieser Kuppeln ist eine mediale Wand der Ohrkapsel gebildet, im übrigen besteht kein Abschluss der Ohrkapsel gegen das Cavum cerebrale cranii. Für das Verständnis des Baues der Ohrkapsel ist die Kenntnis der Form des Labyrinthorganes notwendig, wie es oben genauer beschrieben wurde. Es sei noch einmal auf Fig. 15 (Taf. A) hingewiesen.

Der Boden der Ohrkapsel setzt sich gegen den Schädelboden scharf ab. Hier wölbt der Sacculus den Boden stark ventralwärts vor, sodass bei Betrachtung von innen eine Fossa sacculi, von aussen eine Bulla acustica saccularis entsteht. Die Bulla saccularis erstreckt sich vom hinteren Rande der Fenestra basicapsularis bis caudal hinter den Austritt des Glossopharyngeus; sie geht auf den Schädelboden medial und rostral flach ausstrahlend über, während ihr caudaler Rand etwas stärker gegen den Schädelboden abgesetzt ist; lateral

geht sie in die Seitenwand der Ohrkapsel über. Vergleichen wir mit dem vorigen Stadium, so ergibt sich folgendes: Die *Bulla acustica saccularis* ist dadurch entstanden, dass der *Sacculus* sich in den Schlitz hinein entwickelt hat, welcher zwischen *Commissura basicapsularis anterior*, *Parachordale* und Ohrkapsel sich fand und caudal durch Vorknorpelgewebe geschlossen war; es wurde erwähnt, dass der Schlitz der *Fenestra basicapsularis* der Teleostier entspricht. Die *Fossa saccularis* ist innen ziemlich scharf vom Schädelboden abgesetzt, von caudal schiebt sich selbst ein kulissenartiger Vorsprung zwischen Schädel und *Fossa saccularis* vor.

Die Seitenwand der Ohrkapsel wird durch den *Canalis semicircularis lateralis* nach aussen stark vorgebuchtet. Die Knorpelwand läuft zunächst von der *Bulla saccularis* fast horizontal lateralwärts, biegt dann um den *Canalis semicircularis lateralis* um und geht auf dessen Dorsalfläche über, bildet dann also hier ein Dach der Ohrkapsel. Caudalwärts verstreicht diese lateral vorgebuchtete Ohrkapselwand gegen die caudale Ohrkapselkuppel, rostral fällt sie in der Höhe des Foramen hyomandibulare fast plötzlich ab. So entsteht hier das Bild einer *Prominentia ampullae lateralis*. Ventral an der *Prominentia ampullae lateralis* ist die Knorpelwand zu einer flachen kleinen Gelenkpfanne für die Hyomandibel vertieft. Das Dach der Ohrkapsel deckt nur den *Canalis semicircularis lateralis*, der *Sinus superior utricularis* bleibt zwischen den beiden Ohrkapselkuppeln noch frei. Bei der Betrachtung von innen tritt entsprechend der Ausbuchtung der Ohrkapselwand das *Cavum semicirculare laterale* in Erscheinung. Die Bildung eines knorpeligen *Septum semicirculare laterale* ist in den ersten Anfängen zu erkennen; es erhebt sich in der Fortsetzung der lateralen Wand der *Fossa sacculi* eine Knorpelleiste dorsalwärts als Anlage des *Septum laterale*.

Es bleibt nun noch die vordere und hintere Ohrkapsel-

kuppel zu besprechen. Die hintere Kuppel umhüllt den *Canalis semicircularis posterior*; sie erscheint als direkte Fortsetzung von Boden, Seitenwand und Dach des bisher beschriebenen Teiles der Ohrkapsel. Ihr frei vorspringendes caudales Ende, welches durch die *Ampulla canalis semicircularis posterioris* ausgebuchtet wird, schiebt sich noch etwas lateral über den Vagusstamm und begrenzt von vorn her den Austrittsschlitz des Vagus. Die Ohrkapsel besitzt hier eine mediale Wand, welche einen Abschluss gegen das *Cavum cerebrale cranii* gewährt. Mit dem Schädelboden ist die Ohrkapselkuppel verwachsen, doch ist an Querschnitten zu erkennen aus der Anordnung der Knorpelzellen, dass diese Vereinigung erst kürzlich sekundär erfolgt sein kann. In der Ohrkapselkuppel liegt das *Cavum semicirculare posterius*, welches an allen übrigen Seiten knorpelig abgeschlossen rostral gegen das *Cavum cranii* geöffnet ist. Als erste Anlage des *Septum semicirculare posterius* springen von medial und von dorsolateral kleine Knorpelleisten in das *Cavum posterius* vor.

Die vordere Ohrkapselkuppel umhüllt den *Canalis semicircularis anterior*; sie erscheint als direkte Fortsetzung von Seitenwand und Dach des mittleren Teiles der Ohrkapsel, steigt vom Boden dorsalwärts an. Vor der *Fossa sacculi* geht der Schädelboden ein wenig ansteigend breit in den Boden der vorderen Ohrkapselkuppel über; diese Verbindungsstelle von Ohrkapsel und Schädelboden entspricht der *Commissura basicapsularis anterior*. Die Ohrkapsel endet rostral in der Höhe der Trigeminuswurzel; an sie schliesst sich die später zu erwähnende *Cartilago supraorbitalis* an. Der rostrale Teil der Ohrkapselkuppel besitzt eine mediale Wand. Das *Cavum semicirculare anterius* ist an allen übrigen Seiten von Knorpelwänden umgeben, nur caudal öffnet es sich gegen den Schädelraum. Als Anlage des *Septum semicirculare anterius* springen Knorpelleisten von dorsolateral und von medial vor. Ausser

der oben erwähnten Verbindung vor der Fossa sacculi ist die Ohrkapselkuppel noch rostral davor durch eine breite Knorpelplatte mit dem Schädelboden verbunden. Die Knorpelplatte zieht als Verbreiterung des Schädelbodens lateralwärts und setzt dorsalwärts umbiegend ventrolateral an der rostralen Ohrkapselkuppel an. Durch diese charakteristisch nach ventrolateral konvex gebogene Platte wird ein Raum abgegrenzt, der ventromedial unter dem vorderen Teil der Ohrkapsel liegt. Hier befinden sich die Hauptmassen der Ganglien des Facialis, Ophthalmicus lateralis und Trigeminus; der Raum ist die Trigemino-facialiskammer (Veit [1907]). Die Kammer ist noch nicht so charakteristisch wie später gegen das Cavum cerebrale cranii abgegrenzt, da zwischen den Ganglien und dem Hirn die Dura mater noch nicht als geschlossene Membran entwickelt ist. Rostral öffnet sich die Kammer weit gegen die Orbita; ventral lässt eine kleine Öffnung den Ramus palatinus facialis austreten, ventrocaudal verlässt der Truncus hyoideo-mandibularis facialis unter der Ohrkapselkuppel entlang die Trigemino-facialiskammer, lateral durchbohrt der Ramus oticus ophthalmici lateralis die Knorpelwand und geht um die Ohrkapsel herum dorsalwärts; seine Austrittsstelle am Schädel ist von ventral abgegrenzt durch eine kleine Knorpelleiste, welche die erste Anlage der Crista parotica darstellt. Ausser diesen Nerven, welche in der Trigemino-facialiskammer den Schädel verlassen, ist in der Labyrinthregion nur noch der Glossopharyngeus zu erwähnen, welcher am caudalen Ende der Fossa sacculi durch deren Seitenwand austritt. Das Ganglion glossopharyngei, welches in den jüngeren Stadien fast direkt ventrolateral am Sacculus lag, liegt jetzt ventrolateral der Bulla acustica saccularis an. Hier ist die Wand der Bulla verdünnt, der Knorpel noch sehr zellreich und arm an hyaliner Grundsubstanz; man gewinnt sofort den Eindruck, dass hier die Knorpelbildung erst seit kurzer Zeit eingesetzt hat. Der Vagus-

stamm verlässt zwischen Ohrkapsel und occipitaler Seitenwand den Schädelraum durch einen dorsal noch nicht geschlossenen Schlitz.

Das Knorpelskelet der Orbitotemporalregion ist noch sehr einfach gestaltet. Es ziehen die Trabekel von der Labyrinthregion als Knorpelspannen rostralwärts, lateral längs des Vorderhirnbodens, medioventral längs des Auges. Die beiderseitigen Knorpel nähern sich einander und vereinigen sich in der Mittellinie vor dem Recessus praeopticus. Die Fenestra basicranialis erstreckt sich demnach wiederum von dem vorderen Teil der Labyrinthregion bis vor den Recessus praeopticus. Es springen vor der Chordaspitze in der Höhe des Foramen nervi palatini die Knorpel gegen die Mediane etwas vor und grenzen so an der Fenestra basicranialis einen caudalen Labyrinthteil von einem rostralen Orbitotemporalteil ab. Es entspringt an der Schädelbasis gerade an der Grenze von Labyrinth- und Orbitotemporalteil der Fenestra basicranialis wiederum der Rectus lateralis bulbi.

Die Commissura trabecularis hat sich durch Verknorpelung des Gewebes, welches im vorigen Stadium sich unter dem Vorderhirn zusammenballte, zu einem Planum orbitonasale entwickelt, welches vom Recessus praeopticus bis vor das Hirnende reicht. Die Knorpelplatte liegt dem Hirnboden fest an, sie ist zur Aufnahme des Hirnes leicht konkav ausgehöhlt. Gegen das Vorderhirnende verdickt sich die Platte und steigt entsprechend dem verjüngten Hirnende dorsal etwas an. Die Orbitonasalplatte endet ein wenig rostral vor dem Hirnende. Caudal vom Olfactorius steigt jederseits eine schmale kurze Leiste von der Schädelbodenplatte dorsalwärts an und liegt hier ventrolateral neben dem Hirn; an dieser Leiste, welche die erste Anlage der Schädelseitenwand dieses Gebietes darstellt, inserieren die beiden Musculi obliqui bulbi. Rostral vor dieser Leiste springt von der Orbitonasalplatte jederseits

eine plumpe Platte lateral vor; diese ist nach ventrolateral gekrümmt, sie liegt ventral vom Olfactorius, ventromedial vom caudalen Teile des Nasensackes; diese Knorpelplatte wurde von W. K. Parker (1882) als *Cornu trabeculare* bezeichnet. An der zum Plattenmodell verwendeten Serie ist noch eine kleine Besonderheit zu erwähnen, die bei anderen Serien dieser Entwicklungsperiode sich nicht fand. Es springt, nur auf der rechten Seite, am caudalen Ende des Planum orbitonasale eine kleine Leiste lateralwärts vor; Beziehungen zu einem Muskel oder anderen besonderen Weichteilen hat diese Leiste nicht.

Als neuer Skeletteil ist die *Cartilago supraorbitalis* aufgetreten. Sie stellt einen Knorpelstab dar, welcher von der rostralen Kuppe der Ohrkapsel, mit der er fest verwachsen ist, ausgeht; der Knorpel läuft dorsomedial über den Bulbus, lateral am Mittelhirn entlang und nähert sich dorsalwärts etwas ansteigend der Medianen. Ihr Ende findet die *Cartilago supraorbitalis* in der Furche zwischen *Saccus dorsalis* und Mittelhirn nahe der Mittellinie, erreicht aber den Knorpelstab der anderen Seite nicht ganz.

Splanchnocranium. (Fig. 13, 14, Taf. B.) Das Skelet von Kiefer- und Kiemenbogen hat sich sehr weitgehend vervollständigt. Das *Palatoquadratum* lässt eine *Pars quadrata* und *palatina* unterscheiden. Die *Pars quadrata* ist eine Knorpelplatte, welche in der Seitenwand der Mundhöhle gelegen ist; ihr dorsaler Rand läuft in einigem Abstände parallel und ventrolateral von der Trabekel; caudalwärts endet die *Pars quadrata* mit einem Fortsatz, der die Verbindung zur Hyomandibel vermittelt. Ausserdem verbindet dichtes Vorknorpelgewebe den caudalen Teil der *Pars quadrata* ventral vom Ganglion trigemini mit der Trabekel; dies ist die erste Andeutung der später sich hier ausbildenden Anlagerung des *Palatoquadratum* an den Hirnschädel. Rostral etwa in der Höhe des Opticus hört die *Pars*

quadrata auf; ventral verbindet sie sich mit der Mandibula, dorsal setzt sie sich in die Pars palatina palatoquadrati fort. Letztere zieht allmählich sich verjüngender Knorpelstab parallel der Trabekel ventromedial längs des Bulbus rostralwärts und endet etwa in der Höhe des Olfactoriusursprunges.

Die Mandibel liegt im Boden der Mundhöhle. Sie legt sich mit ihrem verdickten caudalen Ende der Pars quadrata palatoquadrati an; die beiden Knorpel sind durch ein dicht-zelliges Gewebe, welches als Vorknorpel bezeichnet werden könnte, verbunden; ein Gelenkspalt ist noch nicht gebildet. Die Mandibel zieht rostralwärts und sogleich medianwärts weiter, nimmt an Umfang immer mehr ab und endet in der Höhe des vorderen Hirnendes; sie stösst hier mit dem Knorpel der anderen Seite zusammen, zellreicher Vorknorpel verbindet die beiden Mandibeln.

Im Hyalbogen sind Hyomandibel, Interhyale, Keratohyale und Hypohyale erkennbar geworden. Die einzelnen Skeletstücke sind zwar gut voneinander abzugrenzen, hängen aber an den Grenzen durch zellreichen Jungknorpel miteinander zusammen, Gelenke sind also noch nicht gebildet. Die Hyomandibel ist eine längliche Knorpelplatte, welche ventral sich den Seitenteilen der Ohrkapsel anlegt, und zwar dem vorderen Teile der Prominentia ampullae lateralis und von hier in schräg ventralwärts abfallender Linie bis über die Austrittsstelle des Truncus hyoideomandibularis facialis. Die Hyomandibel ist durch zellreiches Knorpelgewebe synchondrotisch mit der Ohrkapsel verbunden. Nur an der Prominentia ampullae lateralis ist zwischen Hyomandibel und Ohrkapsel eine schmale Schicht von Bindegewebe gelegen, die Ohrkapselwand zeigt hier, wie oben beschrieben wurde, eine seichte Fossa hyomandibularis als ersten Anfang der Gelenkpfanne für die Hyomandibel. Rostral geht von der Hyomandibel ein Fortsatz aus, welcher sich ventral dem caudalen Ende des

Palatoquadratum anlegt, caudal geht die Hyomandibel bis an die Wurzel des Kiemendeckels heran. Die Platte der Hyomandibel wird vom Truncus hyoideomandibularis facialis durchbohrt.

Das Interhyale ist ein sehr kurzer Knorpelstab, welcher den ventralen Rand der Hyomandibel mit dem caudalen Ende des Keratohyale verbindet. Letzteres zieht als dicker Knorpelstab rostralwärts und zugleich medianwärts. An seinem rostralen Ende liegt das kleine Hypohyale, welches mit dem gleichnamigen Knorpel der anderen Seite median zusammenstösst.

Die Kiemenskeletbögen sind einfache Knorpelspannen, die in rostrocaudaler Reihe an Länge abnehmen. Sie beginnen median am Mundhöhlenboden und reichen im ersten und zweiten Kiemenbogen bis an das Dach der Mundhöhle, in den caudalen Bögen enden sie schon nach kürzerem Verlaufe. Ein langes Basibranchiale liegt median im Mundhöhlenboden. Es beginnt caudal hinter den Hypohyalia, mit denen es durch verdichtetes Mesenchymgewebe verbunden ist, und reicht bis an das ventrale Ende des dritten Kiemenbogens. Der erste und zweite Kiemenskeletbogen legen sich seitlich dem Basibranchiale an, der dritte stösst an sein caudales Ende.

Stadium V. Gesamtlänge des Tieres 20 mm.

(Fig. 16, Tafel E, Fig. 17—20, Tafel C.)

Die Entwicklung des Primordialcranium vollzieht sich jetzt weiterhin in Bahnen, die in den Hauptzügen durch Untersuchungen an anderen Formen bekannt sind, besonders zeigen sich mannigfache Anklänge an die Befunde bei Selachiern sowohl wie bei Teleostiern. Es soll deswegen genauer nur noch ein schon sehr viel weiter ausgebildeter Zustand des Primordialcranium von *Lepidosteus osseus* beschrieben werden. Wo es zum Verständnis der Entwicklung nötig ist, werde ich aus

zwischenliegenden Stadien ergänzende Mitteilungen einfügen können. Zur Ausfüllung der grossen Lücke, die noch zwischen dem jetzt zu beschreibenden Stadium und dem früher Mitgeteilten bleibt, fehlt mir zurzeit das Material. Es werden sich aber immerhin schon eine Reihe interessanter Vergleiche mit den damals beschriebenen Befunden anstellen lassen.

Äusserer Entwicklungsgrad. Durch völligen Schwund des Dottersackes und weiteres Auswachsen und Strecken des Kopfes hat das junge Tier jetzt typische Fischform angenommen. Der Kopf hat im Verhältnis zum übrigen Körper wieder stark an Grösse zugenommen; am Kopfe selbst ist besonders die Verlängerung des vor den Augen gelegenen rostralen Abschnittes auffallend (Fig. 16). Ein Mittelhirnhöcker ist nicht mehr erkennbar. Die vordere Fläche des stumpfen rostralen Kopfendes trägt nur noch die Reste einiger Saugnäpfe. Der Mund hat sich durch Vorwachsen der Kiefer zu einer langen Fischschnauze entwickelt. Die Nase liegt seitlich am rostralen Ende der Schnauze im grossen Abstände vor den Augen. Die äussere Nasenöffnung hat sich in ein rostrales und caudales Nasenloch geteilt, welcher Vorgang im vorigen Stadium schon in den Anfängen zu erkennen gewesen war. Der Kiemendeckel ist erheblich caudal und ventral ausgewachsen, die ventralen Ränder beider Kiemendeckel überdecken sich gegenseitig. Die Brustflossen, deren rostraler Rand wieder vom Kiemendeckel verdeckt wird, haben sich zu typisch gebauten Flossen entwickelt; sie springen als freie Platten weit vor, ihre Ansatzlinie am Rumpf verläuft fast transversal. Die Bauchflossenanlagen heben sich erst als kleine Falten vom Rumpfe ab.

Kopfdarm. Der Kiefer-Kiemenapparat ist jetzt in fast allen Teilen so entwickelt, wie er beim erwachsenen Tiere beobachtet und beschrieben ist und wie er bei allen Ganoiden und Teleostiern in prinzipiell gleicher Weise sich findet. Eine genauere Beschreibung kann deshalb unterbleiben. Am Kiemen-

deckel ist die Hyoidkieme in erster Anlage zu erkennen, von der Pseudobranchie findet sich noch nichts. Das Kiemenbogengebiet erstreckt sich caudalwärts bis in die Höhe des Nervus VII; es hat sich demnach noch weiter verschoben und reicht über das Niveau der caudalen Vaguswurzel rückwärts hinaus. Die Spritzlochanlage (Fig. 16, Spr.) hat ihre volle Ausbildung erreicht, sie nimmt nach den Untersuchungen von Fr. W. Müller (1897) später nur noch an Grösse zu, lässt aber keine neuen Bildungen mehr entstehen. Direkt vor dem Zungenbeinbogen senkt sich beiderseits das Dach der Mundhöhle zu einer breiten trichterförmig verjüngten Tasche ein. Daran schliesst sich ein kleiner Kanal an, der vor der Hyomandibel dorso-lateralwärts ansteigt und bald sich an den Boden der vorderen Ohrkapselkuppel anlegend endet. Aus der dorsalen Wand dieses Kanales steigt ein zweiter an — *Recessus dorsalis spiracularis* —, welcher lateral um die Ohrkapsel herumläuft und dorsal auf dem Dach der Ohrkapsel endet. Der *Recessus dorsalis* ist zum Teil vom Knorpel der Ohrkapsel umwachsen, liegt also in einem *Canalis spiracularis* des Cranium; sein Ende liegt dorsolateral auf dem Schädel kurz hinter der Stelle, an welcher der *Ramus oticus ophthalmici lateralis* austritt. Die allgemeine Anordnung ist demnach die gleiche wie im vorigen Stadium; nur hat sich in der ganzen Spritzlochanlage ein feines Lumen gebildet. Das Epithel, welches bisher sich wie das Epithel des Rachens verhielt, hat sich an der medialen Wand des *Recessus dorsalis spiracularis* spezifisch differenziert; es ist hier ein typisches Sinnesepithel. An diese mediale Wand des *Recessus dorsalis* treten feine Zweige des *Ramus oticus* heran.

Im Gehirn (Fig. 16) sind einige weitere Differenzierungen aufgetreten. Das Gehirn hat sich im ganzen verlängert und gestreckt, vorwiegend im Vorderhirngebiete. Die Bodenplatte des Hinterhirnes ist verhältnismässig stark verdickt, besonders in

den vorderen Teilen, welche zum Mittelhirnboden ansteigen. Ebenso haben die Kleinhirnanlagen sich vergrössert; zwischen den beiden Anlagen sind Commissurenfasern aufgetreten, so dass in dem Gebiete zwischen den zwei Kleinhirnhälften das Hinterhirndach nicht mehr rein ependymatös ist. Vom Mittelhirn ist nur zu erwähnen, dass es sich wieder weiter über das Hinterhirn herüber geschoben hat. Die Epiphyse beginnt unregelmässige Ausbuchtungen zu entwickeln; ihre Wand besteht aus Cylinderzellen, die etwas niedriger geworden sind als im jüngeren Stadium. Der Saccus dorsalis hängt jederseits lateralcaudalwärts bis neben die Epiphyse und den Anfangsteil des Mittelhirnes über. Die Paraphyse ist länger ausgezogen, die Zellen ihrer Wand haben sich weiter abgeflacht. An der Vorderhirnbodenplatte ist ein weiteres caudalwärts gerichtetes Auswachsen des Infundibulum zu erkennen; zur Absetzung des Saccus-vasculosus-Gebietes ist es noch nicht gekommen. Die Lobi olfactorii haben in erheblichem Masse an Grösse zugenommen und sich rostralwärts vorgeschoben; grösstenteils liegen sie vor der Lamina terminalis nebeneinander. Der Hirnventrikel setzt sich in jeden Lobus olfactorius fort.

Hirnnerven und Sinnesorgane. Bei der Beschreibung des Hirnnervenbefundes sei auf die Rekonstruktionsfiguren dieses und des vorigen Stadiums verwiesen (Fig. 10 und 16, Taf. D, E); die Rekonstruktionen ergänzen sich gegenseitig, da bei beiden einzelne Teile in verschiedener Weise fortgelassen sind, um das einzelne Bild nicht zu sehr zu überladen. Ich werde nur die Ursprungsverhältnisse und Hauptverzweigungen beschreiben, da ich den vorliegenden Beschreibungen der Endramifikation nichts Neues hinzuzufügen habe.

Das Geruchsorgan hat sich in ganz ausserordentlichem Masse rostralwärts vorgeschoben; es liegt weit vor dem Hirne am Ende des Kopfes. Der Nasensack ist noch einheitlich gestaltet, es zeigen sich nur die ersten Anfänge einer Falten-

bildung der Wandung. Die im vorigen Stadium schlitzförmige Nasenöffnung hat sich in ein rostrales und caudales Nasenloch geteilt, welche durch eine breite Brücke getrennt werden. Der Olfactorius (Fig. 16, Ol.) ist zu einem langen Nerven ausgewachsen. Er entspringt ventrolateral und rostral aus dem Lobus olfactorius, verlässt das Cavum cerebrale cranii durch das Foramen olfactorium evchens, läuft längs des weiter unten zu beschreibenden knorpeligen Rostrum, ruhend auf dessen lateral vorspringenden Flügelplatten, rostralwärts und tritt nach langem Verlaufe von caudal her an die mediale Wand des Nasensackes.

Auch das Auge hat sich rostralwärts vorgeschoben, aber nur in sehr geringem Grade. Es liegt neben dem Vorderhirne, reicht nicht mehr caudalwärts in das Hinterhirngebiet. Die Lobi olfactorii springen vor das Auge rostralwärts noch vor. Der Opticus (Fig. 16, Opt.) verläuft ventral- und etwas rostralwärts, er erreicht schon nach sehr kurzem Verlaufe den Bulbus. Aus der Verlaufsrichtung des Opticus ist deutlich abzulesen, in welchem Grade sich das Auge am Hirn entlang vorgeschoben hat.

Der Oculomotorius (Fig. 16, Ocm.) entspringt mit breiter Wurzel, die in zwei Bündel zerfällt, ventral aus dem Mittelhirn an der Stelle, wo dieses das Mittelhirnpolster (Gaupp [1905]) überbrückt; er läuft in dem Mittelhirnpolster ventrolateralwärts an den caudalen Pol des Bulbus. Ein kurzer Ramus superior tritt an den Rectus superior bulbi (Fig. 16, R.s.) heran. Um den caudalen Rand dieses Muskels herum geht der Rest des Oculomotorius, als Ramus inferior zu bezeichnen, ventralwärts weiter. Hier zieht der Nerv rostral vor dem Ophthalmicus profundus vorbei, nimmt einen Ramus anastomoticus dieses Nerven auf und schwillt nun durch Einlagerung von Ganglienzellen sehr erheblich an. Der Ramus inferior oculomotorii liegt jetzt ventromedial am Bulbus. Der Nervenstamm nimmt wieder an Umfang ab, entsendet einen

kurzen Ramus ciliaris (Fig. 16, Ci.) in den Bulbus herein, versorgt weiterhin mit kurzen Ästen die Musculi recti inferior und medialis bulbi und geht mit langem Endaste ventromedial längs des Bulbus hinziehend zum Obliquus inferior bulbi (Fig. 16, Ob.i.).

Der Nervus trochlearis (Fig. 16, Tro.) entspringt caudal vom Oculomotorius aus dem Mittelhirn, und zwar ventral aus dem Teil, welcher über das Hinterhirn herübergeschoben ist. Der Nerv läuft zunächst in der Furche zwischen Mittelhirn und Hinterhirn rostralwärts, zieht weiterhin im Mittelhirnpolster lateralwärts und tritt hier durch die Dura mater hindurch. Nun ist der Nerv anfangs dorsomedial, dann ventrolateral von den Nervi ophthalmici und supraorbitalis am Bulbus entlang rostralwärts zu verfolgen, um sich nach langem Verlaufe in den Obliquus superior bulbi (Fig. 16, Ob.s.) einzusenken.

Der Abducens (Fig. 16, Abd.) entspringt mit zwei Wurzelfäden weit caudal aus dem ventralen Teil des Hinterhirnbodens in der Höhe der Glossopharyngeuswurzel. Der Nerv zieht als sehr feiner Stamm längs des Hirnbodens rostralwärts, medial am Ganglion des Facialis und Trigeminus entlang. An der Wurzel des Processus basipterygoideus stösst der Nerv auf den Rectus lateralis und senkt sich sofort in den Muskel ein.

Der Ophthalmicus profundus (Fig. 16, Oph.pr.) entspringt mit rundlicher Wurzel ventrolateral aus den rostralen Teilen des Hinterhirnes. Er liegt hier medial vom Trigeminusganglion, zieht dann nach Durchbohrung der Dura mater auf dieser entlang rostralwärts und schwillt zu einem grossen Ganglion an, welches sich dorsalwärts in die Höhe zieht. Hier geht ein kurzer Ramus anastomoticus an den Ramus inferior oculomotorii heran. Der Hauptstamm läuft über den Oculomotorius lateral hinweg, steigt dorsalwärts an und zieht nun dorsomedial vom Bulbus rostralwärts, wo er weithin gegen die Schnauze zu verfolgen ist.

Der Trigemini (Fig. 16, Tri.) entspringt mit zwei starken, nebeneinander befindlichen Wurzeln caudal vom vorigen Nerven aus dem Seitenteil der Hinterhirnbodenplatte. Der Stamm liegt hier medial von den Ganglien des Facialis und Ophthalmicus lateralis. Sehr bald schwillt der Trigemini zu einem mächtigen Ganglion an, welches anfangs auf dem Processus basipterygoideus, dann weiterhin frei hinter dem Bulbus gelegen ist. Dorsalwärts geht aus dem Ganglion der Ophthalmicus superficialis trigemini hervor, welcher sich dem Ophthalmicus profundus nahe anlegt und den gleichen Weg wie dieser dorsomedial am Bulbus entlang nimmt. Der Rest des Ganglion, der Truncus maxillomandibularis trigemini (Fig. 16, Max.mand.) gibt zunächst einen kurzen Ast an Muskeln des Oberkiefers ab, nimmt dann von caudal eine breite Anastomose vom Facialis auf, tritt lateralwärts, zieht auf der dorsalen Kante des Palatoquadratum entlang und zerfällt schliesslich in den Ramus maxillaris und mandibularis.

Der Facialis (Fig. 10, Fac.) entspringt eine Strecke weiter caudal aus den Seitenteilen des Hinterhirns. Sofort geht er in sein grosses Ganglion über, aus welchem die Äste entspringen. Die Äste treten durch einzelne Öffnungen aus dem Schädel heraus. Der Truncus hyoideomandibularis tritt unter der rostralen Ohrkapselkuppel in schräg nach ventrolateral und caudal gerichtetem kurzem Kanale aus dem Cavum cranii heraus; er liegt nun medial von der Hyomandibel und entsendet hier kurze Äste an die Muskulatur des dorsalen Hyalbogenendes, sowie einen längeren Ramus opercularis facialis (Fig. 10, Op.f.) in den Kiemendeckel. Der Stamm durchbohrt weiterhin die Hyomandibel und zerfällt dann sehr bald in den Ramus hyoideus (Fig. 10, Hy.f.) und Ramus mandibularis facialis (Fig. 10, Mand.f.). Letzterer Nervenast versorgt die Sinnesorgane des Mandibularkanales.

Der Nervus palatinus (Fig. 10, Pa.f.) löst sich ventral aus den rostralen Teilen des Ganglion faciale, durchbohrt den Schädelboden an der Wurzel des Processus basipterygoideus und ist nun weithin am Mundhöhlendach zu verfolgen. Das rostrale Ende des Facialis senkt sich in den Truncus maxillo-mandibularis trigemini ein.

Der Ophthalmicus lateralis (Fig. 10, Oph.l.) entspringt dorsal von dem Facialis aus den Seitenteilen des Hinterhirns; auch er geht sofort in sein Ganglion über. Zunächst löst sich der Ramus oticus (Fig. 10, Ot.) vom Ganglion; dieser Nerv tritt ventral vor der Ohrkapselkuppel in die Schädelwand ein und läuft in ihr dorsolateralwärts. Der Nerv kommt aus dem Schädelknorpel heraus direkt vor dem Ende des Recessus dorsalis spiracularis. Sinnesorgane der Seitenlinie dieser Region und die neuroepithelial verdickte Partie des Recessus dorsalis spiracularis sind die Teile, welche vom Ramus oticus versorgt werden. Das Ganglion ophthalmici lateralis tritt vor der Ohrkapsel aus dem Cavum cranii heraus und zerfällt in seine beiden Endäste. Der Ramus supraorbitalis ophthalmici lateralis (Fig. 10, Su. orb.) steigt dorsalwärts an und versorgt die Sinnesorgane des Supraorbitalkanales; der Nerv geht den gleichen Weg wie der Ophthalmicus profundus und Ophthalmicus superficialis trigemini, denen er direkt anliegt, über den Bulbus dorsomedial hinwegziehend. Der Ramus infraorbitalis ophthalmici lateralis (Fig. 10, In. orb.) tritt ventralwärts und zieht ventromedial am Bulbus entlang, die Sinnesorgane des Infraorbitalkanales versorgend.

Die Ganglien des Trigeminus, Facialis und Ophthalmicus lateralis liegen eng aneinander ventromedial unter der vorderen Ohrkapselkuppel in der Trigemino-facialiskammer. Der Trigeminus liegt medial, der Facialis ventrolateral, der Ophthalmicus lateralis dorsolateral in diesem Raume. Bei Beschreibung der

jüngeren Stadien wurde erwähnt, dass es nicht möglich war, die Beziehungen des Ophthalmicus lateralis und Facialis zueinander genau festzustellen. Es gelang nun das Bild zu klären. Es wurden lückenlose Querschnittserien von 6 μ Schnittstärke angefertigt und die Achsencylinder mit Hämatoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain gefärbt. So liess sich mit Sicherheit feststellen, dass tatsächlich der Ophthalmicus lateralis vom Facialis völlig abzutrennen ist. Nur an einer Stelle findet ein Faseraustausch statt. Es treten Fasern aus dem Ophthalmicus lateralis in das Facialisganglion über und von dort sofort weiter in den Truncus hyoideomandibularis. Der übrige Facialis erhält keine Fasern aus dem Ophthalmicus lateralis. Die Trennung in Facialis und Ophthalmicus lateralis scheint mir für den ganzen Nervenkomplex dadurch berechtigt zu sein. Es scheint mir zudem wahrscheinlich, wenn auch durch den mikroskopischen Befund nicht sicher nachweisbar, dass die Elemente des Ophthalmicus lateralis in den Ramus mandibularis facialis eintreten. Es würden dann sämtliche Seitenorgane des Vorderkopfes vom Ophthalmicus lateralis versorgt werden.

Der Acusticus (Fig. 16, Ac.) entspringt aus dem Hinterhirn zwischen dem Facialis und Ophthalmicus lateralis. Er läuft auch zwischen den Ganglien des Facialis und Ophthalmicus lateralis hindurch, bildet dann sein eigenes grosses Ganglion und tritt an die einzelnen Teile des Labyrinthorganes heran.

Das Labyrinthorgan hat an Grösse weiter zugenommen; es schiebt sich caudalwärts bis fast in die Höhe des vereinigten Vagusstammes vor. Der Sacculus ist grösser ausgewachsen. Die Furche zwischen Utriculus und caudalem Sacculuspol hat sich vertieft.

Der Glossopharyngeus (Fig. 16, Gl.) ist mit der vorderen Vaguswurzel so innig zu einem Stamm vereint, dass er geradezu als ein Ast dieses Stammes erscheint. Er entspringt

aus den Seitenteilen des Hinterhirns in einigem Abstände caudal von dem letzten oben beschriebenen Hirnnerven. Zunächst läuft der Nerv mit der vorderen Vaguswurzel zwischen Hirn und Labyrinthorgan caudalwärts, biegt dann scharf ventral um und tritt lateralwärts in den Spaltraum ein, welcher zwischen caudalem Sacculuspol und Utriculus sich befindet. Das Cavum cranii verlässt der Glossopharyngeus ventrolateral durch die Seitenwand der Fossa sacculi. Jetzt schwillt der Nerv zu einem grossen Ganglion an, welches der Ohrkapsel ventrolateral direkt anliegt; aus dem Ganglion gehen die einzelnen Äste dorsal-, rostral- und ventralwärts hervor. Der *Ramus dorsalis glossopharyngei* (Fig. 16, D.gl.) läuft dem Perichondrium der Ohrkapsel anliegend dorsalwärts zu den Sinnesorganen der Seitenlinie dieses Gebietes. Der *Ramus posttrematicus glossopharyngei* (Fig. 16, Po.gl.) tritt ventral- und anfangs auch caudalwärts gerichtet in den ersten Kiemenbogen herab. Rostral vor ihm geht ein kurzer Nervenast aus dem Ganglion hervor, welcher an Muskeln des dorsalen Endes des ersten Kiemenbogens herantritt und die Schleimhaut zwischen dem ersten Kiemenbogen und Hyalbogen versorgt. Rostral verlässt der *Ramus pharyngeus glossopharyngei* (Fig. 16, Ph.gl.) das Ganglion. Er ist am Dache des Kiemen-darmes bis gegen die Spritzlochtasche zu verfolgen.

Der *Vagusursprung* dehnt sich über eine lange Strecke der Hinterhirnseitenwand aus vom Glossopharyngeus an bis gegen die Hirn-Rückenmarksgrenze. Es lassen sich wieder eine grosse vordere und eine in zahlreiche Fäden zerfallende hintere Wurzel unterscheiden. Die vordere Vaguswurzel entspringt als ein Stamm gemeinsam mit dem Glossopharyngeus. Sie läuft längs der Hirnseitenwand caudalwärts und stösst in der Höhe des caudalen Poles der Ohrkapsel auf die hintere Vaguswurzel. Diese entspringt mit einer grossen Reihe von Wurzelfäden, welche vorn rostral und caudal zusammentreten zur Bildung

des Wurzelstammes, welcher reichlich Ganglienzellen enthält. Der caudale Wurzelstamm läuft ventral- und lateralwärts und vereinigt sich beim Austritt aus dem Schädel mit der vorderen Wurzel. Der vereinigte Vagusstamm verlässt den Schädel in schräg ventrolateral und caudal gerichtetem Verlaufe hinter der caudalen Ohrkapselkuppel. Der Nerv bildet sogleich ein grosses Ganglion, welches lateral dem Schädelboden anliegt; dieses zerfällt sehr bald in die *Pars branchialis vagi*, welche abwärts zu den Kiemenbögen tritt und die *Pars lateralis vagi* (Fig. 16, Lat.va.), welche an die Sinnesorgane der Seitenlinie lateralwärts herantritt. Es lässt sich feststellen, dass die vordere Vaguswurzel im wesentlichen in die *Pars lateralis vagi* übergeht, die hintere Wurzel nur in die *Pars branchialis*. Von der *Pars lateralis vagi* ist nur ein Schädelast zu erwähnen, der *Ramus dorsalis vagi* (Fig. 16, D.va.). Dieser entspringt vom Vagus direkt nach dem Austritt aus dem Schädel; er läuft an der Seitenwand des Schädels in die Höhe und versorgt die Sinnesorgane der Schleimkanalquercommissur, welche hier die beiden Seitenlinien verbindet. Die *Pars branchialis vagi* versorgt den zweiten bis fünften Kiemenbogen und den entsprechenden Abschnitt der dorsalen Darmwand. Der rostrale Teil des Ganglion vagi schiebt sich über das dorsale Ende des ersten Kiemenbogens; er ist vom Hauptganglion als besonderer Teil abgesetzt — Ganglion branchiale II vagi. Aus diesem Ganglionabschnitt geht ein *Ramus posttrematicus* in caudal stark konvexem Bogen in den zweiten Kiemenbogen herab: *Ramus posttrematicus II vagi* (Fig. 16, Po.va.II.). Rostralwärts tritt ein feiner Nerv aus dem Ganglion branchiale vagi, welcher an dem Dach der Darmhöhle median von dem Kiemenbogenende eine Strecke weit entlang zu verfolgen ist: *Ramus pharyngeus vagi* (Fig. 16, Ph.va.). Die übrige *Pars branchialis vagi* erstreckt sich über die dorsalen Kiemenbögenenden caudal-

wärts und senkt sich entsprechend mit ihnen etwas ventralwärts. Aus ihr gehen Äste herab in die Kiemenbögen, welche längs der caudalen Wand der einzelnen Spalten herablaufen: *Rami posttrematici III—V vagi*. Ausser diesen grossen *Rami posttrematici* gehen nun noch aus der *Pars branchialis vagi* eine Reihe kürzerer Äste hervor, welche das Dach der Mundhöhle und die Muskeln zwischen den dorsalen Kiemenbogenenden versorgen. Einzelne Nervenstränge sind an der vorderen Wand der Kiemenspalten herab zu verfolgen. Stärkere *Rami praetrematici vagi* konnte ich aber nicht auffinden. Caudalwärts setzt sich die *Pars branchialis vagi* als *Ramus intestinalis* fort. In der Rekonstruktion ist die *Pars branchialis* wieder so weit eingetragen, als die Kiemenbogenregion caudalwärts reicht. Es ist so die Gesamtausdehnung des Kiemenbogenapparates caudalwärts zu ersehen, in gleicher Weise wie die Lage der *Rami posttrematici* benutzt werden kann, um die dorsalen Kiemenbogenenden in ihrer Projektion auf die Medianebene zu bestimmen.

Myotome und Spinalnerven des Hinterkopfes (Fig. 16, Taf. E). Die Spinalnerven und Myotome des Hinterkopfes verhalten sich fast genau wie in dem vorigen Stadium, es sind nur kleine, aber in prinzipieller Hinsicht nicht unwichtige Veränderungen eingetreten. Beiderseits liegen ventral vom Vagus wieder die ventralen Nervenwurzeln *IV^v* und *V^v*, welche lateralwärts durch den Knorpel der occipitalen Seitenwand hindurch zu ihrem Muskelgebiete ziehen. Dann folgt die Reihe der typisch zweiwurzeligen Spinalnerven. Nervus *IV^v* ist ein dünner, aber gut verfolgbarer Nerv; die folgenden sind alle sehr kräftig entwickelt. Nervus *VI* sendet einen sehr feinen, die folgenden Nerven kräftige Äste in die Brustflosse. Die caudale Wurzel des Vagus reicht mit ihren letzten Ursprungsfäden wiederum bis in die Höhe des Nervus *V^v*. Während nun im vorigen Stadium die Nerven sämtlich in ihrem Anfangsteil von dorso-

caudal nach ventrorostral gerichtet waren, sind jetzt darin gewisse Änderungen eingetreten. Nervus IV^v läuft von dorso-rostral nach ventrocaudal, Nervus V^v fast rein von dorsomedial nach ventrolateral; am Nervus VI entspringt die ventrale Wurzel erheblich weiter caudal wie die dorsale, sodass letztere von rostral an die ventrale Wurzel herantritt. Als individuelle Variation will ich erwähnen, dass in einem Falle der Nervus VI^d der einen Seite sich nicht mehr mit dem zugehörigen Nervus VI^v vereinigte, sondern vorher frei endete, ohne durch die Rückenmarkshäute herauszutreten. Die erwähnte, allgemein vorkommende Inkongruenz im Ursprung des Nervus VI^d und VI^v kann nur auf einer caudalwärts erfolgten Verschiebung des Ursprunges des Nervus V^v beruhen; denn Nervus VI^d entspringt wie in früheren Stadien an der Grenze von Rückenmark und erweitertem Hirn. Wir müssen demnach im Verhalten der Nerven IV^v, V^v und VI eine gewisse Verschiebung des Ursprungsgebietes der ventralen Wurzeln caudalwärts erkennen.

Die Reihe der Myotome zeigt ebenfalls Zeichen dieser Verschiebung caudalwärts. Ihr rostraler Rand hat sich auch etwas weiter caudalwärts zurückgezogen, sodass das erste Myotom, besonders in den mittleren Teilen, auf einen schmalen Streifen beschränkt ist. Auch das zweite Myotom ist noch schmaler als die folgenden. Die Septa intermuscularia selbst, deren Anheftungslinien an der Chorda in der Rekonstruktion angegeben sind, sind sehr stark schräg gestellt, ihre Anheftung an der Chorda ist der am meisten rostral gelegene Teil; die einzelnen Myotome decken sich dachziegelartig.

Gegenüber dem vorigen Stadium sind demnach die wichtigsten Veränderungen: Der Glossopharyngeus und Vagus verlaufen noch schärfer caudalwärts, um in das Kiemenbogengebiet zu gelangen, welches jetzt bis in die Höhe des Nervus VII reicht. Dadurch sind die Myotome und Spinalnerven noch weiter

zurückgedrängt, ohne dass es zum Schwunde einzelner Teile gekommen wäre.

Skelet (Fig. 17—20, Taf. C). Die *Chorda dorsalis* reicht rostral noch eben soweit vor wie im vorigen Stadium. Ihr rostrales Ende ist stark zugespitzt, die Chordahüllen sind aber noch völlig von Chordagewebe, welches keine Reduktionserscheinungen zeigt, ausgefüllt. Es ist also wohl zu einem relativen Zurückbleiben der Chorda gekommen, indem sie nicht mehr in einem dem Entwicklungsstadium entsprechendem Masse an Volumen zugenommen hat, eine eigentliche Chordarückbildung ist aber noch nicht eingeleitet. Durch das Auswachsen des Infundibulum caudalwärts ist der Abstand von Chordaspitze und Infundibulum sehr klein geworden (drei Schnitte à 10 μ).

Neurocranium. Die Schädelanlage hat sich weiter vervollständigt, es ist besonders der vordere Teil des Schädels in der Ausbildung stark fortgeschritten, während in der Labyrinth- und Occipitalregion die weitere Differenzierung im wesentlichen sich in den schon im vorigen Stadium angewiesenen Bahnen abspielt. An einigen Stellen stossen die Knorpelhälften des Schädels dorsal über dem Gehirn aneinander und bilden so einen dorsalen Abschluss des Cavum cranii.

Occipitalregion. Die occipitale Seitenwand ist kräftig ausgewachsen, während der Boden der Occipitalregion wie bisher im wesentlichen nur von der Chorda und ihren schmalen parachordalen Knorpelbelägen gebildet wird. Caudal geht die occipitale Seitenwand in die Wirbelsäule kontinuierlich über, rostral ist sie in Verbindung getreten mit der Ohrkapsel. Als Grenze gegen die Labyrinthregion betrachte ich wieder die Austrittsstelle des Vagus. Der parachordale Knorpelbelag liegt als einheitliche Masse seitlich der Chorda an bis hinter den Nervus VV, dann zieht er sich wieder in eine dorsolaterale und ventrolaterale Parachordalspange aus. Bis caudal hinter

den Nervus IV^v haben die Parachordalia die Chorda ventral umwachsen im Anschluss an den entsprechenden Knorpelbelag in der Labyrinthregion. Von den Parachordalia steigt nun bogenförmig die occipitale Seitenwand dorsolateral an; oberhalb der Austrittsstelle des Vagus, Nervus IV^v und V^v, biegt dann die Seitenwand dorsomedialwärts um. Die ventrale Hälfte der Seitenwand sieht demnach ventrolateralwärts, die dorsale Hälfte dorsolateralwärts. Im allgemeinen ist das Umbiegen des ventralen in den dorsalen Teil ein allmähliches, nur direkt caudal hinter dem Vagusaustritt ist der Übergang ein schrofferer, so dass hier die Andeutung einer Crista occipitalis lateralis von aussen zu erkennen ist. Ventral vom Vagus geht die occipitale Seitenwand in den Schädelboden der Labyrinthregion über, dorsal über dem Vagus verschmilzt sie mit der caudalen Ohrkapselkuppel. In diesem rostralen Teile stossen die beiden occipitalen Seitenwände dorsal vom Hirne fast aneinander, zur Bildung eines geschlossenen Daches ist es aber noch nicht gekommen. Die Seitenwand nimmt caudalwärts rasch an Höhe ab und läuft schon vor dem Nervus VII in die dorsolaterale Parachordalspange aus. Durch den ventralen Teil der Seitenwand geht der Nervus IV^v und V^v hindurch, dorsal über den letzten Teil läuft der Nervus VI hinweg auf dem Wege zu seinem Myotom. Dieser letzte Teil der Seitenwand hängt etwas mehr lateralwärts über und biegt nicht mehr nach dorsomedial um. Es wird später ausgeführt werden, dass dieser letzte Teil, über welchen der Nervus VI hinwegläuft, als ein Wirbelbogenrudiment anzusehen ist. Caudalwärts vom Nervus VI besteht die Skeletanlage, wie oben erwähnt jederseits aus einer dorsolateralen und ventrolateralen Parachordalspange. Es tritt hier zunächst der Nervus VII lateralwärts zu seinem Myotom herüber. Caudal von dem Nerven springen flache niedrige Buckel von der Parachordalspange lateralwärts vor, welche als kurze dorsale Bogenstümpfe anzusprechen sind. Hinter diesen Stümpfen tritt

der Nervus VIII heraus. Nun erhebt sich ein breiter Knorpelbogen, welcher den ventrolateralen Umfang des Rückenmarkes umgreift. Dann folgt wieder der Austritt des Nervus IX, ein neuer Knorpelbogen schliesst sich an; dies Bild wiederholt sich weiterhin, wir sind jetzt also im Bereich der echten Wirbelsäule angelangt. Kurz zusammengefasst ergibt sich also folgender Befund: Der parachordale Knorpelbelag geht caudal hinter dem Nervus VI in eine dorsolaterale und ventrolaterale Knorpelspange über, welche sich in die gleichen Teile der Wirbelsäulenanlage fortsetzen. Die echten Wirbelbogen beginnen zwischen Nervus VIII und IX. Davor findet sich zwischen Nervus VIII und VII ein kurzer Bogenstumpf, rostral davor erhebt sich langsam die einheitliche occipitale Seitenwand, welche mit der Labyrinthregion des Schädels verschmilzt. Will man die Occipitalregion gegen die Wirbelsäule abgrenzen, so ist die Grenze vor dem ersten vollentwickelten Bogen an der Stelle des Austritts des Nervus VIII anzusetzen. Es sei gleich hier vorweg bemerkt, dass die definitive Schädelgrenze sich später am Nervus IX ausbildet.

Labyrinthregion. In der Labyrinthregion sind gegen das vorige Stadium nur relativ geringfügige Veränderungen aufgetreten. Die Chorda dorsalis reicht noch ebenso weit rostralwärts wie im vorigen Stadium; ihr vorderer Teil ist nur nicht mehr dicker geworden, also im Verhältnis zum Knorpelschädel verdünnt. Die Parachordalia bilden mit der Chorda bis in die Höhe der Facialiswurzel den Schädelboden, sie enden hier in ihrem medialen Teile mit schmaler rostraler Kante, ihr lateraler Teil zieht in einigem Abstände von der Chorda weiter und geht in die Trabekel der Orbitotemporalregion über. In die Fenestra basicranialis, deren caudaler Teil von den Parachordalia umgrenzt wird, springt die Chordaspitze eine Strecke weit vor. Von der Höhe des Glossopharyngeus ab ist die Chorda ventral von Knorpel umwachsen, wie schon im jüngeren Sta-

dium; dieser ventrale Knorpelbelag der Chorda hat sich auch in den Anfang der Occipitalregion fortgesetzt, wie oben erwähnt wurde.

Die Ohrkapsel hängt jetzt in ganzer Länge massiv knorpelig mit dem Schädelboden zusammen. Andeutungen von Nahtfugen finden sich nirgends mehr. Die einzelnen Teile der Ohrkapsel sollen nicht wieder genau beschrieben werden, da dies in den meisten Punkten eine Wiederholung der Beschreibung des vorigen Stadiums wäre; ich werde nur die Veränderungen hervorheben. Im Boden der Ohrkapsel hat sich die Fossa sacculi mehr vertieft, die Bulla acustica saccularis hebt sich entsprechend aussen schärfer ab. Die Seitenwand der Ohrkapsel wird durch den Canalis semicircularis stärker vorgewölbt; der seitliche Bogengang hat sich im Vergleiche zum Sacculus etwas stärker ventralwärts gesenkt und wölbt somit die Seitenwand um so mehr vor. Die vorgebuchtete Seitenwand verstreicht gegen die caudale Ohrkapselkuppel, rostral springt in ihrer Fortsetzung eine scharfe Leiste lateralwärts vor, welche an der vorderen Ohrkapselkuppel mit einem stumpfen Knorpelvorsprung endet. Die Leiste ist die Crista parotica, der stumpfe Fortsatz die Anlage des Processus postorbitalis. Die Prominentia ampullae lateralis wird durch die Crista parotica fast völlig verdeckt. Die nur wenig vergrößerte Gelenkpfanne für die Hyomandibel wird von der Crista parotica überdacht. Vor der Hyomandibularpfanne wird die Crista parotica von einem Kanale durchbohrt, in welchem der Recessus dorsalis spiracularis gelegen ist. Das Dach der Ohrkapsel ist weiter ausgewachsen, sodass jetzt das Labyrinthorgan völlig von oben gedeckt ist. Die Canales semicirculares posterior und anterior machen sich als leichte Prominenzen am Ohrkapseldach bemerkbar. Zwischen den beiderseitigen caudalen Ohrkapselkuppeln hat das Dach sich über das Hinterhirn hinweg mit dem der anderen Seite vereint — Tectum synoticum.

Bei Betrachtung von innen her ergibt sich ein Bild, welches fast völlig an das erinnert, wie es früher beim jungen Tiere beschrieben wurde. Von der Seitenwand der Fossa sacculi erhebt sich das Septum semicirculare laterale, welches das entsprechende Cavum semicirculare von dem übrigen Schädelraume trennt. Unter dem Dach münden dorsorostral und dorsocaudal über dem Septum semicirculare laterale die Cava semicircularia anterius und posterius. Entsprechend dem Körperwinkel, welchen die drei Bogengänge einschliessen, ist das Dach erheblich verdickt und bildet hier einen den Körperwinkel ausfüllenden Wulst: *Massa angularis* (Gaupp [1908]); an dieser *Massa angularis* setzt sich von ventral her das Septum semicirculare laterale an.

Die caudale Ohrkapselkuppel, von der schon erwähnt wurde, dass in ihrem Bereiche ein Tectum synoticum gebildet ist, ist dorsal über dem Vagus breit mit der occipitalen Seitenwand verwachsen. Ventral vor dem Vagus ist die Knorpelwand als *Prominentia ampullae posterioris* vorgewölbt. Die Betrachtung von innen lehrt, dass das Septum semicirculare posterius vollständig geworden ist, es geht von caudal her in die *Massa angularis* über.

Die vordere Ohrkapselkuppel zeigt keine neu aufgetretenen Besonderheiten. Von aussen sitzen ihr der *Processus post-orbitalis* und die *Crista parotica* an, welche schon oben besprochen wurden. Die Ohrkapselkuppel steigt im ganzen etwas weniger stark dorsalwärts an. Die *Trigeminofacialiskammer* unter der vorderen Ohrkapselkuppel ist jetzt gegen das Cavum cerebrale cranii durch eine gut entwickelte *Dura mater* abgeschlossen. Die Nervenwurzeln treten durch die *Dura mater* in die Kammer ein und verlassen sie durch die im vorigen Stadium erwähnten Ausgangspforten. Die austretenden Nervenstämme gehen in der Hauptmasse in die *Orbitotemporalregion* über, der *Nervus palatinus* durch das gleichnamige Loch des

Schädelbodens zum Mundhöhlendach, der Truncus hyoideomandibularis facialis in schrägem Kanal unter der vorderen Ohrkapselkuppel hindurch, der Ramus oticus ophthalmici lateralis durch seinen Kanal, welcher caudal hinter dem Processus postorbitalis direkt vor der dorsalen Öffnung des Canalis spiracularis mündet.

Im Zusammenhang mit der Bodenplatte der Trigemino-facialiskammer und mit der Trabekel springt eine kleine Knorpelplatte lateral- und rostralwärts vor; an diese Platte legt sich das Palatoquadratum an. Es handelt sich um den ersten Anfang des Processus basipterygoideus. Der Glossopharyngeus tritt an der gleichen Stelle wie im jüngeren Stadium in der caudalen Hälfte der Fossa sacculi durch deren Seitenwand aus. Der Vagus tritt in schräg caudalwärts gerichtetem Kanale unter der caudalen Ohrkapselkuppel hindurch; der Austrittsschlitz des vorigen Stadiums ist jetzt zum Foramen vagi geschlossen dadurch, dass die Ohrkapsel über den Vagus sich mit der occipitalen Seitenwand vereinigt hat.

Das Knorpelskelet der Orbitotemporalregion zeigt recht erhebliche Veränderungen. Es hat die Bildung des Daches begonnen und ist besonders das Cavum cerebrale cranii rostral abgeschlossen. Die beiden Trabekeln, welche in der Fortsetzung der Parachordalia die Fenestra basicranialis umgrenzen, nähern sich rasch einander und verschmelzen schliesslich vor dem Recessus praecopticus zum Planum orbitonasale. In der Höhe der Chordaspitze ist die Fenestra basicranialis wieder etwas verengt, sodass ein Labyrinthteil von einem Orbitotemporalteil unterschieden werden kann. Von dem Planum orbitonasale steigen Knorpelwände empor, welche das Vorderhirnende umhüllen. Bei der Beschreibung des jüngeren Stadiums wurde erwähnt, dass vom Planum orbitonasale caudal hinter dem Olfactorius Leisten aufstiegen, dass ausserdem rostral vor dem Hirnende die Knorpelplatte sich verdickte und ein wenig in die

Höhe schob. Hier sind nun Knorpelwände ausgewachsen, welche lateral und rostral das Hirn umhüllen; über dem Olfactorius sind die Knorpelplatten miteinander verwachsen unter Ausparung einer Öffnung für den Olfactoriusaustritt: Foramen olfactorium evehens. Die seitlichen Platten schieben sich über dem Hirn herauf und vereinigen sich hart vor der Paraphyse miteinander. Eine *Taenia tecti media anterior* verbindet diesen Dachbezirk mit der Knorpelplatte, welche das Hirn rostral deckt; dieser Knorpelstreifen liegt über der Furche, welche die beiden *Lobi olfactorii* trennt. Es wird so durch die unpaare rostrale und die paarigen lateralen Platten, durch das Dach vor der Paraphyse und die *Taenia tecti media anterior* eine relativ vollständige Umhüllung des Vorderhirnendes erreicht. Nur zwei kleine Fontanellen bleiben ausgespart; diese sind durch derbes Bindegewebe verschlossen.

Die *Cartilago supraorbitalis* läuft von der rostralen Ohrkapselkuppel am Mittelhirn seitlich entlang rostral- und dorsalwärts. Die beiderseitigen Knorpel, welche sich im vorigen Stadium hinter der Epiphyse einander näherten, sind jetzt hier miteinander verwachsen. Eine *Taenia tecti media posterior* zieht von hier eine Strecke weit über das Mittelhirn caudalwärts. Von ihrer Vereinigungsstelle hinter der Epiphyse ziehen die Supraorbitalknorpel wieder getrennt weiter, liegen lateral auf den Seitenteilen des *Saccus dorsalis* und gehen rostral schliesslich in das Dach über, welches das Vorderhirn deckt. So ergibt sich folgendes Bild des Schädeldaches: Zu einem geschlossenen Schädeldach ist es noch nirgends in grösserer Ausdehnung gekommen. Vorn deckt die Platte, welche sich vom *Planum orbitonasale* erhebt, das äusserste Vorderhirnende, vor der Paraphyse ist ein Dachplattenstreifen gebildet, ein gleicher hinter der Epiphyse, am meisten caudal das *Tectum synoticum*. Eine grosse Fontanelle lässt so das Mittelhirn und den grössten Teil des Hinterhirnes unbedeckt; die *Taenia tecti*

media posterior beginnt die Fontanelle in zwei symmetrische Hälften zu zerlegen. Epiphyse, Saccus dorsalis und Paraphyse liegen in einer grossen Vorderhirnfontanelle frei zutage. Am rostralen Ende sind die Lobi olfactorii in zwei schmalen Streifen noch nicht von Knorpeln bedeckt; diese zwei schmalen Lücken des Schädeldaches sind durch straffes Bindegewebe verschlossen, die beiden grossen Fontanellen nur durch ein weniger derbes Gewebe gedeckt. Die Seitenwand der Orbitotemporalregion ist noch fast in ganzer Ausdehnung offen; nur rostral ist durch die Seitenplatten, die von der Orbitonasalplatte zum Dach ansteigen, neben dem Vorderhirnende eine Seitenwand gebildet. Von dem Rande dieser Seitenwand entspringen die Musculi obliqui superior et inferior bulbi.

Der letzte Teil des Neurocranium, welcher vor dem bisher beschriebenen cerebralen Abschnitte sich anschliesst, soll als *Rostrum* bezeichnet werden. Die Orbitonasalplatte ist zu einer massiven, sagittal gestellten langen Knorpelplatte ausgewachsen; diese Platte nimmt gegen das Kopfende an Dicken- und Höhendurchmesser ab, sie endet in der Höhe des vorderen Nasensackendes und damit zugleich des vorderen Endes der Mundspalte. Der vor dem Knorpel noch verbleibende Teil des Kopfes ist der von den letzten Resten der Saugnäpfe bedeckte Abschnitt. Von der sagittalen Rostrumplatte, dem *Septum rostri*, springt jederseits eine breite horizontale Knorpelplatte flügelförmig vor; sie sitzt der ventralen Hälfte des *Septum rostri* seitlich an. Gegen das Kopfende zu wird die Platte immer schmaler und endet schliesslich kurz vor dem Ende des *Septum rostri*. Caudalwärts springt die Platte jederseits mit einem plumpen verdickten Fortsatz neben das Vorderende der Schädelseitenwand vor. An der rechten Seite des Modelles ist die Spitze dieses Fortsatzes mit der Schädelseitenwand verwachsen, auf der linken Seite ist eine Verwachsung nicht eingetreten. Die ganze horizontale flügelförmige Platte wird von

W. K. Parker (1882) als *Cornu trabeculare* bezeichnet. Auf diesem „*Cornu trabeculare*“ liegt der Nervus olfactorius auf seinem Wege vom Foramen olfactorium evehens zum Nasensack; mit ihm verlaufen einige Blutgefäße.

Splanchnocranium. Der Kieferbogen ist sehr stark rostral ausgewachsen, entsprechend der Verlängerung des ganzen Vorderkopfgebietes. Das *Palatoquadratum* tritt caudal mit dem Zungenbeinbogen in Verbindung in ähnlicher Weise wie im vorigen Stadium, ausserdem hat es aber am Neurocranium für sein rostrales und caudales Ende feste Stützpunkte gewonnen. Die *Pars quadrata* und *palatina*, welche sich wieder unterscheiden lassen, zeigen in den allgemeinen Beziehungen das gleiche Verhalten wie im jüngeren Stadium. Nur ist insofern eine gewisse Veränderung eingetreten, als der vordere Rand der *Pars quadrata* sich jetzt am Neurocranium rostralwärts weiter vorgeschoben hat bis in die Höhe des vorderen Bulbusrandes. Es ist demnach die *Pars quadrata* relativ stärker in die Länge gewachsen als der entsprechende Teil des Neurocranium. Caudal endet die *Pars quadrata* mit einem kurzen Fortsatz, der ventral vom *Processus basipterygoideus* sich an die *Pars symplectica* der Hyomandibel anlegt. Kurz davor legt sich der dorsale etwas verdickte Rand der *Pars quadrata* an die ventrale Fläche und den rostralen Rand des *Processus basipterygoideus*. Diese feste Anlagerung ist erst ganz kürzlich entstanden. Im Stadium IV bestand hier nur eine aus verdichtetem Zellgewebe gebildete Verbindung der *Pars quadrata palatoquadrati* mit dem Schädelboden. Serien, welche zwischen den Stadien IV und V stehen, zeigen, dass später hier Jungknorpel die *Pars quadrata* mit dem auswachsenden *Processus basipterygoideus* verbindet. Jetzt ist schon ein schmaler Gelenkspalt zwischen den beiden Skeletteilen in Bildung begriffen.

Die *Pars palatina palatoquadrati* ist zu einem langen Knorpelstab ausgewachsen, welcher den Rand der Orbitonasal-

platte und weiterhin dem Cornu trabeculare dicht anliegt; er endet zugespitzt etwa an der Grenze von hinterer und vorderer Rostrumhälfte. Die Pars palatina ist am Ende durch festes Bindegewebe mit dem Cornu trabeculare verbunden.

Das Hinterende der Mandibel, welches zu einem Gelenkkopf verdickt der Pars quadrata palatoquadrati sich anlegt, ist mit dieser rostralwärts vorgeschoben, sodass das Kiefergelenk jetzt ventral vor dem Bulbus liegt. Die Bildung des Kiefergelenkspaltes ist eingeleitet, vielfach geht aber noch das Perichondrium der Mandibel direkt in das des Palatoquadratum über. Vom Gelenkende der Mandibel springt ein kurzer Fortsatz dorsorostral vor, welcher Unterkiefermuskeln zum Ansatz dient. Die beiden Mandibeln stossen in der Höhe der Rostrumspitze aufeinander und sind hier miteinander verwachsen.

Die Hyomandibel hat nur an Grösse zugenommen, ihre Form und Lage aber beibehalten. Mit der Ohrkapsel ist die Hyomandibel noch zum grössten Teile verwachsen; die späteren Grenzen der beiden aneinander stossenden Skeletteile sind zwar schon zu erkennen, es verbindet sie aber noch ein zellreicher hyaliner Knorpel. Eine Fossa hyomandibularis der Ohrkapselseitenwand, wie sie oben beschrieben wurde, ist nur so zu verstehen, dass der hyaline Knorpel der Ohrkapselwand hier in den zellreichen Verbindungsknorpel übergeht in der Weise, dass er eine Gelenkpfanne erkennen lässt, wenn man den Verbindungsknorpel sich fortgenommen denkt. Es beginnt von rostral und caudal her sich Bindegewebe an den Verbindungsknorpel einzuschieben, und damit die Absetzung der Hyomandibel von der Labyrinthwand einzuleiten. Der rostrale Fortsatz der Hyomandibel, welcher die Verbindung zum Kieferbogen vermittelt, schiebt sich als schmaler Knorpelstab am ventralen Rande der Pars quadrata palatoquadrati weit entlang. Trotz der schweren Bedenken, die G a u p p (1905) gegen die bisher gebräuchliche Nomenklatur eingewendet hat, will

ich den Fortsatz doch als *Processus symplecticus* bezeichnen, da eine neue Benennung der hyomandibularen Knorpelabschnitte und Verknöcherungen mit Erfolg erst eingeführt werden kann, wenn ein grösseres Material vergleichend-embryologisch untersucht ist.

Der ventrale Teil des Hyalbogens gliedert sich in *Interhyale*, *Keratohyale* und *Hypohyale*, die sich in gleicher Weise wie im jüngeren Stadium verhalten. Die einzelnen Knorpelstücke sind gut voneinander abzugrenzen, hängen aber noch synchondrotisch zusammen.

Die vier ersten Kiemenskelettbogen lassen jetzt eine Gliederung in *Hypo-*, *Kerato-* und *Epibranchiale* erkennen. Die *Hypo-* und *Keratobranchialia* bilden den ventralen Teil der Kiemenskelettbogen, der von dem Mundhöhlenboden dorso-caudal- und lateralwärts ansteigt. Die *Epibranchialia* biegen nach dorsorostral zurück; ihre Enden liegen im Dach der Mundhöhle und sind zum Teil zu grösseren Platten verbreitert. Dieser letzte Abschnitt muss als das noch nicht abgegliederte *Pharyngobranchiale* angesprochen werden. Nur am vierten Bogen sind *Epi-* und *Pharyngobranchiale* schon gegeneinander abzugrenzen. Die dorsalen Enden der Kiemenskelettbögen endigen frei im Mundhöhlendache; sie werden durch die hier gelegene Muskulatur fixiert. Der fünfte Kiemenskelettbogen ist zu einem ungegliederten Knorpelstab ausgewachsen, der dem ventralen Teil der vorderen Bögen homodynam ist (*van Wijhe* [1882]). Das lange *Basibranchiale* zieht von den *Hypohyalia*, denen es ventral anliegt, bis an das ventrale Ende des *Branchiale V.* Eine Gliederung in mehrere Abschnitte ist nicht zu erkennen. Die einzelnen Elemente eines jeden Kiemenskelettbogens sind zwar in der eben beschriebenen Weise gegeneinander abzugrenzen, sie sind aber noch durch zellreiches hyalines Knorpelgewebe synchondrotisch verbunden. Ebenso sind die *Hypobranchialia* mit dem *Basibranchiale*, dieses

wiederum mit den Hypohyalia verbunden. Es ist noch nirgends zur bindegewebigen Trennung, geschweige denn zur Gelenkbildung gekommen.

Die Bildung der Deckknochen ist in den ersten Anfängen deutlich zu erkennen; irgendwelche Bedeutung für das Kopfskelet als solches haben die feinen Knochenstückchen noch nicht gewonnen. Von ihrer Beschreibung sehe ich deshalb hier ab. Von Ersatzverknöcherung sind noch nicht die geringsten Andeutungen erkennbar.

II. Abschnitt.

Zusammenfassung und Diskussion der Befunde.

Theoretische Vorbemerkungen.

Ehe ich in eine Besprechung der Einzelbefunde eingehe, möchte ich in den Hauptzügen kurz darlegen, wie sich meines Erachtens auf Grund der vorliegenden neueren Untersuchungen die Lehre vom Kopfe der Wirbeltiere darstellt. Dann erst werde ich die Resultate meiner Untersuchungen anschliessen können.

In den berühmten Arbeiten über den Kopf der Selachier (1871, 1872), sowie erneut in der Abhandlung über die Metamerie des Kopfes (1887) hat C. Gegenbaur seine Lehre von der Segmentation des Kopfes der Wirbeltiere dargelegt, vorwiegend fussend auf Befunden bei erwachsenen Tieren. Van Wijhe (1882) gab die erste Darstellung der Entwicklung des Kopfes der Selachier, welche auf den Anschauungen Gegenbaur's aufgebaut war und für sie eine der wichtigsten Stützen wurde. Seither sind zahllose Arbeiten erschienen, welche die Theorie

von Gegenbaur weiter stützten und ergänzten. Die ausführlichste Darstellung über den Weg, welchen diese theoretischen Anschauungen genommen haben, findet sich in der Arbeit von M. Fürbringer über die spinooccipitalen Nerven der Selachier (1897)¹⁾ und den zusammenfassenden Arbeiten von E. Gaupp (1898, 1905)¹⁾. Fürbringer's Ausführungen gipfeln in folgendem: Frühzeitig in der Ascendentenreihe der Wirbeltiere kam es unter dem Einfluss der Entwicklung der Kopfsinnesorgane (Nase, Auge, Ohr) und der Kopfdarmorgane (Mund, Kiemen) zur Bildung eines Urkopfes am Vorderende des Körpers aus den vordersten primitiven Metameren. Dieser Kopf war demnach prinzipiell segmentiert gebaut. Unter Rückbildung caudaler Metamere konzentriert sich dieser Urkopf zum einheitlichen Paläocranium, welches mit der Ohrkapsel abschliesst. Nun wuchern Rumpfmotomere in das caudale Gebiet des Kopfes ein und erobern sich durch Verdrängung paläocranialer Muskeln paläocraniale Skeletteile (Kiemenbogen); so wird ein neuer Teil dem Paläocranium angegliedert: protomotomeres Neocranium. Schliesslich werden ganze Rumpfmotomere mit Muskeln und Skelet dem Kopf assimiliert: auxiomotomeres Neocranium.

Seither ist durch zahlreiche embryologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen eine grosse Reihe von Tatsachen zu unserer Kenntnis gebracht worden. Es erscheint mir nunmehr möglich, fussend auf den neu aufgedeckten Tatsachen der Ontogenie und vergleichenden Anatomie die Kopftheorie, wie sie auf der Basis der Gegenbaur'schen Auffassungen weiter ausgebildet ist, zu erweitern und in einigen prinzipiellen Punkten zu modifizieren. Ich werde an diesem Orte die Literatur, welche hierüber handelt, nicht im einzelnen referieren, sondern die mir wichtig erscheinenden prinzipiellen

¹⁾ Dort befindet sich auch ein ausführliches Literaturverzeichnis über die hier behandelten Fragen.

Punkte hervorheben. Bahnbrechend sind in erster Linie die Arbeiten von A. Froriep (1882—1902). Auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung des Hinterkopfes der Wirbeltiere hat Froriep schon seit längerer Zeit versucht, die Lehre vom Kopf der Wirbeltiere zu vertiefen. Vornehmlich seine Abhandlung über die Entwicklung des Kopfes von *Torpedo ocellata* (1902) dient mir zum Ausgangspunkt für die folgenden Betrachtungen. Die Hauptbefunde dieser Arbeit müssen daher hier kurz angeführt werden. Bei einem *Torpedo* von 1,8 mm Gesamtlänge ist in der ganzen Länge des Tieres jederseits neben der am vorderen Ende verjüngten, spezifisch differenzierten Chorda dorsalis die Reihe der Somite gelegen. Die Somite nehmen rostralwärts sukzessive an Grösse ab. Die Darmhöhle endet ebenfalls in der Höhe der Spitze der spezifisch differenzierten Chorda. Vor dem Ende des Darmes biegt als Verlängerung der spezifisch differenzierten Chorda ein Zellstrang aus lockeren Zellklumpen ventralwärts um. Dort liegt neben und vor diesem Zellstrang ein unsegmentierter Mesoblastbezirk, welchen ich kurz als Endmesoblast bezeichnen möchte. Froriep nennt den kurzen Bezirk, welcher Endmesoblast und den als hinfällige Chorda gedeuteten Zellstrang enthält, den präspinalen (branchialen, caduci-chordaten) Bezirk und stellt ihn scharf dem übrigen spinalen Bezirk gegenüber. Der präspinale Bezirk wächst nun mächtig aus, in seinem Bereich entwickelt die Medullarplatte Mittelhirn und Vorderhirn, in seinem Bereich treten die Kiemenspalten auf, in seinem Bereich entstehen die Kopfsinnesorgane, Auge und Nase. Dieser präspinale Bezirk dehnt sich nicht nur rostralwärts aus, sondern auch in erheblichem Masse caudalwärts; dabei verdrängt der Endmesoblast die spinalen Somite, welche in parachordales Mesenchymgewebe aufgelöst werden, während die Spinalnerven durch die Kopfganglienleiste zerstört werden. Besonders schiebt sich ventral durch sukzessive rostrocaudale Neubildung von Kiemen-

spalten mit diesen der ventrale Teil des Endmesoblastes caudalwärts weit vor, die spinalen Seitenplatten verdrängend, während der dorsale Teil des Endmesoblastes durch die spinalen Somite relativ etwas zurückgehalten wird und hier zunächst nur die Kopfganglienleiste entsprechend den Kiemenspalten sich gegen die spinale Ganglienleiste vordrängt. Es werden so ventral die spinalen Seitenplatten bis auf kleine Reste auf weite Strecken hin zerstört, es werden die spinalen Nerven in entsprechendem Gebiete fast völlig vernichtet, sodass nur einige wenige Nervenstränge übrig bleiben, die zu den Resten der Seitenplatten herabtreten, es werden die rostralen spinalen Somite direkt zersprengt, die folgenden erst von Nerven entblösst, um später in Mesenchym zu zerfallen. Von diesem ganzen betroffenen spinalen Bezirk des rostralen Körperendes bleibt nur die Chorda unverändert erhalten; ihrer bemächtigen sich die eingedrungenen präspinalen Massen und erhalten so erst eine feste Stütze zur Anlagerung. So entsteht bei *Torpedo ocellata* der Kopf, und hierin glaubt Froriep wohl mit Recht ein Abbild der phylogenetischen Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere zu erkennen. Die Quintessenz seiner Anschauung ist folgende: In dem primär ausserordentlich kleinen präspinalen Bezirk¹⁾ entwickeln sich Kiemenspalten und Kopfsinnesorgane und als deren Folge vergrößert sich hier das Centralnervensystem zum Gehirn. Dieser präspinale Bezirk wächst dabei rostral- und caudalwärts aus, er vernichtet den Mesoblast und die Nerven des rostralen spinalen Bezirkes und vereinigt sich mit Resten dieser und mit der erhalten gebliebenen Chorda zum Paläocranium.

Diese Anschauungen führen zu wichtigen Konsequenzen in der Lehre des Baues des Wirbeltierkopfes. Die so zahlreich unternommenen Versuche, eine Metamerie des bis dahin meist prächordal benannten Kopfbezirkes zu erweisen, haben sämt-

¹⁾ Über die ancestrale Bedeutung des Endmesoblastes s. Froriep, *Anatom. Anz.* Bd. 21. 1902.

lich kein völlig befriedigendes Resultat ergeben. So wie die spinale Neuromerie allgemein als eine Folge aufgefasst wird der Myomerie der mesodermalen Leibeswandung, so ist nunmehr die Anordnung der branchialen Kopfnerven als eine Folge der Branchiomerie zu deuten, welche mit der spinalen Metamerie nichts zu tun hat, vielmehr eine Bildung sui generis ist. Es ist bei der Frage der Branchiomerie vollkommen abzusehen von den Befunden bei *Amphioxus*; es bricht sich auch sonst ganz allgemein die Überzeugung immer mehr Bahn, dass *Amphioxus* als Nicht-Vertebrat in nur sehr beschränktem Masse und nur bei ganz allgemeinen Problemen in der vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere zu verwerten ist. Offen bleibt hier die Frage der Phylogenese der Augenmuskulatur, ein Problem, das auch bisher nicht in befriedigender Weise gelöst werden konnte.

Nur bei einer Klasse der Vertebraten, den Cyclostomen, befindet sich der Kopf zur Jetztzeit im wesentlichen auf dem hier beschriebenen Stadium des Paläocranium. Die Erklärung der Erscheinungen des Neocranium hat bisher der vergleichenden Forschung erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Es musste eine Assimilation von Wirbeln angenommen werden mit folgender oder vorangegangener Rückbildung spinaler Muskeln. Es wurde die Ausdehnung eines Deckknochens, des Parabasale, benutzt, um eine Immobilisierung von Wirbeln zu erklären. Alle diese Hilfhypothesen scheinen mir nun nicht mehr die ausschlaggebende Bedeutung zu besitzen.

Ich halte es jetzt für möglich, durch logischen Ausbau der Anschauungen von Froriep die Erscheinungen des sogenannten Neocranium zu erklären, wie sie in Ontogenie und ausgebildetem Zustande uns entgentreten. Der Prozess des Auswachsens des präspinalen Bezirkes und seiner Vereinigung mit den Resten des zerstörten rostralen Endes des spinalen Bezirkes, welcher bei Cyclostomen zum bisher als Paläocranium

bezeichneten Kopf geführt hat, ist bei den übrigen Formen fortgeschritten. Als Ursache für dieses fortgesetzte rostralwärts gerichtete Auswachsen kommt in Betracht die weitergehende Differenzierung der Kopfsinnesorgane und Kopfdarmorgane, die Ausbildung der rostralen Spitze als Wellenbrecher bei wasserlebenden Formen, sowie besonders die in stetem Fortgang begriffene Differenzierung des Hirnes. Denn während die Kopfsinnesorgane bald einen sehr vollkommenen Grad der Ausbildung erreicht haben, zeigt das Hirn eine stets fortschreitende Differenzierung, um die ihm von den hochpotenzierten Sinnesorganen zukommenden Reize der Aussenwelt in stets vollkommener Weise verwerten zu können. Je weiter nun der präspinale Bezirk caudalwärts gelangt, desto mehr Reste der unter Zerstörung einverleibten spinalen Segmente werden erhalten bleiben, da diese, bis der präspinale Bezirk an sie gelangt, schon weitergehend differenziert sind und nicht mehr einfach in Mesenchymgewebe rückgebildet werden können. So erklärt sich die Erscheinung, dass im Hinterkopf dann deutlichere Reste dieser einbezogenen, teilweise zersprengten spinalen Elemente erkennbar sind. In der gleichen Weise glaube ich auch erklären zu können, dass schliesslich ganze spinale Skeletwirbel, noch anfangs ontogenetisch als solche nachweisbar, dem Cranium vollkommen zugefügt werden. Für diesen letzteren Prozess kommt besonders eine Erscheinung in Frage, die vorher schon bei *Torpedo* erwähnt wurde, das besonders weitgehende Vorrücken des ventralen, Kiemenspalten enthaltenden Gebietes, das wohl auf eine spezielle Entfaltung des Mund-Kieferapparates zurückgeführt werden kann. Hierdurch wird ventrale spinale Muskulatur zersprengt und eine partielle Immobilisierung des dorsalen Gebietes eingeleitet, die dann leichter in volle Assimilation übergehen kann.

Es kommt aber für die fortschreitende Assimilation spinaler Gebiete an das Cranium noch ein anderes sehr wichtiges Moment

hinzu. Es ist eine allgemein verbreitete Erscheinung, ein sogenanntes Entwicklungsgesetz, dass wichtige Organe die Tendenz zeigen, in der Ontogenese möglichst frühzeitig aufzutreten. Das gleiche sehen wir auch am Kopf; wir sehen, dass, je höher in der Vertebraten-Reihe wir gelangen, um so früher Hirn- und Kopfsinnesorgane sich anlegen. Dadurch wird dem präspinalen Bezirke die Zersprengung und Assimilation spinaler Teile noch mehr erleichtert. Man pflegt nun meisthin solche Verschiebungen des zeitlichen Auftretens von Organen in der Ontogenese als cänogenetische Vorgänge zu deuten, denen weitere prinzipielle Bedeutung nicht zukommt. Es wird sich aber bei weiterem Ausbau der hier erörterten Anschauungen als notwendig herausstellen, den Begriff Cänogenese sehr einzuschränken, hier ist er jedenfalls durchaus nicht anwendbar. So wahr es ist, dass eine grosse Reihe ontogenetischer Erscheinungen nur im Lichte der Phylogenie zu verstehen sind, was den Hauptinhalt des biogenetischen Grundgesetzes ausmacht, so wahr scheint es mir auch, dass eine grosse Reihe sogenannter cänogenetischer Verschiebungen neue phylogenetische Veränderungen einleiten. Man war bisher gewohnt, die Ontogenie in der vergleichenden Anatomie nur zu verwenden, um postulierte phylogenetische Veränderungen zu demonstrieren. Ich möchte jetzt einen Schritt weiter gehen: Die phylogenetischen Veränderungen beginnen in der Ontogenese des Individuums, zum Teil unter dem Bilde zeitlicher Verschiebungen im Auftreten der Organe. Die Ontogenie ist also nicht nur eine kurz rekapitulierte Phylogenie, sondern selbst in weitem Masse geradezu die Ursache der Veränderungen der Art. Es liegen schon jetzt Tatsachen in der Literatur festgelegt vor, die diese Anschauung erläutern und festigen. Um ein Beispiel aus der Lehre des Kopfskelets herauszugreifen: Sewertzoff (1899) hat nachgewiesen, dass die für den Schädel des erwachsenen

Acanthias charakteristische Sattellehne und Basalecke einfach eine Folge davon ist, dass die Parachordalia und Trabeculae auftreten zu einer Zeit, wo die Mittelhirnbeuge voll ausgeprägt ist, dass daher die Knorpel in der ersten Anlage senkrecht zueinander stehen und so sich vereinigen. Diesem Beispiele liessen sich weitere anfügen und besonders wird dies in reichem Masse möglich werden, wenn erst einmal genauer auf solche Erscheinungen geachtet wird. Zur Demonstration des Prinzips genügt mir dies eine Beispiel.

In der bisherigen Kopftheorie wird nun seit Sagemehl (1884—1891) unterschieden zwischen protometamerem und auximetamerem Neocranium. Diese Unterscheidung ist auch nach Fürbringer (1897), welcher in erster Linie in neuerer Zeit sie vertritt, nicht prinzipieller Natur; ich halte sie für nicht mehr möglich. Wenn Fürbringer selbst sagt, dass er als Grenze des protometameren gegen das auximetamere Neocranium bei Ganoiden nur findet, dass die Austrittsstelle der dorsalen Wurzel des ersten zweiwurzelligen spinooccipitalen Nerven bei Polyodon am Schädel durch ein partielles Ligament markiert ist, dass er deshalb diesen Nerven als a bezeichnet, so geht schon daraus hervor, dass die Grenze nur sehr unsicher bestimmbar ist. Diese Trennung wird meines Erachtens unmöglich, seit Rosenberg's (1886) Befund, dass bei Mustelus und Carcharias ein als freier Wirbel nachweisbares Segment dem Cranium assimiliert wird, erweitert ist durch C. K. Hoffmann, Sewertzoff und van Wijhe. C. K. Hoffmann (1894) zeigte, dass bei Acanthias ein Rumpfsomit mehr als bei Scyllium dem Cranium angefügt wird. Van Wijhe (1905) bestätigt diesen Befund und glaubt ausserdem nachweisen zu können, dass bei Heptanchus zwei Wirbel dem Schädel assimiliert werden. Sewertzoff (1898) findet selbst, dass bei Torpedo vier Somite mehr als bei Pristiurus in den Kopf einbezogen werden. Aus diesen und ähnlichen Befunden bei

Ganoiden und Teleostiern scheint mir zu folgen, dass die Grenze von Schädel und Wirbelsäule noch jetzt eine fließende ist bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern. Hier ist es noch nicht zu einer scharfen definitiven Absetzung von Schädel und Wirbelsäule oder Kopf und Rumpf gekommen. Es ist dies ein primitives Merkmal der kiemenatmenden Wirbeltiere. Besonders wichtig ist mir der Befund van Wijhe's bei den Notidaniden. Gewöhnlich werden diese Selachier als die primitivsten Formen hingestellt, auf die stets bei phylogenetischen Fragen zurückzugreifen ist. Ihre vermehrte Kiemenzahl kann aber nach den oben gegebenen allgemeinen Betrachtungen der Craniogenese, welche eine Anlage der Kiemen in rostrocaudaler Reihe zeigt, nicht mehr ohne weiteres in diesem Sinne gedeutet werden. Zwar hat van Bemmelen (1886) zu beweisen versucht, dass die Suprapericardialkörper pentancher Haie als Reste zu Grunde gegangener Kiemenspalten aufzufassen sind und damit die pentanchen Haie von Formen mit einer grösseren Zahl von Kiemenspalten abzuleiten seien, er gibt aber selbst zu, dass seine Deutung der Suprapericardialkörper sehr unsicher ist. Andere Befunde, welche darauf hinweisen, dass die Kiemenspaltenzahl der pentanchen Haie früher grösser war, sind, soweit mir bekannt, nirgends erhoben worden. Das Fehlen einer scharfen Abgrenzung der Wirbelsäule gegen den Schädel ist ebenfalls kein den Notidaniden eigentümlicher Charakter; dass gegen die Auffassung der Autostylie des Kieferbogens in der Weise der Notidaniden als primitiv manches einzuwenden ist, werde ich bei der Besprechung meiner speziellen Befunde zu zeigen versuchen.

Wenn man sich zu der Auffassung bekennt, dass die Grenze von Schädel und Wirbelsäule bei den kiemenatmenden Wirbeltieren noch eine fließende ist, dann sind auch die so ausserordentlich zahlreichen Variationen im Auftreten der spinooccipitalen Nerven zu erklären. Die Ausbildung des Kopfes

hat sich nicht in grauer Vorzeit vollzogen, sondern ist noch jetzt vor unseren Augen im Gange. Anders ist es bei den terrestrischen Wirbeltieren. Hier sind im Dienst der Kopfbewegung die ersten freien Wirbel in ganz spezieller Weise differenziert; diese differenzierten Wirbel treten als neue wichtige Teile auch in der Ontogenese früh auf. Hier ist damit der Kopf vom freien Rumpfe scharf getrennt, die Grenze wird nicht mehr so leicht überschritten. Als weiteres Moment, welches in diesem Sinne wirkt, kommt die Rückbildung der Kiemenbogen hinzu, deren starkes Vordringen ein wesentlicher Faktor der Craniogenese war. Vergrößerungen des Schädels erfolgen bei terrestrischen Wirbeltieren durch eigenes Schädelwachstum, nicht durch Wirbelassimilation. Dass aber prinzipiell die gleichen Vorgänge bei der Craniogenese noch eine Rolle spielen, zeigen die Untersuchungen über die Entwicklung der Occipitalregion der Amnioten (Froiep [1882—1886], van Wijhe [1886], Goronowitsch [1886]), sowie das gelegentliche, wenn auch seltene Vorkommen ganzer oder teilweiser Assimilation des ersten freien Wirbels an den Hinterkopf.

Diese hier auseinandergesetzten Anschauungen beruhen in allen wesentlichen Punkten auf in der Literatur festgelegten, tatsächlichen Befunden, in erster Linie der Ontogenese. Es ist mir aber auch keine Erscheinung der vergleichenden Anatomie des erwachsenen Tieres bekannt, die ihr prinzipiell entgegenstände.

Ich habe diese Erörterungen der Einzeldiskussion meiner Befunde vorangestellt, weil eine Deutung meiner eigenen Befunde auf einer anderen Basis mir unmöglich war. Es war mein Bestreben, unter Vermeidung von einem weitgehenden Eingehen auf Einzelheiten die prinzipiellen Gesichtspunkte scharf hervorzuheben. In einer besonderen Abhandlung, die ich innerhalb nicht zu langer Frist abzuschliessen hoffe, will ich dann genauer darzulegen versuchen, in welcher Weise die

bisherige Lehre der Metamerie des Kopfes der Vertebraten bei den einzelnen Klassen modifiziert werden muss. Sollte der Grundsatz, dass ontogenetische Prozesse die Ursache von Veränderungen der Art, also phylogenetischer Prozesse, sein können, sich Geltung verschaffen, so scheint er mir von gewissem Wert zu sein für kommende Untersuchungen. Es gewinnen dann die Befunde der experimentellen embryologischen Forschung, sowie Überlegungen, in welcher Weise funktionelle Einflüsse auf Organe, die in der Ontogenese frühzeitig auftreten, einwirken können, für die allgemeine Morphologie sehr erheblich an Bedeutung. In späteren Untersuchungen wird es meine Aufgabe sein müssen, die hier niedergelegten Anschauungen zu stützen und zu erweitern.

Die Entwicklung des Primordialcranium.

Erste Schädelanlage. Die Anlage des Kopfskelets eilt den Skeletbildungen des übrigen Körpers zeitlich voraus. Im Kopfe selbst legt sich wiederum das Neurocranium früher an als das Splanchnocranium. Diese zeitliche Reihenfolge der Skeletanlagen ist charakteristisch für die Vertebraten im allgemeinen. Denn bei den Formen, welche das Visceralskelet zeitlich vor dem Neurocranium anlegen (Amphibien), ist dies als eine Anpassung an das Larvenleben erkannt worden. Die erste Schädelanlage von *Lepidosteus osseus* schliesst sich eng an die der Selachier an, wie sich aus den Untersuchungen von Sewertzoff (1899) und van Wijhe (1905) ergibt. Zwischen den Trabekeln und Parachordalia, die als erste Grundlage des Neurocranium bei allen Wirbeltieren erkannt sind, tritt in der Höhe der Chordaspitze ein kleiner Knorpel auf, welchen ich nach van Wijhe als Polknorpel bezeichnen möchte. Van Wijhe (1905) fand, dass die erste Anlage des Schädels bei *Acanthias* in gleicher Weise sich vollzieht. Die Ohrkapsel ist

schon bei ihrem ersten Auftreten an der Stelle der Commissura basicapsularis anterior in kontinuierlichem Zusammenhange mit den Parachordalia in sehr ähnlicher Weise wie bei *Acanthias* (Sewertzoff [1899]). Ich möchte aber kein entscheidendes Gewicht legen auf diese Unterschiede gegenüber dem Verhalten bei Teleostiern und terrestrischen Formen. Bei diesen ist ein Polknorpel bisher nicht beobachtet worden, die Ohrkapsel entsteht als isolierte Knorpelschale am lateralen Umfang des Labyrinthorganes. Es erscheint mir durchaus nicht unmöglich, dass auch bei manchen Teleostiern sich an der Grenze von Trabekel und Parachordale ein isolierter Polknorpel zunächst anlegt. Es ist klar, dass eine Knorpelspange von der immerhin beträchtlichen Länge der Trabekel nicht auf einmal in ganzer Ausdehnung verknorpelt; welche Teile nun bei der Verknorpelung zunächst bevorzugt werden, das scheint mir von manchen mehr zufälligen Momenten abhängen zu können. So möchte ich darauf hinweisen, dass bei *Lepidosteus* am Polknorpel die Anlage des Rectus lateralis bulbi sich findet. Es ist durchaus möglich, wenn auch natürlich nicht direkt zu erweisen, dass diese Organanlage bei ihrem Wachstume die Veranlassung wird, dass die Stelle des Schädelbasisknorpels, dem sie anliegt, ein wenig frühzeitiger wie ihre nächste Umgebung der Verknorpelung anheimfällt. Ob die vorderen Parachordalia von *Petromyzon* (Sewertzoff [1897, 1899]) mit den Polknorpeln homologisiert werden können, ist mir aus den vorliegenden Beschreibungen nicht völlig klar geworden. Es ist vielleicht auch möglich, in ähnlicher Weise die frühzeitige Verknorpelung der Commissura basicapsularis anterior verständlich erscheinen zu lassen. Denn hier liegen die grossen Ganglien des Ophthalmicus lateralis, Facialis und Acusticus der Commissur auf. Es ist immerhin denkbar, dass der Druck dieser Ganglienmassen bei ihrer Vergrösserung einen gewissen Einfluss im Sinne der Beschleunigung auf den bei allen Formen

hier später erfolgenden Verknorpelungsprozess ausübt. Ich möchte zwar nicht sagen, dass auf die hier erwähnten Momente die Abweichungen der ersten Skeletanlage gegenüber den Teleostiern und Amphibien allein und ohne weiteres zurückzuführen sind, sondern mehr nur damit ausdrücken, dass ich nicht die Überzeugung gewonnen habe, dass der Erscheinung des Polknorpels und des primären Zusammenhanges von Ohrkapsel mit Parachordale eine sehr grosse prinzipielle Bedeutung in morphologischer Hinsicht zukommt. Ich glaube nicht, dass der Polknorpel als besonderes primordiales Skeletelement anzusehen ist, ebensowenig wie in der Frage, ob die Ohrkapsel von Haus aus eine selbständige Sinneskapsel ist, vorläufig etwas geändert wird durch den Nachweis des primären Zusammenhanges mit der Schädelbasis bei einigen Formen. Weiterhin vollzieht sich die Entwicklung des Primordialcraniums in Bahnen, welche vielfache Anklänge an Teleostier und Selachier zeigen, wie dies bei der Stellung des Lepidosteus im System auch nicht weiter auffallen kann.

Der Besprechung lege ich die Regioneneinteilung zugrunde.

Labyrinthregion. Die weitere Differenzierung der Labyrinthregion wird vollkommen beherrscht von der Ausbildung der Ohrkapsel. Die Bodenplatte bleibt im wesentlichen auf dem Anfangszustand bestehen. Sie wird gebildet von Chorda und Parachordalia. Eine geschlossene Bodenplatte entsteht nur in dem caudalen Teile der Labyrinthregion; denn die Parachordalia ziehen als gerade Knorpelspannen rostralwärts weiter und entfernen sich dadurch von der Chorda, welche sich allmählich verjüngt und den Raum zwischen den beiden Parachordalia nicht mehr völlig ausfüllt. So entsteht der hintere Abschnitt der grossen Fenestra basicranialis, welche hier zunächst durch die Chordaspitze in zwei symmetrische Hälften zerlegt wird. Die geschlossene Bodenplatte bleibt bei der weiteren Entwicklung im Wachstum etwas zurück, sodass

ihr rostraler Rand, welcher anfangs noch in gleicher Höhe mit der Commissura basicapsularis anterior sich findet, relativ etwas caudalwärts verlagert erscheint, d. h. mit anderen Worten, die Seitenwand der Labyrinthregion schiebt sich an der Bodenplatte rostralwärts vor. Interessant ist das Verhalten der Chorda dorsalis: sie bleibt im Wachstum fast stehen, sodass im Stadium V das Stück, welches in die Fenestra basicranialis vorragt, fast ebenso lang ist wie im Stadium III. Eine absolute Rückbildung liess sich nicht nachweisen. Die Chorda wird im caudalen Teile der Labyrinthregion von den Parachordalia ventral umwachsen, sodass sie hier auf einem Knorpelboden aufruht. Diese Knorpelunterwachsung der Chorda breitet sich nach ihrem ersten Auftreten wohl caudalwärts auf die Occipitalregion, aber nicht rostralwärts weiter aus. Auf diesem so entstandenen Zustande bleibt die Bodenplatte der Labyrinthregion sehr lange Zeit bestehen. Selbst bei dem früher beschriebenen jungen Tiere von 15 cm Gesamtlänge fanden sich noch im wesentlichen die gleichen Verhältnisse. Es lag die Chorda im caudalen Teil der Labyrinthregion in einer Rinne auf den vereinigten Parachordalia frei auf, wurde dann etwa in derselben Höhe wie bei dem jetzt beschriebenen Tiere von 20 mm (Stadium V) auch ventral frei, endete aber sehr bald und erreichte nicht mehr die Fenestra basicranialis, da inzwischen ihr rostrales Ende rückgebildet war. Als einzige Erscheinung, die in der langen Entwicklungszeit neu aufgetreten war, ist die Bildung einer Knorpelplatte dorsal auf dem Saccus vasculosus zu erwähnen.

Komplizierter sind die Entwicklungsvorgänge der Ohrkapsel, welche sehr rasch sich vervollständigt und im ganzen sich vergrössert. Zunächst wird das Labyrinthorgan lateral, sowie am dorsalen und caudalen Pole von Knorpel umwachsen; von dieser lateralen Ohrkapselwand und der rostralen und caudalen Kapselkuppel schreitet die Differenzierung rasch vor-

wärts. Auffallen muss bei dem so frühzeitigen Auftreten der Commissura basicapsularis anterior, dass relativ spät erst der caudale Teil der Ohrkapsel sich mit dem Schädelboden verbindet, dass es dabei nicht zur Entwicklung einer isolierten Commissura basicapsularis posterior und zur Bildung einer Fenestra basicapsularis kommt, wie es sonst so verbreitet in der Reihe der Wirbeltiere ist. Eine Erklärung für dieses eigentümliche Verhalten scheint mir der Glossopharyngeus zu geben. Dieser Nerv liegt von Anfang an dem caudalen Pol des Sacculus und mit seinem Ganglion ventral dem Sacculus an. Eine Commissura basicapsularis posterior müsste so entstehen, dass die Ohrkapselanlage sich dorsal über den Nerv wegschiebt und caudal von ihm sich mit dem Parachordale verbindet. Nun dehnt sich das Labyrinth rasch caudalwärts aus, aber auch der Glossopharyngeus wird infolge der Verschiebung des Kiemenbogengebietes zu einem stark caudalwärts gerichteten Verlaufe seines Stammes gezwungen. In der Ausdehnung und Verschiebung des Labyrinthes caudalwärts kann eine Ursache für das Unterbleiben der Bildung einer Commissura basicapsularis posterior nicht wohl gesehen werden: das Labyrinthorgan wird sehr frühzeitig von der caudalen Ohrkapselkuppel umgriffen. Der Glossopharyngeus wird aber dadurch, dass er sich jeweils über die Stellen wegschiebt, an welchen die Commissura basicapsularis posterior hätte entstehen müssen, die Bildung dieser Knorpelverbindung verzögern. So tritt eine Vereinigung der Ohrkapsel mit der Schädelbasis in diesem Gebiete fast gleichzeitig ventral um den Sacculus herum und an der hinteren Ohrkapselkuppel ein, sodass eine Fenestra basicapsularis gar nicht in Erscheinung tritt. Die Bildung des Tectum synoticum, das Überwachsen des Vagusaustrittes durch Vorschieben des caudalen Ohrkapselpoles bis zur Vereinigung mit der occipitalen Seitenwand erfolgt in einer Weise, wie sie durch Untersuchungen an Teleostiern bekannt ist.

Die rostrale Ohrkapselkuppel verbindet sich im Bogen um die Ganglien des Trigemino-facialiskomplexes herum mit der Schädelbasis, sodass ein extracerebraler Schädelraum für die Ganglien geschaffen wird. Auf die Bedeutung dieser so entstehenden Trigemino-facialiskammer als Zwischenstufe zwischen den Befunden bei Selachiern, bei denen die grossen Ganglien in der Hauptmasse im Orbitawinkel auf dem Orbitalboden liegen, und den Befunden bei manchen Teleostiern (Scomber, Allis [1903]) habe ich früher schon hingewiesen (Veit [1907]). Der Boden der Trigemino-facialiskammer tritt nun schon sehr frühzeitig bei Tieren von 11—12 mm Gesamtlänge auf, während die Anlage des Procëssus basipterygoideus, welcher in der Fortsetzung des Schädelbodens liegt, erst später erfolgt. Dadurch wird schon darauf hingewiesen, dass die Ursache für die Entstehung dieser beiden Knorpelplatten nicht die gleiche sein kann. Der Boden der Trigemino-facialiskammer ist als Verbindung der Ohrkapsel mit dem Schädelboden aufzufassen, wie solche zwischen allen Teilen der Ohrkapsel und dem Schädelboden entsteht. Nur verhindern die grossen Ganglien des Trigemino-facialiskomplexes, dass hier eine direkte Verbindungsplatte entsteht, wie z. B. zwischen caudaler Ohrkapselkuppel und dem entsprechenden Schädelboden.

Bei den Teleostiern und Ganoiden sind die topographischen Beziehungen etwas andere als bei Selachiern. Bei letzteren liegen die Ganglien des Trigemino-facialiskomplexes vor der rostralen Ohrkapselkuppel, während bei Teleostiern und Ganoiden Ganglien und Ohrkapselkuppel in gleichem Querniveau liegen. Es bleibt dabei hier zunächst unerörtert, ob die Ganglien caudalwärts oder die Ohrkapsel sich rostralwärts verschoben hat; es ist mir wahrscheinlich, dass beide Prozesse nebeneinander hergehen. Jedenfalls beruht auf dieser Veränderung der Topographie die Ausbuchtung des Schädelbodens und der Schädelseitenwand zur Trigemino-facialiskammer. Bei manchen Tele-

ostiern kommt es nach den Untersuchungen von Allis (1903) an *Scomber scomber* noch zur Verknöcherung der Dura mater, welche den Raum der Trigemino-facialiskammer vom Cavum cerebrale cranii abschliesst.

Anders liegen die Verhältnisse für den Processus basipterygoideus. Es wurde früher von mir schon dargelegt, dass diese Knorpelplatte auf den Orbitalboden der Selachier zurückgeführt werden kann. Für die kräftige Entwicklung der Knorpelplatte bei *Lepidosteus* scheint mir das Palatoquadratum die Ursache abzugeben. Es soll deswegen der Processus basipterygoideus erst bei dem Splanchnocranium mitbesprochen werden.

Als caudale Grenze der Labyrinthregion wird entsprechend dem allgemein geübten Gebrauche der Austritt des Vagus angesehen. Es ist klar, dass die Bestimmung der Grenzen nur einen relativen Wert zur Vergleichung besitzt, da die Labyrinthregion keine morphologische Grösse an sich ist, sondern nur ein zur Erleichterung der Beschreibung und rascheren Verständigung eingeführter konventioneller Begriff. Setzt man als caudale Grenze der Labyrinthregion das hintere Ende des Labyrinthorganes und der Ohrkapsel an, so ergeben die Befunde, dass die Grenze zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung in verschiedenem Niveau liegt. Denn das Labyrinthorgan und später auch die Ohrkapsel dehnt sich caudalwärts stärker aus als der entsprechende Teil von Hirn und Schädelbasis, sodass schliesslich der Vagus zum Teil schon ventral unter der caudalen Ohrkapselkuppel liegt. Richtet man sich nur nach den Nerven, so spricht man in solchen Fällen von einer Ausdehnung der Ohrkapsel in die Occipitalregion. Später wird diese Verschiebung der Ohrkapsel caudalwärts noch deutlicher, indem der Vagus beim jungen Tiere nach den früheren Befunden fast ganz ventral unter der caudalen Ohrkapselkuppel austritt.

Als rostrale Grenze der Labyrinthregion wird die Grenze

von chordalem und prächordalem Schädel angesehen. Die Chordaspitze reicht in den jüngsten Stadien bis an die Grenze von Mittel- und Hinterhirn. Nach den Untersuchungen von A. Froriep (1902), der die Entwicklung des Kopfes bei Torpedo von den ersten Anfängen an verfolgt hat, ist es wahrscheinlich, dass bei keinem Vertebrat die echte Chorda in der ersten Anlage vor das Hinterhirn rostralwärts vorragt.

Zur Bestimmung der Grenze von chordalem und prächordalem Schädel kann bis zu einem gewissen Grade neben der Chorda das Hirn und das Labyrinthorgan benutzt werden; denn auch letzteres liegt für gewöhnlich mit seiner rostralen Kuppe im Niveau der Chordaspitze. Es ist nun von einer gewissen Bedeutung noch andere Momente neben der Chorda zur Grenzbestimmung heranzuziehen, da die Chorda bei vielen Formen ontogenetisch sehr frühzeitig zurückgebildet wird, zum Teil selbst nicht mehr bis an ihr phylogenetisches Ende angelegt zu werden scheint, und deshalb häufig die Grenze von Labyrinth- und Orbitotemporalregion erst sekundär erschlossen werden muss. *Lepidosteus osseus* zeigt nun in sehr markanter Weise, welche erheblichen Verschiebungen zwischen Seitenwand und Boden und auch noch zwischen lateralen und medianen Bodenabschnitten erfolgen können. Es wurde vorher schon darauf hingewiesen, dass nicht nur die Chorda, sondern auch der ihr anliegende mediale Teil des Schädelbodens im Wachstum zurückbleibt. Es ist durch Vergleiche der einzelnen Entwicklungsstadien sehr leicht, sich davon zu überzeugen, dass die Seitenteile des Bodens und die Schädelseitenwand, die Ohrkapsel, sich im Verhältnis zum mittleren Bodenteil rostralwärts verschieben. Bei der ersten Schädelanlage reicht die Chorda weit vor das rostrale Ende des Labyrinthorganes (Figg. 1, 2, 5) und findet sich am Schädelboden der Austritt des Ramus palatinus facialis vom Hirn zum Mundhöhlendach neben den vorderen Teilen der Parachordalia

(Figg. 2, 7) noch etwas caudal hinter der Chordaspitze. Nun bleibt die Chorda und der ihr anliegende Teil des Schädelbodens in der Entwicklung ungefähr stehen. Die lateralen Teile des Schädelbodens entwickeln sich mit dem übrigen Kopfskelet weiter und schieben sich damit rostralwärts vor, sodass schon im Stadium IV (Figg. 10, 14) das Foramen palatinum vor der Chordaspitze liegt. In noch stärkerem Grade rückt die Ohrkapsel rostralwärts vor, sodass sie noch vor das Niveau des Foramen palatinum vorstösst. So gestaltet sich die Grenze von Labyrinth- und Orbitotemporalregion etwas kompliziert, indem die Orbitotemporalregion von den lateralen Teilen der Labyrinthregion umgriffen wird, median keilförmig caudalwärts vorspringt. Dieses keilförmige Vorspringen in den Boden der Labyrinthregion ist nun wohl als Folge des caudalwärts gerichteten Auswachsens des Infundibulum aufzufassen, das ein Vorrücken des labyrinthären Schädelbodens hier hemmt. Eine gewisse Verschiebung tritt später insofern noch ein, als, wie aus den früher mitgeteilten Befunden sich ergibt, das Vorrücken der Ohrkapsel bald zum Stillstand kommt, während der laterale Teil des Schädelbodens noch weiter rostralwärts sich vorschiebt; so liegt späterhin das Foramen palatinum wieder vor dem Niveau der rostralen Ohrkapselkuppel. Es ist somit die vordere Grenze der Labyrinthregion in den lateralen Teilen weiter rostral anzusetzen als in den mittleren. Es wurde bei der Einzelbeschreibung schon darauf hingewiesen, dass die grosse Fenestra basicranialis in einen caudalen und rostralen Abschnitt zerfällt; die Grenze beider Abschnitte der Basislücke ist durch einen leichten Vorsprung der umsäumenden Knorpelspangen zu erkennen. Später kommt es hier zu einer Einschnürung der grossen Fenestra basicranialis, welche dadurch Sanduhrform erhält. Es wurde schon 1907 von mir darauf hingewiesen, dass diese Form der grossen Basislücke sehr an die gleichen Erscheinungen am Lachsschädel erinnert (G a u p p

[1905]). Dort findet sich die Einschnürung der Fenestra basicranialis noch ungefähr in gleicher Höhe mit dem Foramen palatinum und der vorderen Ohrkapselkuppel. Es ist also beim Lachs nicht zu so erheblichen Verschiebungen der Ohrkapseln und der Seitenteile des Schädelbodens gegen die mediane Schädelbodenpartie gekommen.

Orbitotemporalregion. Die Entwicklung der Knorpelwände des Schädels in der Orbitotemporalregion, welche zunächst nur Schutz und Stütze für Hirnteile abgeben sollen, erfolgt in der Weise, dass in den Hauptzügen ein Gerüst angelegt wird, welches die definitive Form vorzeichnet. In dieser Art vollzieht sich die Schädelentwicklung bei den meisten daraufhin untersuchten Formen, wie die Untersuchungen von Gaupp (1893, 1898, 1905), Peter (1898), Sewertzoff (1899) u. a., welche Formen verschiedener Wirbeltierklassen betrafen, gelehrt haben. Es wird durch die Trabekeln und die aus der Trabecularcommissur sich entwickelnde Orbitonasalplatte der Grundplan der Schädelbasis festgelegt; auch später kommt es hier nicht zu einer weiteren Vervollständigung, da das Infundibulum und der Recessus praeopticus, zwischen die Trabekeln sich einschiebend, die Verknorpelung an der Hirnbasis hemmen; die grosse Fenestra basicranialis des Primordialcranium wird aber sehr bald durch das Parabasale verschlossen.

Am Hirn werden nun zunächst die Teile von Knorpel umgriffen und bedeckt, welche am wenigsten stark hervorspringen. Rostral werden die Lobi olfactorii fast völlig knorpelig umschlossen, im Anschluss an die Ohrkapsel wachsen die Cartilagine supraorbitales aus, welche über die Seitenteile des Hirnes entlang ziehen und sich vereinigen mit der Knorpelkappe, welche das Hirnende einhüllt. Hinter der Epiphyse und vor der Paraphyse legen die ersten Teile des Schädeldaches im Anschluss an die Cartilago supraorbitalis und die rostrale

Knorpelkappe des Hirns sich an, welche als Epiphysearleiste (Gaupp [1905]) und Paraphysearleiste bezeichnet werden können. Von diesen Teilen aus erfolgt später der weitere Abschluss des Schädeldaches. Nur die caudale grosse Fontanelle bleibt erhalten, sie wird aber durch Auswachsen der Taenia tecti media posterior bis zum Tectum synoticum später in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Die Fontanellen werden dann gedeckt von den Parietalia, welche die ganze Labyrinth- und Orbitotemporalregion bedecken. Bei *Lepidosteus osseus* entsteht demnach schliesslich ein sehr vollständiges Schädeldach, welches den direkten Vergleich mit dem vollständig geschlossenen Dache von *Amia calva* und den Knorpelganoiden ermöglicht. Für die seitlichen Leisten, welche von der rostralen Ohrkapselkuppel ausgehen und den zuerst entstehenden Teil des Schädeldaches resp. den Rand der Schädelseitenwand darstellen, habe ich den Namen *Cartilago supraorbitalis* (auch *Taenia marginalis*, Gaupp) beibehalten. Diese Knorpel finden sich an den Primordialcranien der meisten Vertebraten wieder (Sewertzoff [1899]). Ich halte aber die Namen *Alisphenoidknorpel* (Sewertzoff [1899]) und *Sphenolateralknorpel* (Gaupp [1905]) für nicht sehr günstig, da die Komponente Sphen wohl besser für die Ersatzverknöcherungen der Orbitotemporalregion reserviert bleibt. Die Form, in welcher die *Cartilago supraorbitalis* („Sphenolateralis“) bei *Acanthias* zuerst auftritt, ist zudem vielleicht als spezielle Anpassung an den Ausbildungsgrad der übrigen Kopforgane aufzufassen. Eine Schädelseitenwand ist in der Orbitotemporalregion bisher nur am rostralen Ende lateral von den *Lobi olfactorii* entwickelt. An dem caudalen Rande dieser Seitenwand entspringen die *Musculi obliqui superior et inferior bulbi*. Die Stelle des Ansatzes dieser Muskeln war auch der erste Teil der Seitenwand, welcher angelegt wurde, sodass wohl eine gewisse Abhängigkeit der frühzeitigen Entstehung dieser Seitenwand

von den Muskelansätzen angenommen werden muss. Späterhin entsteht noch im hinteren Teile der Orbitotemporalregion eine breite Knorpelplatte, welche die *Cartilago supraorbitalis* mit der Trabekel verbindet, sodass zwischen vorderer Ohrkapselkuppel und Seitenwand ein Foramen prooticum für den Austritt der orbitalen Äste des Trigemino-facialiskomplexes aus ihrer Trigemino-facialiskammer ausgespart bleibt. Durch diese Seitenwand treten dann noch der Oculomotorius, Trochlearis und Ophthalmicus profundus in der früher beschriebenen Weise aus. Es bleibt dann immer noch der grösste Teil der orbitotemporalen Seitenwand offen zwischen dieser caudalen und der kleinen rostralen Knorpelwand; die grosse Öffnung, welche späterhin grösstenteils membranös verschlossen wird, wurde früher als *Fenestra optica* bezeichnet (Veit [1907]).

Ethmoidalregion. Eine Ethmoidalregion des Primordialcranium kommt erst sehr spät zur Entwicklung (Stadium V). Die Momente, welche die ontogenetisch späte, gewaltige Verlängerung des präcerebralen Kopfgebietes bei *Lepidosteus osseus* bedingen, sind uns unbekannt. Es muss diese Erscheinung als Tatsache hingenommen werden. Mit dem Vorderkopf wächst nun die Orbitonasalplatte zum Septum rostri aus, ihre anfangs sehr kleinen seitlichen Fortsätze zu den *Cornua trabecularia*. Beziehungen zum Nasensack hat das Knorpelskelet des Vorderkopfes nicht, weshalb ich auch den indifferenten Namen *Rostrum* vorgezogen habe. Ebenfalls lassen sich die eigentümlichen *Cornua trabecularia* nicht ohne weiteres mit der Anlagerung der *Pars palatina palatoquadrati* in direkte Beziehung bringen. Es finden bei der weiteren Entwicklung noch sehr eingreifende Veränderungen in der *Pars praecerebralis cranii* statt. Das Septum interorbitale ist eine später erst auftretende Bildung, welche aus dem jetzt noch gar nicht besonders erkennbaren Rostrumteil zwischen Hirnschädel und *Cornu trabeculare* entsteht. Vor den *Cornua trabecularia* wächst

später das Rostrum zum langen Septum nasi aus, ohne dass die Cornua trabecularia diesem Auswachsen folgen. Besonders erscheint der Befund, dass bei einem Schädel, welcher später geradezu als Typus des tropibasischen erscheint, ein Interorbitalseptum erst so ausserordentlich spät auftritt. Noch im letzten hier behandelten Stadium (Fischchen von 20 mm Gesamtlänge) liegt das Auge seitlich neben dem Vorderhirn; es schiebt sich erst viel später vor die Pars cerebralis cranii. Wir sehen hier eine prinzipiell gleiche Erscheinung wie bei der Labyrinthregion, dass nämlich die Grenze der Orbitotemporal- gegen die Ethmoidalregion ontogenetisch sehr starke Verschiebungen aufweist. Die späte Entstehung des Septum interorbitale ist deswegen auch von besonderem Interesse, weil Gaupp aus vergleichend-anatomischen Gründen eine primäre Tropibasie in gewissen Grenzen für wahrscheinlich hält. Eine Ableitung und Vergleichung der eigentümlichen Bildungen der Pars praecerebralis cranii von *Lepidosteus* mit den Rostrumbildungen bei den Selachiern scheint mir nicht ohne weiteres möglich zu sein.

Occipitalregion. Die Entwicklung der Occipitalregion des Primordialcranium vollzieht sich in der gleichen Weise, wie prinzipiell bei allen niederen Wirbeltieren (Sewertzoff [1896]). Die Entwicklungsvorgänge, welche bei der Anlage der Occipitalregion bei *Lepidosteus osseus* eine Rolle spielen, hat K. E. Schreiner (1902) beschrieben; in den meisten Punkten kann ich seiner Beschreibung zustimmen. Die Verknorpelung der Occipitalregion beginnt etwas später als die der übrigen Craniumabschnitte. Die Parachordalia strahlen von der Labyrinthregion caudalwärts aus in eine dorsolaterale und ventrolaterale parachordale Längsleiste. Zwischen den einzelnen Spinalnerven an den Ansatzstellen der Septa intermuscularia bilden sich an der dorsolateralen Längsleiste kleine Knorpelbuckel aus, welche die einzigen rasch vorübergehenden An-

klänge an Wirbelbogen in dem Anfangsteil der Occipitalregion darstellen (Fig. 8). Solche Knorpelbuckel treten auf zwischen dem Stamm des Vagus und dem Nervus IV^v, zwischen dem Nervus IV^v und V^v, sowie zwischen den Nerven V^v und VI. Wir können demnach im Stadium III noch drei kleine Wirbelbogenrudimente erkennen. Nun verschmelzen aber die Knorpelvorsprünge sehr rasch dorsal von den Nerven miteinander, wachsen als geschlossene occipitale Seitenwand aus und legen sich der caudalen Ohrkapselkuppel über dem Vagusstamme hinweg an. So entsteht eine occipitale Seitenwand, durch welche der Nervus IV^v und V^v hindurchtreten, während der Nervus VI zunächst noch über ihren caudalen Teil hinwegtritt (Fig. 17). Dieser caudale Rand hängt stärker lateralwärts über und setzt sich von der übrigen Seitenwand noch etwas ab; nach Schreiner wird er als isolierter, dorsaler Bogen angelegt, der sehr rasch mit der occipitalen Seitenwand vor ihm verschmilzt; dieses rasch vorübergehende Zwischenstadium konnte ich nicht beobachten.

Der dorsale Bogen, der mir demnach nur noch nach seiner Verschmelzung mit der occipitalen Seitenwand als deren caudaler Rand erschien, ist der Bogen zwischen dem Nervus VI und VII. Ein rudimentärer kurzer Bogen bildet sich noch zwischen Nervus VII und VIII, dann folgt zwischen Nervus VIII und IX der erste echte Wirbelbogen. Dieser erste vollentwickelte Wirbelbogen wird später noch dem Occipitalbogen des Schädels angefügt. Der Chorda haften in dem ganzen hier in Betracht kommenden Gebiete — es wurde von den älteren Entwicklungsstadien nur die vordere Körperhälfte in fortlaufende Serien zerlegt, sodass ich nicht aussagen kann, wie weit die Wirbelsäulenanlagen caudalwärts fortgeschritten sind — jederseits eine dorsolaterale und ventrolaterale knorpelige Längsleiste an, sodass die Wirbelbogen durch die dorsolaterale parachordale Längsleiste an ihren Basen miteinander verbunden

sind. Welche Momente nun die Absetzung des Kopfes vom Rumpfe zwischen dem ersten und zweiten vollentwickelten Wirbel bedingen, soll erst bei der Gesamtentwicklung des Kopfes am Schluss besprochen werden. Die Frage der Metamerie der Occipitalregion wird weiter unten bei Besprechung der Nerven erfolgen. Jetzt soll nur noch in aller Kürze besprochen werden, wie die definitive Occipitalregion von dem letzten hier beschriebenen Stadium abgeleitet werden muss. Bei dem erwachsenen Tier zerfällt die occipitale Seitenwand in die Seitenwand im engeren Sinne und den Occipitalbogen. Durch die Seitenwand treten durch die Nerven VV, VI und VII (Fürbringer's Nervus z, a, b, Schreiner's 1., 2., 3. Nerv.), durch den Occipitalbogen die Nerven VIII und IX (Fürbringer's c, d, Schreiner's 4., 5. Nerv.). Aus diesem Verhalten der Nerven lässt sich sofort die Ableitung der occipitalen Seitenwand des erwachsenen Tieres von dem embryonalen Zustande ablesen. Der Occipitalbogen des erwachsenen Tieres muss aus der Verschmelzung des Bogenstumpfes zwischen Nervus VII und VIII mit dem ersten vollentwickelten Wirbelbogen zwischen Nervus VIII und IX entstanden sein. Die occipitale Seitenwand ist eine weitere Fortbildung der Seitenwand, wie sie schon beim Tiere von 20 mm (Stadium V) sich findet. Die Verschmelzung des ersten Wirbelbogens mit dem Bogenstumpf zwischen Nervus VII und VIII erfolgt sehr spät; denn bei dem früher beschriebenen Tiere von 15 cm Gesamtlänge (Veit [1907]) waren die beiden Komponenten des Occipitalbogens noch getrennt¹⁾. Der Occipitalbogen des erwachsenen Tieres ist also zwei Skeletmetameren des Rumpfes gleichzusetzen, die noch in der Entwicklung als freier Wirbelbogen und Bogenrudiment nachweisbar sind. Die occipitale Seiten-

¹⁾ In der damaligen Beschreibung ist ein Fehler unterlaufen. Es wurde das Bogenrudiment zwischen Nervus VII und VIII (damals nach Fürbringer bezeichnet b, c) nicht dem Occipitalbogen, sondern der occipitalen Seitenwand zugerechnet.

wand ist vier Skeletmetameren gleichzusetzen, von denen aber in der Entwicklung nur eines noch als Bogenrudiment auftritt zwischen Nervus VI und VII (Schreiner), während davor nur in der allerfrühesten Anlage kleine Knorpelhöcker zwischen den Nerven an den Ansatzstellen der Septa intermuscularia auf eine ehemalige Skeletsegmentierung hinweisen.

Splanchnocranium. Die Entwicklung des Splanchnocranium vollzieht sich im allgemeinen in Bahnen, die aus den Untersuchungen bei anderen Fischen schon bekannt sind. Nur einen Punkt möchte ich herausgreifen. In der ersten Anlage, dem Vorknorpelstadium, bilden die verdichteten Mesenchymmassen einen kontinuierlichen Stab in jeder Kiemenbogenhälfte, die Zellmassen stossen ventral im Gebiete des späteren Basibranchiale unter den Hypohyalia aufeinander und konfluieren hier; dorsal lösen sich die Vorknorpelstäbe der einzelnen Kiemenbögen allmählich in lockeres Mesenchymgewebe auf, ohne an der Schädelbasis als dichte Zellmassen zu erscheinen. Nur der Vorknorpelstab des Hyalbogens setzt sich bis gegen die Ohrkapselanlage heran fort und verschmilzt jetzt schon untrennbar mit ihr. In den vorknorpeligen Kiemenskeletanlagen treten nun einzelne Knorpelherde auf, entsprechend den späteren Teilen eines jeden Kiemenbogens. Diese Knorpelherde, welche von Anfang an durch die verdichteten Zellmassen miteinander zusammenhängen, stossen bei ihrem Auswachsen aufeinander und verschmelzen nun synchondrotisch. Es bilden so die einzelnen Elemente eines jeden Kiemenskeletbogens unter sich einen Stab, dieser wieder verschmilzt mit dem Basibranchiale, sodass zum Schluss die einzelnen Teile des ganzen Hyobranchialskelets miteinander zusammenhängen. Es ist aber trotzdem möglich, die Grenzen der einzelnen Skeletstücke festzustellen, zumal der Knorpel, welcher die Stücke verbindet, sehr bald sich färberisch ein wenig anders verhält wie der sonstige hyaline Knorpel; später wird dieser Verbindungsknorpel

durch Bindegewebe ersetzt, in welchem es dann schliesslich zur Bildung eines Gelenkspaltes kommt. Von besonderem Interesse ist es nun, dass die Hyomandibel, deren Vorknorpelanlage schon bis an die Ohrkapselanlage heranreichte, knorpelig mit der Ohrkapsel verwächst; und zwar ist der Knorpel an der Grenze von Hyomandibel und Ohrkapsel stellenweise echter hyaliner Knorpel, der sich genau so färbt wie anderer hyaliner Knorpel. Es erscheint mir dieser Befund für die Gehörknöchelfrage bei den terrestrischen Wirbeltieren von einigem Interesse zu sein, weil neuerdings von verschiedenen Seiten (Fuchs [1905, 1906], Drüner [1904]) grosses Gewicht darauf gelegt wird, dass die Gehörknöchelchen oft in der ersten Vorknorpelanlage mit der Ohrkapsel zusammenhängen. Doch will ich mich mit diesem Hinweis vorläufig begnügen, da das Thema mir jetzt fern liegt.

Die Zerlegung der Kiemenskelettbögen in ihre einzelnen Elemente und die Ausbildung der Gelenke erfolgt so spät, dass dies von mir nicht mehr beobachtet werden konnte. Auf die allgemeine Bedeutung, die diesem Befunde zukommt, soll weiter unten noch hingewiesen werden.

Prinzipiell ganz gleich spielen sich die Entwicklungsvorgänge am Kieferbogen ab. Die Mandibel ist durch hyalinen Knorpel mit dem Palatoquadratum verwachsen, dieses mit dem Processus basipterygoideus. Nur ist hier die synchondrotische Verwachsung rasch vorübergehender Natur, da schon bei einem Fischchen von 20 mm Gesamtlänge (Stadium V) die Bildung des Gelenkes zwischen Palatoquadratum und Processus basipterygoideus und zwischen Mandibel und Palatoquadratum eingeleitet ist.

Hirnnerven und Spinooccipitalnerven.

Zur Frage der peripheren Ausbreitung der Hirnnerven habe ich den bekannten Tatsachen nichts Neues hinzufügen können.

In den Arbeiten von Allis (1897) und van Wijhe (1882) sind die Verhältnisse der Kopfnerven der Ganoiden ganz besonders eingehend untersucht worden. Soweit meine Untersuchungen des Ursprunges und der ersten Verzweigung der Hirnnerven zu Resultaten geführt haben, die von den bisher bei anderen Fischen gewonnenen abweichen, will ich mich in dieser Abhandlung auf eine kurze Aufzählung der abweichenden Daten beschränken. Es sind noch so manche Punkte in der Anatomie der Hirnnerven der niederen Wirbeltiere ungeklärt, dass es mir noch nicht möglich erscheint zu übersehen, welche Erscheinungen im Hirnnervenverlauf bei *Lepidosteus* als ursprünglich, welche als abgeändert aufgefasst werden müssen. Eine jede Verallgemeinerung und vergleichend-anatomische Verwertung der Befunde will ich deshalb vorläufig unterlassen.

Von allen Autoren, die sich in letzter Zeit mit der Anatomie der Kopfnerven der Fische beschäftigt haben, ist immer wieder betont worden, dass die gebräuchliche Nomenklatur völlig unzureichend ist; B. A. Pansch (1910) hat dieser Ansicht letzthin wieder ganz besonders Ausdruck verliehen. Ich habe, ohne damit in theoretischer Hinsicht irgend eine Deutung geben zu wollen, rein nach dem sich bietenden systematischen Bilde eine von der üblichen etwas abweichende Bezeichnung angewandt. Dass der Nervus ophthalmicus profundus, welcher bisher zumeist als Trigemini I bezeichnet wurde, als selbständiger Hirnnerv aufzufassen ist, dürfte wohl keinem Widerspruch begegnen. Nicht nur muss der Nerv in seinem anatomischen Verhalten völlig vom Trigemini abgesondert werden, er hat auch eine abweichende Entstehungsgeschichte, wie aus den Untersuchungen von A. Brauer (1904) und H. Marcus (1910) hervorgeht, welche zeigten, dass bei Gymnophionen der Nerv nur aus einer ectodermalen Placode, nicht aus der Kopfganglienleiste entsteht. Ich habe deshalb einen neuen Namen

gewählt und dafür den des einzigen Hauptastes zur Benennung des ganzen Nerven benutzt. Es fand sich, dass der Ophthalmicus profundus eine kurze, aber breite Anastomose zum Ramus inferior oculomotorii sendet. Die Nervenfasern des Ramus anastomoticus gehen zu einem Ganglienzellhaufen, welcher in der Bahn des Ramus inferior oculomotorii sich findet; weiterhin entsendet der Oculomotorius einen Ramus ciliaris in den Bulbus. Nach dem Verhalten der anderen Formen ist es wahrscheinlich, dass der Hauptteil der Fasern des Ramus ciliaris oculomotorii aus dem Ganglienzellhaufen des Ramus inferior stammt (G. Schwalbe [1879]). Schneider (1882) deutete den Ophthalmicus profundus als ventrale Wurzel des Oculomotorius; dem kann nicht mehr zugestimmt werden, da der Ophthalmicus profundus als völlig selbständiger Nerv entsteht und erst sekundär die Verbindung mit dem Oculomotorius eingeht; Schneider beschreibt auch selbst, dass der Hauptstamm des Ophthalmicus profundus über den Bulbus hinweg rostralwärts zieht.

Es wurde schon oben bei der Beschreibung ausgeführt (S. 160), dass der Ophthalmicus lateralis vom Facialis völlig abgetrennt werden muss. Der Nerv versorgt die Sinnesorgane der Seitenlinie der vorderen Labyrinthregion mit einem allgemein als Ramus oticus bezeichneten Nerven, sowie weiterhin die Sinnesorgane des Supraorbital- und Infraorbitalkanales; die beiden letzteren Äste wurden als Nervi infraorbitalis und supraorbitalis bezeichnet, sodass in ihren Namen schon ihre Bedeutung erkennbar ausgedrückt ist, und die Nerven nicht mehr als Facialisäste in der Nomenklatur erscheinen. Es wurde ebenfalls schon bemerkt, dass die einzige Anastomose, welche vom Ophthalmicus lateralis in den Facialis geht, sicher nur in den Truncus hyoideomandibularis eintritt, und hier wahrscheinlich nur Fasern in den Ramus mandibularis entsendet. Sämtliche Seitenorgane des Vorderkopfes würden dann vom Nervus ophthalmicus lateralis allein innerviert werden.

Der Trigeminus und Facialis liessen sich vollständig voneinander trennen. Es ging nur eine mächtige Anastomose aus dem Facialisganglion in den Truncus maxillomandibularis trigemini. Der Trigeminus versorgte weiterhin den Kieferbogen und den Vorderkopf (Truncus maxillomandibularis, Ramus ophthalmicus superficialis, Rami musculares), der Facialis den Hyalbogen und die Sinnesorgane des Mandibularkanals (Truncus hyoideomandibularis), sowie das Dach der Mundhöhle (Ramus palatinus). Erwähnen möchte ich nur, dass ich keinen Ramus internus des Nervus mandibularis facialis fand. Der Nervus glossopharyngeus und vagus zeigen im Verhalten ihres Ursprunges und ihrer Ramifikation keine Erscheinungen, die einen prinzipiellen Unterschied gegenüber den Befunden bei anderen Fischen darstellen.

Einen Nervus praeopticus konnte ich nicht finden. Dieser Nerv scheint eine Eigentümlichkeit der Dipnoer zu sein (Pinkus [1894, 1895], Sewertzoff [1902]). Das etwas abgesetzte Bündel des Olfactorius, welches Allis (1897) bei *Amia* als Nervus praeopticus deutet, scheint mir doch diese Deutung nicht zuzulassen, zumal C. U. Ariëns Kappers (1909) ausdrücklich hervorhebt, dass er bei der Untersuchung des Hirnes von *Lepidosteus* und *Amia* keine Andeutung eines Nervus praeopticus findet.

Mit wenigen Worten möchte ich noch das Verhalten der spinooccipitalen Nerven besprechen. Um ein ausführliches Wiederholen der Einzelbefunde zu vermeiden, habe ich ein Diagramm in der von Sewertzoff (1896) zuerst angewandten Weise angefertigt, aus welchem die Befunde direkt abzulesen sind. Im Stadium I fand sich ein Bild der Myotome und Spinooccipitalnerven, welches völlig dem entsprach, welches K. E. Schreiner (1902) von gleich alten Stadien beschreibt. Nur war die rostrale Myotomplatte nicht mehr in einzelne Myotome zerlegbar; das erste Myotom Schreiner's war schon

rückgebildet, wie nicht anders erwartet werden durfte. Weiterhin finden sich aber gewisse Differenzen zwischen den Befunden von Schreiner und meinen eigenen. Ich finde, dass so-

Textfigur 1.

Schematisches Diagramm zur Darstellung der Entwicklungsvorgänge der Occipitalregion von *Lepidosteus osseus*, nach der von Sewertzoff (1896) zuerst angewandten Methode. Die Rechtecke stellen die Myotome dar. Rechts sind durch horizontale Striche die ventralen Nervenwurzeln, durch gepunktete Linie die zu Grunde gehende ventrale Wurzel angegeben; die ausgefüllten Kreise stellen die dorsalen Nervenwurzeln dar, leere Kreise deuten zu Grunde gehende dorsale Wurzeln an. Links sind durch dick umrandete Kreise die als echte vollständige Wirbelbogen angelegten dorsalen Bogen angegeben, durch dünn umrandete Kreise die Bogenrudimente.

wohl der Nervus IV als auch der Nervus V ihre dorsalen Wurzeln verlieren und lange Zeit als isolierte ventrale Wurzeln erhalten bleiben. Es ist mir selbst nicht möglich gewesen, mich von der Rückbildung des Nervus IV^v zu überzeugen, sodass ich

es offen lassen muss, ob nicht der Nervus IV^v überhaupt persistiert und bisher nur seiner Feinheit wegen übersehen wurde.

Ich kann mir die Divergenz gegenüber den Befunden von K. E. Schreiner nur so erklären, dass ihm in Horizontalserien die feine Wurzel IV^v entgangen ist, und in den Transversalserien zufällig individuelle Variationen vorgelegen haben, bei denen die dorsale Wurzel des Nervus V noch erhalten war. Dass sehr erhebliche Variationen im Bilde der spinooccipitalen Nerven vorkommen, habe ich selbst an vielen meiner Serien erfahren, wie bei der Einzelbeschreibung auch angeführt wurde. Da mir aber eine recht beträchtliche Anzahl von Serien zur Verfügung steht, glaube ich für meine Befunde und deren Deutung eintreten zu können.

Nach meinen Befunden werden die ersten drei Myotome in Mesenchymgewebe aufgelöst, das vierte Myotom stark reduziert, erst vom fünften ab bleiben die Myotome völlig erhalten. Es werden eine ventrale und zwei dorsale Wurzeln rückgebildet (III^v, IV^d und V^d); ob der Nervus IV^v später noch schwindet, kann ich nicht aussagen. Bei Besprechung der Entwicklung der Occipitalregion des Schädels wurde schon erwähnt, dass in die occipitale Seitenwand die Reste von vier dorsalen Bögen aufgenommen werden, dass der Occipitalbogen sich aus zwei dorsalen Bögen aufbaut. Die Verhältnisse sind in das Diagramm ebenfalls eingetragen. Es liess sich feststellen, dass vom Nervus VI an Äste in die Brustflosse eintreten; dies korrespondiert mit den Untersuchungen von Fürbringer (1897), welcher zeigte, dass vom Nervus a (= VI) an Äste in die Brustflosse des erwachsenen *Lepidosteus* eintreten.

III. Abschnitt.

Zusammenfassung der Resultate. Der Kopf in seiner Entwicklung als Ganzes betrachtet.

Es wurden bisher stets nur die Änderungen besprochen, welche ein einzelnes Organ oder eine Region des Schädels bei der Entwicklung erkennen liess. Es soll jetzt versucht werden, das Bild zusammenfassend, eine Entwicklung des Kopfes als Ganzes zu entwerfen, soweit dies bisher untersucht werden konnte.

Bei der Entwicklung kommt es zu einer Vergrösserung, einem Auswachsen des Kopfes. Die Entwicklung der einzelnen Organe und Abschnitte des Kopfes erfolgt sehr verschieden rasch. Sie führt bei dem einen Teile in erster Linie zu einer Differenzierung und Spezialisierung der Abschnitte, bei einem anderen Teile zu einer Gesamtvergrösserung. Hieraus resultiert ein starkes Verschieben der einzelnen Organe gegeneinander. Demnach muss bei der Entwicklung des Kopfes stets unterschieden werden zwischen dem Wachstum und der Vergrösserung des Kopfes im ganzen und deren Folgen für den übrigen Körper, sowie dem Wachstum und der Vergrösserung der einzelnen Bestandteile des Kopfes und ihrer gegenseitigen Beeinflussung.

Das erste Organ des Kopfes, welches sehr frühzeitig einen Höhepunkt der Entwicklung erreicht, ist das Gehirn. Dieses erstreckt sich anfangs durch die ganze Länge des Kopfes; seine einzelnen Hauptabschnitte sind im Stadium I im wesentlichen entwickelt. Später differenzieren sich nur noch die

einzelnen Teile des Gehirnes weiter, das Organ streckt sich im ganzen durch Verringerung der Mittelhirnbeuge, die Lobi olfactorii wachsen aus den Seitenteilen des Vorderhirnendes aus und legen sich schliesslich vor das ursprüngliche Hirnende; im ganzen bleibt aber das Gehirn im Verhältnis zum übrigen Kopfgebiete relativ stark im Wachstum zurück.

Vor dem Hirne entfaltet sich der Vorderkopf; dieser wächst in ganz ungewöhnlichem Masse aus, sodass schliesslich das cerebrale Kopfgebiet nur wie ein kleiner Anhang des Vorderkopfes zwischen diesem und dem Rumpfe eingeschaltet erscheint. Starke Verschiebungen der Nerven und Sinnesorgane begleiten diesen Vorgang. Das Geruchsorgan, welches anfangs neben dem Vorderhirn liegt, entfernt sich weit von ihm, da das Organ infolge des Auswachsens des präcerebralen Kopfgebietes weit rostralwärts vorgeschoben wird. Der Nervus olfactorius wird dadurch zu einem langen Nervenstrang ausgezogen.

Ebenso schiebt das Auge sich am Hirn entlang rostralwärts, wenn auch bei den beobachteten Stadien die Verlagerung sich noch in mässigen Grenzen hält. Erst späterhin treten auch hier sehr weitgehende Verschiebungen ein, sodass schliesslich das Auge vor der Pars cerebralis cranii liegt. Dann wächst auch der Nervus opticus zu einem relativ langem Stamme aus, welcher von caudomedial nach rostromedial zum Bulbus zieht.

Auch die übrigen Hirnnerven des Vorderkopfes zeigen in deutlicher Weise die Folgeerscheinungen der Verlängerung des Vorderkopfes. Es kommt hierbei selbst zu gewissen Verschiebungen der Nervenursprünge gegeneinander. Da das Gehirn im Wachstum relativ stehen bleibt, wird bei der Vergrösserung der Nervenwurzeln und ihrer Ganglien der Abstand zwischen den einzelnen Wurzeln relativ geringer, sodass schliesslich

die Nerven des Trigemino-facialiskomplexes zu einem fast unentwirrbaren Ganzen verschmelzen. Die Wurzel des Ophthalmicus profundus wird vom Ganglion trigemini gedeckt. Die beiden Wurzelfäden des Trigeminus, welche anfangs ventralwärts zogen, um ihr Ganglion ventrolateral neben der Hinterhirnbasis zu bilden, vereinigen sich später zu einem Strang, der von dorsocaudal nach ventrorostral läuft und ein lang ausgezogenes Ganglion ventrolateral vor dem Hinterhirn bildet. Die Wurzeln und das Ganglion des Trigeminus werden ausserdem noch von den Ganglien des Ophthalmicus lateralis und Facialis bedeckt. Es wurde schon oben (S. 197) darauf hingewiesen, dass diese Verschiebungen der Organe des Vorderkopfes — Nase, Auge, Hirnnerven — in dem zuletzt beschriebenen Stadium V noch lange nicht zum Stillstand gekommen sind. Es interessieren diese Erscheinungen, denen in späteren Untersuchungen noch weiter nachgegangen werden muss, zunächst nur deshalb ganz besonders, weil sie die Verschiebungen erklärlich machen, welche zwischen den einzelnen Abschnitten das Cranium sich nachweisen liessen. Es wurde oben (S. 193) ausführlich besprochen, wie weitgehende Verschiebungen besonders im Grenzgebiet der Labyrinth- und Orbitotemporalregion stattfinden. Es kommt hier zu Verschiebungen der seitlichen Schädelwand gegen die Bodenplatte, der lateralen Teile der Bodenplatte gegen deren medianes Gebiet. Der Ausdruck Verschiebung ist hier natürlich so zu verstehen, dass ein ungleiches Wachstum der Schädelgebiete statthat. Das Zurückbleiben der medianen Teile des Schädelbodens der Labyrinthregion konnte in Verbindung gebracht werden mit dem Auswachsen des Infundibulum aus der Vorderhirnbodenplatte. So ändert sich das Bild der Grenzen der einzelnen Schädelregionen gegeneinander in nicht unbeträchtlicher Masse während einer langen Entwicklungszeit. Es ist überhaupt eine generelle Eigentümlichkeit „primitiver“ Formen, dass ihre Entwicklung

erst sehr spät zum Abschluss kommt. Das tritt bei *Lepidosteus osseus* ganz besonders deutlich hervor. Denn bei einem 20 mm langen Tiere sind einige der auffallendsten Charaktere des Schädels des erwachsenen Tieres noch gar nicht angedeutet. Es besteht noch kein Interorbitalseptum, welches später als mediane Platte zwischen der Pars cerebralis cranii und dem Gebiet der „Cornua trabecularia“ sich einschiebt, es besteht noch kein langes Septum nasi, beides Bildungen, welche in ihrer besonders mächtigen Entfaltung dem Kopfskelet von *Lepidosteus osseus* geradezu das Gepräge verleihen.

Wichtiger noch als die eben besprochenen Erscheinungen, welche sich im Gebiete des Kopfes selbst abspielen, sind ähnliche Vorgänge an der Kopf-Rumpfgrenze. Hier dehnen sich die Kiemenbögen allmählich vom Kopf in den Rumpf hinein aus, hier wird der Vagus und Glossopharyngeus caudalwärts ausgezogen. Es werden dabei unter Mitwirkung des sich ausdehnenden Labyrinthorganes und der knorpeligen Ohrkapsel die ersten Rumpfmotome und die ersten spinalen Nerven zum Teil zerstört. Es ist dies prinzipiell der gleiche Vorgang, wie ihn besonders *Froriep* in seinen zahlreichen Untersuchungen klar gestellt hat. Es erhebt sich nun die Frage, wo kommt es schliesslich zur Bildung der Kopf-Rumpfgrenze, resp. welche Momente sind hierbei Ausschlag gebend? Es ist leicht verständlich, dass in dem Gebiete, in welchem die Myotome und Septa intermuscularia fehlen oder stark reduziert sind, eine Anlage isolierter Wirbel nicht mehr erfolgt. Denn das darf wohl als sicher gestellt gelten, dass bei niederen Formen, welche noch eine sehr primitive Wirbelsäule aufweisen, die Bildung der Wirbel in hohem Masse von der Muskulatur abhängig, bis zu einem gewissen Grade eine Funktion derselben ist. Da nun an der Kopf-Rumpfgrenze Spinalnerven und Myotome als solche zu Grunde gehen und zum Teil nachweislich in Mesenchym zerfallen, so kann es nicht wundernehmen, dass die Knorpel-

anlagen der Wirbelsäule nicht mehr in typischer Weise erscheinen, sondern bei im allgemeinen weniger kräftiger Gesamtanlage und Verringerung der sie trennenden Abstände infolge der Verschmälerung der Myotome verschmelzen. Welche Momente bedingen es aber, dass freie Wirbel dem Schädel assimiliert werden? Man hat hier eine Immobilisierung der Wirbel angenommen durch die Kiemenbögen, durch das Parabasale, durch Zugrundegehen der Muskulatur. So sollte es zu einer sekundären Assimilation der ersten freien Wirbel gekommen sein. Man ist bisher in der Fragestellung ausgegangen vom Verhalten bei erwachsenen Tieren. Dort finden sich freie Wirbel, die dem Schädel folgen, und es handelte sich demnach um das Problem, wie solche freien Wirbel sekundär dem Schädel angegliedert werden können. Die Lösung scheint mir durch die Befunde der Ontogenese sehr erleichtert zu sein. Es handelt sich gar nicht um eine Assimilation freier Wirbel, sondern um das Ausbleiben einer Zerlegung der zusammenhängenden Wirbelreihe in einzelne Elemente. Hier scheint mir nun die Funktion eine ausschlaggebende Rolle zu spielen. Bei den meisten Fischen sind die Wirbel zu einer gewissen Zeit der Entwicklung durch Knorpel oder Vorknorpel untereinander verbunden; eine Absetzung der einzelnen Wirbel voneinander erfolgt erst sehr spät (Schauinsland [1905]). Die experimentellen Forschungen der letzten Jahre haben uns gezeigt, in welchem hohem Grade die Entwicklung der Regenerate bei niederen Wirbeltieren in früher Entwicklungszeit durch die Funktion beeinflussbar ist (Harms [1910]). So erscheint es mir berechtigt anzunehmen, dass in gewissen Grenzen funktionelle Einflüsse auch bei der normalen Entwicklung niederer Wirbeltiere eine Rolle spielen können; denn wir dürfen doch wohl nicht annehmen, dass die Eigenschaft, funktionell beeinflussbar zu sein, erst durch Regenerationsprozesse neu hervorgerufen

wird. Solchen funktionellen Einflüssen müssen nun meines Erachtens auch bei der Ausbildung der Kopf-Rumpfgrenze von *Lepidosteus osseus* eine Rolle zukommen. Nach den Beobachtungen von Fülleborn (1894) u. a. schwimmt ein Fischchen von 20 mm Gesamtlänge (Stadium V) schon längst frei herum. Seine Muskulatur wird demnach funktionell das Skelet beeinflussen können. Die ersten Wirbelbogen werden durch den Kiemenapparat, welcher sich unter den Anfangsteil der Wirbelsäule unterschiebt, fast unbeweglich fixiert werden; diese Wirbelbogen sind auch ausserordentlich rudimentär, da hier schon die Myotome teilweise verdrängt sind. Aber auch noch der erste vollentwickelte Wirbelbogen wird nicht frei, sondern bleibt am Cranium fixiert. Hier scheint mir nun eine Immobilisierung durch den Kiemenbogenapparat nicht mehr allein bewirkt zu werden; es erstreckt sich nur das Ende des Kiemenbogenapparates soweit caudalwärts. Hier legt sich aber der Schultergürtel, welcher im Stadium V schon in allen seinen Knorpelteilen angelegt ist, dem Schädel an und ist später selbst durch das Suprascapulare fest dem Schäfelskelet (*Squamosum*) verbunden. Diese knöcherne Verbindung ist jetzt erst in der Anlage erkennbar.

Für eine Immobilisierung des ersten vollentwickelten Wirbelbogens kommt demnach bisher als ursächliches Moment nur der primordiale Schultergürtel in Frage. Es ist klar, dass noch manche andere Punkte für die Bestimmung der Lage der Kopf-Rumpfgrenze in Frage kommen können. Wichtig erscheint mir nur, dass funktionelle Einflüsse auf das sich entwickelnde Tier hier eine Rolle spielen können. Vorläufig ist in diesem Punkte kein sicheres Urteil zu gewinnen, da funktionelle Einflüsse durch Untersuchung der normalen Entwicklung wohl wahrscheinlich gemacht, aber noch nicht erwiesen werden können.

Froriep (1905) hat neuerdings die Frage aufgeworfen,

ob überhaupt eine Verschiebung der Craniovertebralgrenze bei den Wirbeltieren vorkommt, oder ob nicht vielmehr mit der erstmaligen Ausbildung des Kopfes die Craniovertebralgrenze definitiv festgelegt ist. Es ist ohne weiteres zuzugeben, dass eine Vergleichung sehr erschwert ist, da wir keine festen Punkte haben, von denen ausgehend wir die Zählung der Somite vornehmen können. Froriep (1902) selbst hat darauf hingewiesen, dass die Ohrblase nicht als Marke benutzt werden kann, da sie in erheblichem Masse ihre Stellung in der Entwicklung ändert. Dass das craniale Ende der Urniere als fixer Ausgangspunkt dienen kann, wie Froriep (1905) neuerdings will, erscheint aber noch viel weniger möglich, da gerade das craniale Ende der Urniere in seinem Auftreten ausserordentlichen Schwankungen unterliegt. Es ist also nur möglich unter Abwägung aller in Betracht kommenden Momente unter Vermeidung einer schematischen Beurteilung von einem Gesichtspunkte aus eine vergleichende Betrachtung verschiedener Wirbeltiercranien anzustellen. Hier muss die Untersuchung und Vergleichung der Zustände erwachsener Tiere, das Untersuchungsgebiet der vergleichenden Anatomie in engerem Sinne, im Zusammenhang mit den Befunden entwicklungsgeschichtlicher Forschung verwertet werden. Denn so wenig wie die vergleichende Anatomie allein eine Lösung des Problems geben kann, ebensowenig kann die entwicklungsgeschichtliche Forschung für sich eine erschöpfende Beantwortung der hier zu stellenden Fragen geben. Durch die Befunde der entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Forschung scheint mir nun, wie aus den zusammenfassenden Darstellungen von Fürbringer (1897) und Gaupp (1898, 1905) hervorgeht, ziemlich sicher erwiesen zu sein, dass die Craniovertebralgrenze der Amnioten um drei Metamere caudalwärts verschoben ist gegenüber der Grenze bei Amphibien. Dass die Craniovertebralgrenze bei den Amphibien nicht ohne weiteres

gleich zu setzen ist der Craniovertebralgrenze bei Selachiern, ist mir schon deswegen wahrscheinlich, weil, wie oben auseinandergesetzt (S. 183), das Selachiercranium überhaupt kein einheitlicher morphologischer Begriff ist. Vielleicht spielen auch bei der Absetzung des Schädels von der Wirbelsäule bei Selachiern funktionelle Einflüsse eine Rolle. Es würde dann besonders darauf zu achten sein, ob es sich um ovipare oder vivipare Formen handelt, da bei ersteren natürlich funktionelle Einflüsse von geringerer Bedeutung sein müssen. So wäre es auch verständlich, dass relativ nah verwandte Formen nicht unerhebliche Verschiedenheiten zeigen können. Ich muss mich mit diesem Hinweise begnügen. Wir kennen einstweilen nur von sehr wenigen Selachiern die einzelnen Phasen der Entwicklung des Kopfes; auf die Bedeutung funktioneller Einflüsse in der Ontogenese und die Möglichkeit, dass auf solche Einflüsse manche Charaktere des erwachsenen Tieres zurückzuführen sind, wurde dabei wohl bisher kaum geachtet. Eigene Erfahrungen über die Entwicklung des Selachierschädels stehen mir bislang nicht zur Verfügung. Dass überhaupt eine Verschiebung der Craniovertebralgrenze bei den Wirbeltieren vorkommt, scheint mir durch die ontogenetischen Befunde bei verschiedenen Selachiern und besonders bei den Ganoiden sicher erwiesen zu sein.

Es ist nun eine vielleicht zunächst auffallende Erscheinung, dass bei terrestrischen Formen die oft sehr erhebliche Vergrößerung des Schädels nicht zu ausgedehnten Wirbelassimilationen führt wie bei wasserlebenden Tieren. Dies weist schon darauf hin, dass die Ursache der Schädelvergrößerung bei terrestrischen Formen eine andere sein wird wie bei kiemenatmenden Tieren. Bei letzteren spielt, wie zur Genüge hervorgehoben wurde, die Verlagerung des Kiemenbogenapparates unter die Wirbelsäule, welche wohl zum Teil eine Folge der mächtigen Entfaltung der Kiefer ist, und die Befestigung des

Schultergürtels am Schädel eine Hauptrolle. Es wird so der Schädel durch Anlagerung von Wirbeln verlängert, das Cavum cerebrale cranii und das Gehirn selbst werden davon kaum tangiert. Anders bei terrestrischen Formen; hier vergrössert sich das Gehirn in allererster Linie. Der Hirnschädel nimmt durch eigenes Wachstum an Grösse zu, zum Teil werden ursprünglich extracerebrale Räume dem Cavum cerebrale cranii angefügt, wie aus den Untersuchungen von Gaupp (1905) und neuerdings Voit (1909) hervorgeht. Da der Kiemenbogenapparat zum grossen Teile zurückgebildet wird, nur Reste von ihm neue Verwendung finden, spielt er bei der Schädelbildung keine ausschlaggebende Rolle mehr.

Funktionelle Einflüsse spielen wahrscheinlich auch bei der Zerlegung der Kiemenskeletbögen in ihre einzelnen Segmente eine Rolle. Die Zerlegung der Kiemenskeletbögen erfolgt ausserordentlich spät zu einer Zeit, in welcher das junge Fischchen schon frei herumschwimmt und auch schon auf Raub ausgeht. Beweglich müssen also die Kiemenskeletbögen schon sein, wenn auch die einzelnen Stücke noch knorpelig zusammenhängen. Die Konsistenz des Knorpels ist wohl als viel weicher anzunehmen als in späteren Stadien. Es ist klar, dass bei einer ontogenetisch so späten Zerlegung der Kiemenskeletbögen in ihre einzelnen Teile zu einer Zeit, in welcher die Teile längst funktionell in Anspruch genommen werden, die Funktion auch einen gewissen Einfluss auf die Gliederung der Skeletbögen ausüben können. Döhrn (1884) hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass die Gliederung der Kiemenskeletbögen als Anpassung an die Muskulatur aufzufassen ist. Gaupp (1905) schliesst sich ihm an und betont besonders, dass das „chamäleonartige Aussehen“ des Kiemenbogenapparates bei den Wirbeltieren dadurch am leichtesten erklärbar ist. Nach meinen Befunden bei *Lepidosteus* muss ich dieser Auffassung rückhaltlos zustimmen und möchte nur betonen, dass die funktionellen

Einflüsse in der Entwicklung des einzelnen Individuums noch immer eine Rolle spielen. Somit muss auch zugegeben werden, dass funktionelle Einflüsse in der Ontogenie modifizierend wirken können, dass also schliesslich Veränderungen im Bau des Tieres ontogenetisch beginnen können. Wir wissen nun, dass solche bestimmten, zunächst rein individuellen, ontogenetisch stets neu hervorgerufenen Veränderungen im Bau des Tieres, wenn sich dieselben in mehreren Generationen wiederholen, schliesslich vererbt werden können. So erscheint mir auch hier wieder deutlich erkennbar, dass phylogenetische Veränderungen in der Ontogenie verursacht und eingeleitet werden können.

Zum Schluss sei noch auf einen Punkt hingewiesen. Die Entwicklung des Processus basipterygoideus und die Anlage des Palatoquadratum an diesen Fortsatz der Schädelbasis sind ebenfalls ontogenetisch späte Erscheinungen. Auch ihre weitere Ausbildung wird demnach durch die Funktion von der ersten Anlage an beeinflusst werden können. Im allgemeinen ist das Palatoquadratum mit seinem Processus palatinus an den Schädel fixiert und verbindet sich dann ventrocaudal verlaufend mit der Mandibula. Hier bildet sich dann gewöhnlich noch eine Verbindung mit der Hyomandibel aus. Nur Heptanchus und Hexanchus zeigen ein abweichendes Verhalten. Bei ihnen verbindet sich die Pars quadrata palatoquadrati noch mit der Labyrinthregion des Schädels. Schon Sewertzoff (1899) hat darauf hingewiesen, dass die Verbindung der Pars palatina palatoquadrati bei Acanthias sehr frühzeitig erscheint; er sprach die Ansicht aus, dass das Palatobasalgelenk als die primitive Anheftungsstelle des Kieferbogens am Schädel aufzufassen ist. Ehe nicht die ontogenetische Entstehung der Verbindung des Palatoquadratum mit dem Processus postorbitalis bei Heptanchus und Hexanchus bekannt geworden ist, scheint es mir nicht berechtigt, diese Verbindung

für primär zu halten. Es ist durchaus möglich, wie schon Sewertzoff betonte, dass hier sekundäre Vorgänge vorliegen, welche das ursprüngliche Bild verdecken. Nach den Befunden bei *Lepidosteus osseus* ist solch ein Vorgang sehr wohl möglich. Denn auch bei ihm verbindet sich die *Pars quadrata palatoquadrati* sekundär mit dem Schädel; diese Verbindung entwickelt sich so kräftig weiter, dass sie schliesslich als Hauptverbindung des Kieferbogens am Neurocranium erscheint.

Tafelerklärung.

Sämtliche graphischen und plastischen Rekonstruktionen wurden nach exakten Transversalserien von 10 μ Schnittdicke bei einer Vergrößerung 100:1 ausgeführt. Die Figuren 1—15 sind auf die Hälfte verkleinert, geben also eine Vergrößerung 50:1; die Figuren 16—20 sind auf ein Drittel verkleinert, geben also eine Vergrößerung $33\frac{1}{3}$:1.

Die graphischen Rekonstruktionen geben Medianschnitte des Kopfes wieder mit den eingezeichneten Medianschnitten des Gehirns und der Skeletteile. In den dazu gehörigen Pausen sind dann die Kopfnerven, Sinnesorgane etc. in ihrer Projektion auf die Medianebene wiedergegeben. Soweit die Bezeichnungen nicht ohne weiteres verständlich sind, ist ihre Bedeutung im Folgenden angegeben.

Für alle Figuren gültige Abkürzungen und Farberklärung.

Ol.	= Olfactorius	
Opt.	= Opticus	
Ocm.	= Oculomotorius	} rot
Ci.	= Ramus ciliaris	
Tro.	= Trochlearis	
Abd.	= Abducens	
Oph. pr.	= Ophthalmicus profundus, gelb	
Tri.	= Trigemini	
Oph. s.	= Ophthalmicus superficialis trigemini	} grün
Max. mand.	= Truncus maxillomandibularis trigemini	
Oph. l.	= Ophthalmicus lateralis	} grau
Ot.	= Ramus oticus ophthalmici lateralis	
Su. orb.	= Supraorbitalis ophthalmici lateralis	
In. orb.	= Infraorbitalis ophthalmici lateralis	
Fac.	= Facialis	} blau
Hy. mand. f.	= Truncus hyoideomandibularis facialis	
Hy. f.	= Hyoideus facialis	
Mand. f.	= Mandibularis facialis	
Pa. f.	= Palatinus facialis	
Op. f.	= Opercularis facialis	
Ac.	= Acusticus	

Gl.	= Glossopharyngeus	}	gelb
D. gl.	= Dorsalis glossopharyngei		
Ph. gl.	= Pharyngeus glossopharyngei		
Po. gl.	= Posttrematicus glossopharyngei		
Va.	= Vagus		
D. va.	= Dorsalis vagi		
Lat. va.	= Lateralis vagi		
Br. va.	= Pars branchialis vagi	}	rot mit Schraffur
Ph. va.	= Pharyngeus vagi		
Po. va. II.-V.	= Posttrematicus vagi zum 2. bis 5. Kiemenbogen		
III.-XI.	= 3. bis 11. Spinalnerv (der Exponent v bedeutet ventrale Wurz.) grün		
Spr.	= Spritzlochanlage		
R. s.	= Rectus superior bulbi		
R. m.	= Rectus medialis bulbi		
R. i.	= Rectus inferior bulbi		
R. l.	= Rectus lateralis bulbi		
Ob. s.	= Obliquus superior bulbi		
Ob. i.	= Obliquus inferior bulbi		
Can.sem.a.(p)	= Canalis semicircularis anterior (posterior)		
Rec.sup.utr.	= Recessus superior utriculi		

Durch rote Striche ist die rostrale Grenze der Myotome, sowie das basale Stück der Septa intermuscularia angegeben.

Die Chorda dorsalis ist in den graphischen Rekonstruktionen schraffiert, in den Plattenmodellrekonstruktionen grün angegeben, der Knorpel ist punktiert, resp. blau angegeben.

In den graphischen Rekonstruktionen ist in den Figuren 1, 6, 10 und 16 am Nervus opticus die Ursprungsfläche des Nerven am Hirn durch besondere Schraffur hervorgehoben.

Stadium I. *Lepidosteus osseus*, Gesamtlänge 9½ mm.

Fig. 1, Tafel D. Graphische Rekonstruktion des Kopfes.

Stadium II. *Lepidosteus osseus*, Gesamtlänge 10 mm.

Für die graphische und plastische Rekonstruktion wurde die gleiche Serie benutzt.

Fig. 2, Tafel D. Graphische Rekonstruktion des Kopfes.

Fig. 3, Tafel A. Plattenmodellrekonstruktion von Gehirn und Primordialcranium, Ansicht der rechten Seite.

Fig. 4, Tafel A. Dasselbe Modell, Ansicht der Ventralseite; auf der linken Seite sind die Kopfsinnesorgane wiedergegeben.

Fig. 5, Tafel A. Dasselbe Modell, Ansicht der linken Seite. Ausser dem Gehirn und Primordialcranium sind die Kopfsinnesorgane und Ursprünge der Kopfnerven wiedergegeben.

Stadium III. *Lepidosteus osseus*, Gesamtlänge 11 mm.

Es wurde für die graphische und plastische Rekonstruktion die gleiche Serie benutzt.

Fig. 6, Tafel D. Graphische Rekonstruktion des Kopfes.

Fig. 7, Tafel A. Plattenmodellrekonstruktion des Primordialcranium, Ansicht der Dorsalseite.

Fig. 8, Tafel A. Dasselbe Modell, Ansicht der rechten Seite.

Fig. 9, Tafel A. Dasselbe Modell, Ansicht der Ventralseite. Das Splanchnocranium ist nur auf der rechten Seite wiedergegeben.

Stadium IV. *Lepidosteus osseus*, Gesamtlänge 14 mm.

Für die graphische und plastische Rekonstruktion wurde die gleiche Serie benutzt.

Fig. 10, Tafel D. Graphische Rekonstruktion des Kopfes. Der Nervus acusticus ist in dieser Rekonstruktion fortgelassen.

Fig. 11, Tafel B. Plattenmodellrekonstruktion. Ansicht der linken Seite. Es ist das Gehirn, Sinnesorgane, Anfangsteile der Kopfnerven und das Neurocranium wiedergegeben. Die Konturen des Auges — Bulbus und Linse — sind durch punktierte Linien markiert.

Fig. 12, Tafel B. Dasselbe Modell, Ansicht der rechten Seite. Das Gehirn ist median durchschnitten, sodass man die linke Hirnhälfte von innen sieht; davor liegt die rechte Hälfte des Primordialcranium.

Fig. 13, Tafel B. Dasselbe Modell, rechte Hälfte des Neurocranium von innen gesehen.

Fig. 14, Tafel B. Dasselbe Modell. Das Primordialcranium von der Ventralseite gesehen; das Splanchnocranium ist nur auf der rechten Seite wiedergegeben.

Fig. 15, Tafel A. Plattenmodellrekonstruktion des linken Labyrinthorganes, Ansicht der Lateralseite.

Stadium V. *Lepidosteus osseus*, Gesamtlänge 20½ mm.

Es wurde für die graphische und plastische Rekonstruktion die gleiche Serie benutzt.

Fig. 16, Tafel E. Graphische Rekonstruktion des Kopfes. Der Nervus facialis und ophthalmicus lateralis sind in dieser Rekonstruktion weggelassen.

Fig. 17, Tafel C. Plattenmodellrekonstruktion. Das Primordialcranium von der linken Seite.

Fig. 18, Tafel C. Dasselbe Modell, Ansicht von der Dorsalseite.

Fig. 19, Tafel C. Dasselbe Modell, Ansicht von der rechten Seite. Die rechte Ohrkapsel ist fortgenommen, sodass die linke Schädelhälfte von innen zu übersehen ist.

Fig. 20, Tafel C. Dasselbe Modell, Ansicht von der Ventralseite. Links ist nur der Kieferbogen wiedergegeben, die anderen Teile des linken Splanchnocranium sind fortgelassen. Rechts ist das Interhyale und der grösste Teil des Keratohyale fortgenommen, ihre Konturen sind punktiert angegeben. In der nebenstehenden Zeichnung sind die dorsalen Enden der Kiemenskelettbögen besonders gezeichnet.

Citierte Literatur.

1. Allis, E. Ph. jr., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *Journal of morphology*. Vol. 12. 1897.
2. — The skull and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. *Ebenda*. Vol. 18. 1903.
3. Ariëns Kappers, C. U., Untersuchungen über das Gehirn der Ganoiden *Amia calva* und *Lepidosteus osseus*. *Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*. Band 30. 1909.
4. Barfurth, D., Zur Regeneration der Gewebe. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. 37. 1891.
5. van Bemmelen, I. F., Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. *Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*. Bd. 6. Berlin 1886.
6. Brauer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminalganglien. *Zoologische Jahrbücher, Supplement VII (Festschrift für A. Weisman)*. 1904.
7. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. V. Zur Entstehung und Differenzierung der Visceralbogen bei *Petromyzon Planeri*. *Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*. Bd. 5. Berlin 1884.
8. Drüner, L., Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. 24. 1904.
9. Froriep, A., Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1882.
10. — Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. *Ebenda* 1883.
11. — Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. *Ebenda* 1885.

12. Froriep, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Ebenda 1886.
13. — Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anatomischer Anzeiger. Bd. 2. 1887.
14. — Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Archiv für Anatomie und Physiologie 1901.
15. — Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, 1902.
16. — Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anatomischer Anzeiger. Bd. 21. 1902.
17. — Die occipitalen Wirbel der Amnioten im Vergleich mit denen der Selachier. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1905.
18. Fuchs, H., Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Supplement 1905.
19. — Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugetiere. Ebenda Supplement 1906.
20. Fülleborn, F., Bericht über eine zur Untersuchung der Entwicklung von *Amia*, *Lepidosteus* und *Necturus* unternommenen Reise nach Nordamerika. Sitzungsberichte der kgl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1894. II.
21. Fürbringer, M., Über die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. 30. N. F. 23. 1896.
22. — Über die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für C. Gegenbaur. Bd. 3. 1897.
23. Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 7. 1898.
24. — Die Entwicklung des Kopfskelettes. Handbuch der Entwicklungslehre, herausgegeben von O. Hertwig. Bd. 3. 1905.
25. — Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 14. 1905.
26. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* Var. *typica*. Jenaische Denkschriften. Bd. 6. 1908.
27. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Heft 3. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig 1872.
28. — Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 13. 1888.
29. — Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887.
30. Harms, W., Über funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Pflüger's Archiv, Bd. 132. 1910.
31. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anatomischer Anzeiger. Bd. 9. 1894.

32. Marcus, H., Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. IV. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. II. Festschrift für R. Hertwig. Bd. 2. 1910.
33. Müller, Fr. W., Über die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihre Umgebung bei *Lepidosteus osseus*. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 49. 1897.
34. Nusbaum, J., Entwicklungsgeschichte und morphologische Beurteilung der Occipitalregion des Schädels und der Weber'schen Knöchelchen bei den Knochenfischen. Anatomischer Anzeiger. Bd. 32. 1908.
35. Panschin, B. A., Die peripheren Nerven des Hechtes. Anatomischer Anzeiger. Bd. 35. 1910.
36. Parker, W. K., On the development of the skull in *Lepidosteus osseus*. Philosophical transactions of the royal society of London. Vol. 173. 1882.
37. Peter, K., Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 25. 1898.
38. Pinkus, F., Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Anatomischer Anzeiger. Bd. 9. 1894.
39. — Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphologische Arbeiten. Bd. 4. 1895.
40. Rosenberg, E., Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Teil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat 1884.
41. — Über das Kopfskelett einiger Selachier. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft bei der Universität Dorpat. Bd. 8, 1889; Sitzung vom 17. II. 1886.
42. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische I. Das Cranium von *Amia calva*. III. Das Cranium der Characiniden. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morphol. Jahrbuch. Bd. 9. 1884; Bd. 10. 1885; Bd. 17. 1891.
43. Schauinsland, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Handbuch der Entwicklungslehre, herausgegeben von O. Hertwig. Bd. 3. 1905.
44. Schneider, H., Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 15. N. F. 8. 1882.
45. Schreiner, K. E., Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* und *Lepidosteus*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 72. 1902.
46. Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 13. N. F. 6. 1879.
47. Sewertzoff, A. N., Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou, année 1895. Nouvelle série. Tome IX. 1896.
48. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anatomischer Anzeiger. Bd. 13. 1897.
49. — Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschrift für C. v. Kupffer Jena 1899.

50. Sewertzoff, A. N., Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus* Forsteri. Anatomischer Anzeiger. Bd. 21. 1902.
 51. Stöhr, Ph., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 33. 1880.
 52. — Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 36. 1882.
 53. — Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Festschrift zur Feier des dreihundertjährigen Bestehens der Universität Würzburg. Bd. 2. Leipzig 1882.
 54. Veit, O., Über einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. Anatomische Hefte. Bd. 33. 1907.
 55. Virchow, H., Embryologische und angiologische Erfahrungen über nordamerikanische Wirbeltiere. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Jahrgang 1894.
 56. Voit, M., Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anatomische Hefte. Bd. 38. 1909.
 57. van Wijhe, I. W., Visceralskelett und Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. 5. 1882.
 58. — Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandelingen der Koninklijke akademie van wetenschappen, Afdeling Naturkunde, 22. deel. Amsterdam 1883.
 59. — Über Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilienembryonen. Zoologischer Anzeiger. Bd. 9. 1886.
 60. — Über die Entwicklung des Kopfskelettes bei Selachiern. Comptendu des séances du sixième congrès international de Zoologie, à Berne 1904. Genève 1905.
-