Die zentralen Sinnesorgane bei Petromyzon.

Von
D. Tretjakoff, Odessa.

Hierzu Tafel V und VI.

Einleitung und Methode.

Bei *Amphioxus* und bei den Tunikaten sind einige Sinnesorgane im zentralen Nervensystem eingeschlossen, die, im Gegensatz zu den peripherischen Sinnesorganen, „zentrale Sinnesorgane“ darstellen. Man hat bis jetzt diesen Gegensatz zwischen den zentralen und peripheren Sinnesorganen niemals in einer konsequenten Weise durchgeführt, denn man glaubte, dass die zentralen Sinnesorgane vielleicht in einer sehr nahen genetischen Beziehung zu den peripheren Sinnesorganen der Vertebraten standen und dass die Reize für diese Organe jedenfalls von aussen, von der Peripherie des Körpers her, an sie gelangten. Es ist aber in letzter Zeit sehr wahrscheinlich gemacht worden, dass auch bei den Vertebraten im zentralen Nervensystem Sinnesorgane vorhanden sind, welche für keine äusseren Reize oder für diese doch nur auf indirektem Wege erreichbar sind und aus diesem Grunde, meiner Meinung nach, wirklich die Bezeichnung „zentrale Sinnesorgane“ verdienen, wobei jedoch diese Bezeichnung nur ein ausschliesslich topographisches Merkmal der fraglichen Organe ausdrücken soll. Solche zentralen Sinnesorgane fand ich nun ausgezeichnet ausgebildet bei *Petromyzon fluviatilis*.

Ich möchte vor allem darauf hinweisen, dass die aus Sinneszellen bestehenden zentralen Sinnesorgane eine sehr wichtige theoretische Bedeutung in der Frage über die Phylogenie des zentralen Nervensystems bei den Vertebraten haben. H. E. Ziegler (58) hat in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere“ schon gesagt, dass der in der Ontogenese hervortretende topographische Zusammenhang des Blastoporus mit der Medullarplatte auf ihre enge phylogenetische Beziehung hinweisen könne und dass zur Zeit, als der Blastoporus bei den Wirbellosen Mund war, die Medullarplatte eine Flimmerrinne darstellte, welche zum Mund führte, ähnlich dem Flimmerstreifen, welcher an der ventralen Seite der Trochophora von

Anneliden und Mollusken verläuft. „Nachdem der Neuralkanal seine Verbindung mit dem Darm verloren hatte, hatte vielleicht das Epithel des Zentralkanals noch lange Zeit die Funktion eines Sinnesepithels, bis im weiteren Gange der Stammesentwicklung auch der Verschluss des vorderen Neuroporus erfolgte.“

Ich will aber die Angaben anderer Forscher, welche die Voraussetzung von Ziegler weiter zu entwickeln und zu modifizieren versuchten, hier nicht sammeln; es genügt zu sagen, dass die Medullarplatte der Urvertebraten immer noch als eine Sinnesepithelplatte aufgefasst wird. Ich glaube in dieser Arbeit zeigen zu können, dass diese Auffassung nicht nur embryologisch, sondern auch vergleichend-anatomisch berechtigt ist.

Im Rückenmark von *Ammocoetes* hat Kolmer (32) bereits kleine unipolare Zellen beschrieben, die er als Übergangsformen von Ependymzellen zu Nervenzellen bezeichnet hat. In meiner Arbeit über das Nervensystem von *Ammocoetes* (53) widmete ich diesen Zellen auch einige Bemerkungen, indem ich der Ansicht von Kolmer im allgemeinen zustimmte. Ich versuchte nur die Äusserungen von Kolmer über die Bedeutung dieser Zellen, die ich vorläufig als „intraependymale Zellen“ bezeichnen möchte, in einigen Punkten zu korrigieren, da nach meiner Meinung diese intraependymalen Zellen keine Übergangsformen von Ependymzellen zu Nervenzellen darstellen, wie Kolmer meinte, sondern sie sind überhaupt nur wenig differenzierte Nervenzellen, welche sich aus den Neuroblasten umgeformt haben. Die vorliegende Untersuchung beweist, dass ich in dieser Beziehung näher an der Wahrheit war, als Kolmer. Zu der Beschreibung von Kolmer konnte ich damals noch hinzufügen, dass die intraependymalen Zellen eigentlich nicht unipolar, wie Kolmer behauptete, sondern wenigstens bipolar sind. Die fragliche Zelle wird nämlich ausser mit einem peripheren, verzweigten Fortsatz noch mit einem kurzen, zwischen den Ependymzellen bis zur Lichtung des Zentralkanals vordringenden Fortsatze versehen. Da ich die intraependymalen Zellen nur bei den kleinsten unter den von mir untersuchten *Ammocoeten* angetroffen hatte, nahm ich die Zellen für die Anfangsstadien der Differenzierung der kleinen Nervenzellen an und dachte dabei, dass diese Zellen später ihre Verbindung mit dem Ependym aufgeben und ihr Zentralfortsatz sich in einen gewöhnlichen Dendriten umwandle.

Während ich früher (53) die intraependymalen Zellen im Rückenmark nur bei ganz kleinen Larven fand, hatte ich sie im Übergangsgebiet des Rückenmarks in die Medulla oblongata auch bei grossen, 15—18 cm langen Ammocoeten mit Methylenblau gefärbt und auf der Fig. 25, Taf. XXXI (54), abgebildet. „Wahrscheinlich“, schrieb ich bei dieser Gelegenheit, „stellen derartige Zellen auch hier nur Entwicklungsstadien typischer Nervenzellen dar.“

Bei der Untersuchung des Rückenmarks des erwachsenen Fisches konnte ich in den letzten Jahren mich überzeugen, dass die intraependymalen Zellen auch beim Neunauge, und noch besser als beim Ammocoetes, differenziert sind. Deswegen unternahm ich eine neue Untersuchung des Rückenmarks von Ammocoetes und von *Petromyzon fluviatilis*, um die Sache mit Hilfe möglichst verschiedenartiger Methoden in endgültiger Weise aufzuklären.

Die intravitale Färbung des Rückenmarks mit Hilfe von Methylenblau geschah auch diesmal genau wie früher (53). Ich brauche nur zu bemerken, dass die intraependymalen Zellen mit diesem Farbstoff nur sehr schwer und spät färbbar sind, viel schwerer, als die übrigen, unzweifelhaften Nervenzellen des Rückenmarks. Die intraependymalen Zellen werden nur in den letzten Momenten der Färbungszeit gut gefärbt, also nur 2 bis 3 Stunden nach Anfang der Färbung. Man muss den frischen Schnitt durch das Rückenmark mit einem grossen Tropfen der Farblösung völlig bedecken; dadurch werden die übrigen Nervenzellen meistens diffus und undeutlich gefärbt, die intraependymalen Zellen lassen sich jedoch desto sicherer färben. Um Querschnitte des Rückenmarks zu bekommen, muss man das (lebende) Tier in Stücke zerschneiden, dann jedes Stück mit dem Rasiermesser nach der Längsachse der Chorda frontal zerspalten und nur die dorsale Hälfte aus freier Hand schneiden.

Wegen der angeführten Besonderheit der Färbung der intraependymalen Zellen konnte ich sie früher bei grossen Ammocoeten im Rückenmark nicht finden, da für die Färbung der übrigen Elemente nur eine kleine Menge des Farbstoffes notwendig war und die Färbung nicht eine so lange Zeit dauerte. Jetzt aber, nach der von mir beim Neunauge gewonnenen Erfahrung, finde ich die betreffenden Zellen bei Ammocoeten jeder Grösse bzw. jeden Alters ebenso konstant, wie beim erwachsenen Tier (Fig. 2 und 3, Taf. V).

In allerletzter Zeit gelang es mir durch eine kleine Veränderung des Silberverfahrens von Ramón y Cajal die intraependymalen Zellen ausgezeichnet auch durch Silberimprägnation zu färben, und zwar noch besser als durch Methylenblau. Ich liess kleine Stückchen des Rückenmarks samt seinen Hüllen, den umgebenden Muskeln und dem entsprechenden Chordastück in einem Gemisch von Alkohol und Ammoniak (5 Tropfen auf 100 Alkohol) 48 Stunden liegen, dann behandelte ich die Objekte mit 2½% Silbernitratlösung bei einer Temperatur von 36° 5—6 Tage lang.

Besonders günstig erwies sich in einer ganz unerwarteten Weise die Behandlung nach Golgi (1908) zur Färbung der Binnennetze. Ich versuchte sie auch zur Färbung des Binnennetzes in den Nervenzellen des Rückenmarks bei den Neunaugen anzuwenden. Zu meiner Überraschung erhielt ich jedesmal, wenn ich die Stücke nicht zu lange in der Silberlösung liegen gelassen hatte, anstatt des Binnennetzes eine ausgezeichnete Färbung der Neurofibrillen in allen Nervenzellen des Rückenmarks; die Färbung war an Schärfe und Schönheit der Bilder, im Vergleich mit der Färbung nach R. y Cajal und Bielschowsky, ganz prachtvoll. In den Spinalganglienzellen färbte sich auf denselben Präparaten das Binnennetz mitunter nicht minder gut wie die Neurofibrillen in den Nervenzellen des Rückenmarks.

Auf diesen Golgi-Präparaten waren die Neurofibrillen in den intrapendymalen bipolaren Zellen ebenfalls so gut gefärbt, dass ich mich in der folgenden Beschreibung hauptsächlich auf solche Golgi-Präparate stützen werde.

Selbstverständlich ist, dass andere Methoden hier auch ihre Anwendung gefunden haben.

Das Sinnesorgan des Rückenmarks.

Auf gut fixierten Präparaten sieht man bei jeder nicht spezifischen Färbung, die nur deutliche Zellgrenzen liefert, dass das Ependym des Rückenmarks beim Neunauge ein ganz anderes Bild liefert, als man es nach den schematischen Beschreibungen der meisten Lehrbücher erwarten sollte. Es fehlt erstens die scharfe äussere Grenze des Ependyms. Die Kerne in den Ependymzellen liegen nicht in einer Reihe, sondern in regellos verschiedener Entfernung von der inneren Oberfläche der Ependymschicht. Die Ependymzellen sind verschieden lang und je nach der Länge und der Färbung des Protoplasmas lassen sich zwei Arten der Ependymzellen unterscheiden.

Die Zellen der einen Art sind immer dunkel, intensiv gefärbt; diese sind auch von äusserst variabler Grösse. Andere Zellen mit einem helleren Protoplasma sind kürzer und im allgemeinen alle von derselben Länge. Ihre Kerne sind rund oder leicht oval, wie die der Zellen der ersten Art, sie sind aber viel reicher an Basichromatin. Die Zellen sind nach innen etwas verbreitert und bilden mit ihren inneren Oberflächen die scharfe und glatte Begrenzung des Zentralkanals. Sie tragen keine Cilien, eine Cuticula ist nicht sicher nachweisbar; Kittleisten sind ebenfalls nur undeutlich differenziert.

Die dunkleren Zellen sind mit einem sphärischen Kern mit deutlichem Kernkörperchen versehen. Der Kern liegt in der

äusseren Hälfte oder am äussersten Ende der Zelle, welche dadurch an diesem Ende angeschwollen erscheint und weiter peripheriewärts spitz ausläuft. In der Richtung gegen die Lichtung des Zentralkanals verschmälert sich das Ende der Zelle und tritt zwischen den Kuppen der helleren Zellen in die Lichtung hinein. Im Zentralkanal schwillt das Ende der Zelle zu einem Knöpfe an, welcher in das Lumen des Kanals hervorragt. An Querschnitten des Rückenmarks erscheinen regelmässig fünf bis acht von solchen Knöpfen. Früher nahm ich diese Gebilde für die zusammengeklebten Cilien, aber nach sorgfältiger Kontrolle und der Durchmusterung vieler Präparate bin ich jetzt überzeugt, dass normal immer nur abgerundete Knöpfchen vorhanden sind; sie können aber wegen der ungeeigneten Fixation das Aussehen zusammengeklebter Cilien annehmen. Die Form und Grösse der Knöpfe gelingt es nicht immer gut zu beobachten, da die cerebrospinale Flüssigkeit meistens einen körnigen Niederschlag bildet, welcher die Knöpfe fast ganz maskieren kann.

Die Kerne dieser Zellen sind sehr empfindlich gegen einige Fixationsflüssigkeiten, nach deren Wirkung sie immer zusammengeschrumpft erscheinen. In dieser Beziehung unterscheiden sie sich von den Kernen der hellen Zellen, welche auf solchen Präparaten ihre normale Form gut beibehalten. Nach dem Silberverfahren von R. y Cajal wird das Kernkörperchen in den dunklen Zellen sehr intensiv schwarz gefärbt, was von argentophilen Granula (R. y Cajal) herrührt.

Da ich zur Fixierung meistens dünne Scheiben, welche mit dem Rasiermesser aus dem frisch getöteten Tier geschnitten waren, anwendete, fehlte immer in solchen Scheiben der Reissnersche Faden. Er ist aber stets vorhanden, wenn zur Fixierung grössere Stücke verwendet werden. Es ist also sicher, dass der Reissnersche Faden beim Schneiden mit dem Rasiermesser aus den dünnen Scheiben ausgepresst oder ausgezogen wird.

Die dunklen und hellen Zellen sind nicht gleichmässig angeordnet. An den Querschnitten sind dorsal und ventral in den Stellen, welche dem dorsalen und ventralen Ependymkeil entsprechen, meistens nur helle Zellen vorhanden. Sie unterscheiden sich hier deutlich von den dunklen Zellen, dank ihrem schmalen, verhältnismässig chromatinarmen Kern. Die Kerne liegen auch in diesen Zellgruppen, welche manchmal den echten Ependymkeil

bilden, in verschiedener Entfernung vom Zentralkanal. Die dunklen Zellen liegen lateral an den Seiten des Kanals dicht nebeneinander, so dass auf 10 μ dicken Schnitten die zwischen diesen Zellen liegenden hellen Zellen schwer zu unterscheiden sind. Auf dünneren Querschnitten werden die dunklen Zellen durch höchstens drei helle Zellen voneinander abgetrennt. Wenn mit Hilfe irgend eines Färbungsverfahrens die peripheren Fortsätze der Ependymzellen gefärbt werden, dann kann man solche Fortsätze nur bei den hellen Zellen feststellen. Der intensiv sich färbende Faden, welcher im peripheren Fortsatze eingeschlossen wird, endigt aber nicht am äusseren Ende der Zelle, sondern setzt sich durch die ganze Zelle bis zur inneren Oberfläche fort und endigt hier innerhalb der Zelle. In dieser Beziehung scheint es zulässig zu sein, dieses Verhalten des Fadens mit den Verhältnissen bei anderen Tieren zu vergleichen.

Nach den Angaben von Studnička (50) ist bei den Fischen (*Anarrhichas lupus*, *Orthogoriscus mola* und *Lophius piscatorius*) ein ähnlicher Verlauf des Fadens des peripheren Fortsatzes vorhanden und bei *Lophius* gerade im Rückenmark. Die Ependymfasern verlaufen hier durch den peripheren Fortsatz der Zelle in den eigentlichen Zellkörper hinein und lassen sich in demselben ganz bequem bis zur fraglichen Cuticula, an die sie sich, wie es scheint, ansetzen, verfolgen. Im Innern der Zelle stellen sie eine gerade Linie dar. Nun sagt Studnička: „Man kann hier endlich auch darauf aufmerksam machen, dass auch in den weichen Körpern der Ependymzellen der Gehirnventrikel von *Petromyzon* einzelne längs verlaufende Fasern zu sehen sind. Auch bei *Amphioxus* konnte E. Müller sehen, dass die Ependymfasern an der Seite der Zelle bis zum Zentralkanal verlaufen.“

Bei *Petromyzon* sind keine solchen Fasern vorhanden, soviel ich sehen konnte, obgleich auch im Protoplasma der betreffenden Zellen mit Hilfe der Eisenhämatoxylinmethode einige Fibrillen zu differenzieren waren. Diese Fibrillen sind aber nicht geradlinig und in keiner Weise so scharf wie in den hellen Zellen begrenzt.

Wenn man nach Beobachtung der nicht spezifisch, aber gut gefärbten Schnitte Methylenblaupräparate (nach der vitalen Färbung) betrachtet, dann kann man sich sofort überzeugen, dass die dunklen Zellen nach ihrer Lage, ihrer Form und anderen Verhältnissen vollkommen den mit Methylenblau gefärbten (Fig. 2 und

3, Taf. V) bipolaren intraependymalen Zellen entsprechen. Auf Methylenblaupräparaten sind alle oben angeführten Merkmale der dunklen Zellen vorhanden, der Endknopf, der Kern, das innere verjüngte Ende und die periphere Verdickung des äusseren Endes — alles ist vorhanden, und ausserdem sieht man auf den Methylenblaupräparaten noch mehr: vom peripheren zugespitzten Ende der Zelle entspringt der Fortsatz, welcher in die graue Substanz (wenn von einer solchen im Rückenmark von *Petromyzon* zu sprechen ist) eintritt, variköse Endästchen abgibt und sich im Geflecht der Ästchen anderer Nervenzellen des Rückenmarks verliert. Soviel ich sehen konnte, verlaufen die Verästelungen der bipolaren Ependymzellen nicht zu weit vom Zentralkanal, sie erreichen aber meistens das Gebiet der grossen effektorischen Nervenzellen des Rückenmarks.

Es ist sicher, dass solche intraependymalen Zellen Nervenzellen sind. Sie sind nicht nur bei *Ammocoetes*, sondern auch bei *Petromyzon* vorhanden, und es liegt kein Grund vor, diese Zellen für noch nicht differenzierte Zellen resp. noch nicht differenzierte Nervenzellen zu halten. Es ist jedenfalls sicher, dass neben dem Ependym kleine uni- und bipolare Nervenzellen liegen; sie sind aber, nach meiner Meinung, schon gut differenzierte Zellen aus der Gruppe der amakrinen Zellen des Rückenmarks (siehe meine Arbeit 53). Die bipolaren intraependymalen Zellen muss man, nach meiner Meinung, als solche betrachten, die ganz eigenartig differenziert sind und ihre eigene Aufgabe haben.

Studnička (50) huldigte in seiner Arbeit über das Ependym der Ansicht, dass die Ependymzellen auch im differenzierten Nervensystem noch Neuroglia und Nervenzellen produzieren könnten. Was die Übergangsformen der Ependymzellen zu Neurogliazellen betrifft, so will ich in keiner Weise die Ausführungen Studničkas bestreiten. Seine Angaben zugunsten der Entwicklung der Nervenzellen aus den Ependymzellen betrachte ich aber ebenso misstrauisch, wie die ähnlichen Angaben von Kolmer (32), von welchen schon oben die Rede war. Ich betone jedoch ganz ausdrücklich, dass ich die bipolaren intraependymalen Zellen schon von Haus aus für in besonderer Weise differenzierte Zellen halte, welche eine selbständige Rolle im Rückenmark spielen.

Vor wenigen Jahren würde es ganz ketzerisch geklungen haben, wenn man sagte, dass die intraependymalen Zellen des

Rückenmarks von Petromyzon rezeptorische Sinneszellen darstellten. Gerade in letzter Zeit sammelte man jedoch Beobachtungen, welche unzweideutig beweisen, dass im Ependym der Gehirnhöhlen wirklich Zellen vorkommen, die den peripherischen Sinneszellen homolog sind. So schreibt in dieser Beziehung Studnička in einer neuen Arbeit (51) über die Tatsache, dass schon die Hesseschen und die Josephschen photorezeptorischen Zellen im Rückenmark von Ammocoetes ganz deutlich beweisen können, dass Sinnesorgane im Innern der Cerebrospinalröhre vorhanden sind: „Bei den Elementen der Cerebrospinalröhre muss man doch dieselbe Grundeigenschaft des Protoplasmas voraussetzen, wie man sie beim aussen bleibenden Teile des Ektoderms anerkennt, infolge welcher Eigenschaft sich einzelne Zellen desselben in Sinneszellen und ganze Gruppen derselben in Sinnesorgane umwandeln können. Vor allem ist es im Gebiete der Cerebrospinalröhre das Ependym, dessen innerste auch in vielen anderen Rücksichten dem äusseren Ektoderm sehr ähnliche Schicht, welche hier in Betracht kommt. Im Ependym und durch Umbildung seiner Elemente entstehen die Sinneszellen der Parietalorgane, jene des Infundibularorgans, ihnen entspricht ihrer Lage nach die lichtempfindende Schicht der Seitenaugen. Jedenfalls entstehen auch die Hesseschen Photorezeptoren im Ependym, und diejenigen, die Joseph von Amphioxus beschrieben hat, sind ihm wenigstens nicht ganz fremd. Auch die bisher nicht genau bekannten Sinneszellen des Reissnerschen Apparates der Vertebraten wird man unter den Ependymzellen suchen müssen.“

Dank dem freundlichen Entgegenkommen Studničkas konnte ich auch sein Referat über diese Ependym-Sinnes-Organen (52) einsehen; die von ihm gegebene Zusammenstellung der Literatur liefert deutliche Beweise, dass die oben zitierte Voraussetzung durchaus berechtigt ist. Leider sind diese Angaben nicht vollständig; so bleiben Gemelli (15), Johnston (bei Petromyzon) (24) und Tretjakoff (54) über die infundibulären Zellen in diesem Referat unberücksichtigt. Diese Angaben sind aber vollständiger und beweiskräftiger, als diejenigen von Boeck (4), welche allein im Referat Erwähnung gefunden hatten.

Ich möchte deswegen die Zusammenstellung von Studnička vervollständigen und zu der Beschreibung, welche ich über die infundibulären Zellen beim Ammocoetes im Jahre 1909

(54) lieferte, jetzt die Schilderung von ähnlichen Zellen bei Petromyzon hinzufügen.

Das infundibuläre Sinnesorgan.

Soviel ich mich überzeugen konnte, sind Zellen von der Art der infundibulären Zellen bei Ammocoetes und bei Petromyzon nicht nur im hypothalamischen Gebiet, sondern auch im Recessus praeopticus vorhanden. Diese Zellen sind bei Ammocoetes, nach meinen früheren Beobachtungen (54), nicht intra-, sondern hauptsächlich extraependymal gelegen und nur ihre zentralen Fortsätze sind intraependymal eingeschlossen. Der Zellkörper liegt also ausserhalb des Ependyms und durch diese Körper wird eine besondere Schicht neben der Ependymschicht gebildet, welche von dem Ependym durch eine schmale molekuläre, fein punktierte Schicht abgetrennt wird. Die Zellen sind bipolar. Der zentrale Fortsatz dringt zwischen den Ependymzellen hindurch und setzt sich bis an das Lumen der Gehirnhöhle fort. Er tritt sogar zwischen den inneren Enden der Ependymzellen in das Lumen hinein und endigt in demselben mit einer knopfförmigen Verdickung, Endknopf. Einige Zellen liegen weiter vom Ependym ab, sie senden aber in dasselbe einen sehr feinen zentralen Fortsatz hinein. Es ist nicht zu zweifeln, dass dieser Fortsatz dem zentralen Fortsatz entspricht, welcher bei den von mir oben beschriebenen intraependymalen bipolaren Zellen des Rückenmarks in dem Zentralkanal ebenfalls mit einem Endknopf endigt. Die lateralen Fortsätze der infundibulären Zellen nehmen gleich am Zellkörper den Charakter der Endfäden an und verflechten sich mit den Bahnen, welche aus dem Hypothalamus hinzukommen.

Ich brauche hier nur auf die wertvolle Abhandlung von Johnston (23) über das Gehirn von Acipenser zu verweisen. Der Verfasser fand nämlich im hypothalamischen Gebiet die Nervenzellen von ganz demselben Aussehen, wie sie später von ihm und von mir in demselben Gebiet bei Ammocoetes und bei Petromyzon beobachtet wurden. In den Lobi inferiores bei Acipenser sah Johnston die fraglichen Zellen in der ganzen Ausdehnung dieses Gebietes von derselben Gestalt. „The cell bodies are ovoid, fusiform, pear-shaped or nearly cubical. A single large dendrite arises from the periferal end or apex of the cell and divides into several branches which diverge as they approach

the ectal surface.“ „The neurite usually arises from the base of the large dendrite or from the basal part of one of its branches, occasionally from the cell body.“ Über die zentralen Fortsätze der Zellen verliert der Verfasser hier kein Wort; man sieht solche Fortsätze an den beigegebenen Mikrophotographien auch nicht. Im Corpus mamillare bildet er ähnliche Zellen ab und beschreibt bei ihnen auch einen zentralen Fortsatz mit dem Endknopf. Über die Bedeutung dieser Zellen wird nicht diskutiert, wohl aber über die Bedeutung der eigentümlichen Zellen im Saccus vasculosus von Acipenser, welche mit Borsten an ihrem inneren Ende versehen sind und, als echte Sinneszellen, den langen Neuriten in das zentrale Nervensystem entsenden. Diese Zellen färben sich (bei Amiurus), nach den Angaben von Johnston, auch mit Methylenblau. Der Verfasser neigt zu der Auffassung, dass diese Zellen im Saccus rezeptorische Nervelemente sind.

Die Beobachtungen von Johnston über die rezeptorischen Zellen im Saccus waren von technischer Seite noch nicht so beweiskräftig, dass sie ohne weiteres verwertet werden könnten. Und in meiner russischen Monographie über das Nervensystem von Ammocoetes (55) habe ich der Beschreibung von den infundibulären Zellen noch einige allgemein-theoretische Betrachtungen zugefügt, welche in meiner deutschen Publikation fehlen. Ich schrieb nämlich, dass ich über die Bedeutung des hypothalamischen, besonders aber des infundibulären Gebietes eine andere Ansicht, als die von Johnston ausgesprochene, für möglich hielt. Johnston hat nämlich auch im Infundibulum ebenso wie im Recessus praeopticus bei der Lamprete ähnliche Zellen mit dem intraependymalen zentralen Fortsatz gefunden, wie im Corpus mamillare bei Acipenser. Er betrachtet das infundibuläre Gebiet als eine hypertrophierte ventrale Partie des Zwischenhirns, welche in das kommissurale und assoziative Zentrum verwandelt wurde. Nach meiner Meinung entsprechen das Infundibulum und der Recessus praeopticus nach ihrem Bau und ihrer Entstehung der frontalen Naht der Medullarrohre und deswegen gehören sie eher dem dorsalen und nicht dem ventralen Gebiet des Gehirns an. Die infundibulären Zellen, welche in beiden Gebieten vorkommen, zeigen jedenfalls eine sehr bemerkenswerte Ähnlichkeit mit den Sinneszellen des genetisch eng mit der dorsalen Naht der Cerebralaröhre verbundenen olfaktorischen Organes. Sie erinnern auch an die bipolaren Zellen

der Netzhaut der seitlichen Augen, besonders wenn wir zum Vergleich die bipolaren Zellen der Netzhaut bei *Petromyzon* berücksichtigen wollen; zu demselben Typus gehören auch die rezeptorischen Zellen im Pineal- und Parapinealauge bei den Cyclostomen, so dass überhaupt die infundibulären Zellen dieselben Elemente darstellen, welche in den Derivaten des dorsalen Gebietes der Cerebrālrohre vorkommen.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass das Infundibulum bei *Petromyzon* ebenfalls wie die dorsale Naht phylogenetisch von der Zone entstammt, welche in der medullären Platte sich unmittelbar in das Hautepithel forsetzte. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung des Nervensystems lieferten die Sinneszellen dieser Zone das Material zum Aufbau der Pineal- und Parapinealauge, während viele von den Sinneszellen sich in die intraependymalen Sinneszellen umwandelten und ein Teil dieser Zellen sich als die Netzhaut der seitlichen Augen differenzierte. Im Recessus praeopticus und im Infundibulum bei *Ammocoetes* bewahren die intraependymalen Zellen, obgleich ihr Körper schon ausserhalb des Ependyms gelagert ist, vollkommen den primitiven Charakter und stellen einen Apparat dar, welcher als ein Sinnesorgan des inneren Hohlraums des primitiven Vertebratengehirns angesehen werden kann.

Kappers (31) spricht sich in seiner Untersuchung über das Gehirn der Knochenganoiden in ähnlicher Weise aus; er gründet seine Ansichten auf das Vorhandensein der gut entwickelten *Tractus sacci vasculosi*. „Ich möchte“, sagt er, „die Saccusverbindungen etwas eingehender besprechen . . . Es scheint also zweifellos, dass wir, wenigstens der Hauptsache nach, vermutlich aber ganz, es mit einer sensiblen sensorischen Bahn zu tun haben.“

Boecke (2) fand bei der Untersuchung der Infundibularregion bei *Muraena*-Embryonen Zellen, welche nicht anders zu deuten sind, als Sinneszellen. Bei anderen Fischen erhalten wir, wie an der Hand der Angaben von Gemelli (15), Johnston (23) und Anderer ersichtlich ist, die infundibulären Zellen von typischem Aussehen, wie bei *Acipenser* und Cyclostomen, die infundibulären Zellen bei den Embryonen von *Muraena* gehören aber zur Kategorie der Sinneszellen des *Saccus vasculosus*. Ich glaube aber, dass diese beiden Zellarten untereinander nahe verwandt sind, und dass die Untersuchungen über die Sinneszellen im *Saccus* eine grosse Bedeutung für das Verständnis der infundibulären Zellen haben.

Kappers äussert sich über die Bedeutung des *Saccus* in folgender Weise: „Die Frage ist, von welcher Natur ist dieses Sinnesorgan? Seine grosse Oberfläche, seine Lage inmitten der Cerebrospinal- und Subduralflüssigkeit

lassen vermuten, dass es mit der Empfindung des Druckes dieser Flüssigkeit zu tun haben kann.“

Da bei Selachiern, welche keine Schwimmblase, somit auch kein Webersches Organ haben, dessen Wirkungen durch die Sinnesepithelien des Labyrinthes perzipiert werden, auch der grösste Saccus und die grössten Saccusnerven vorhanden sind, so vermutet Kappers, dass bei diesen Fischen die mächtige Entfaltung des Saccus eine kompensatorische Bildung sei. Den grössten Tractus sacci vasculosi hat er bei *Hexanchus* gefunden.

„Im Saccus hat bisher niemand die Sinneszellen gesehen“, schrieb ich in meiner russischen Monographie (55), da ich die Angaben von Johnston für nicht beweisend betrachtete. Jetzt aber, nach den Untersuchungen von Dammerman (6), muss ich diese Behauptung für unrichtig erklären.

Gleichzeitig mit der Veröffentlichung meiner russischen Arbeit über das Nervensystem von *Ammocoetes* hat K. W. Dammerman das Vorhandensein von Sinneszellen im Saccus vasculosus der Fische nachgewiesen und dadurch die Angaben von Johnston über solche Zellen im Saccus vasculosus von *Acipenser* bestätigt.

Dammerman verfolgte die Sinneszellen im Saccus bei vielen Fischen und lieferte die Beobachtungen, welche für die Auffassung der infundibulären Zellen unentbehrlich sind. Um aber die Bedeutung dieser Beobachtungen zu verstehen, muss man zunächst die morphologischen Beziehungen zwischen dem Infundibulum und dem Saccus bei *Petromyzon* feststellen.

Bela Haller (17) sagte im Jahre 1896, dass ein Saccus vasculosus den *Petromyzonten* vollständig fehlt. Johnston betrachtet als einen solchen den dünnen epithelialen Boden des Hypothalamus (24). Schilling (46) berichtet ebenfalls, dass bei *Petromyzon* der Recessus infundibuli sich nach unten und hinten in eine epitheliale Ausbuchtung fortsetzt, welche sich noch in die knorpelige Schädelkapsel hinein erstreckt und als Vorstufe des Saccus vasculosus angesehen werden darf, „obwohl der Name hier kaum am Platze ist, da die reiche Vaskularisation, welche dieses Organ bei den höheren Fischen hat, hier noch, soweit ich sehe, fehlt“. Bei *Ammocoetes* fand ich die Verhältnisse des Hypothalamus fast genau in der Form, wie sie von Schilling geschildert worden sind. Den beiden letzten Forschern folgend, bezeichnete ich die entsprechende rein epitheliale Platte am Boden des Hypothalamus als ein Saccusrudiment und habe die Endigungen der Nervenfasern zwischen den Ependymzellen der Platte nachgewiesen (53).

Wollen wir aber jetzt das Infundibulum von *Petromyzon* mit seinen Sinneszellen unter dem Lichte der Untersuchungen von Dammerman ansehen, so kann ich wohl zugeben, dass ein Organ mit den von Dammerman genau beschriebenen Krönchenzellen bei *Petromyzon* wie bei *Ammocoetes* fehlt. Mit dieser Erkenntnis ist aber die Frage über die Beziehungen zwischen dem Saccus der Fische und dem Infundibulum der Cyclostomen noch lange nicht gelöst. Dammerman (6) hat im Saccus der Fische die bemerkenswerten Zellen gefunden, welche er „Krönchenzellen“ genannt hatte. Das innere Ende dieser Zelle ist mit den gestielten Anschwellungen versehen, welche an der Kuppe der Zelle ein Krönchen zusammenstellen. Mittelst der

Silberimprägnation und der Neurofibrillenfärbung vermag er die von den äusseren Enden der Zellen entspringenden Nervenfasern nachzuweisen, welche im Gehirn die entsprechenden Tractus zusammensetzen. Deswegen fasst er die morphologische und physiologische Bedeutung des Saccus in folgender Weise auf: „Der Saccus vasculosus der Fische ist ein Gehirnteil, welcher sich entwickelt als Ausbuchtung der hinteren epithelialen Infundibularwand. Eine sackartige Ausstülpung schiebt sich hier nach hinten unter der Gehirnbasis gegen die Chordaspitze. Frühzeitig wandeln sich in diesem Organ die Gehirnwandzellen in eigenartige, für den Saccus vasculosus charakteristische Ganglienzellen — die Krönchenzellen — um. Die einfachen, mehr oder weniger kubischen oder platten Zellen des Epithels mit nur einigen wenigen Flimmern auf ihrer Oberfläche werden dann zu runden bauschigen Sinneszellen mit grossen Kernen.“

Die übrigen Zellen der Saccuswand werden zu Stützzellen. Die grossen Zellen strecken ihre inneren Enden als kleine runde Köpfchen ins Innere des Saccus. Ihre Härchen verdicken sich allmählich, werden anfangs keilförmig und zuletzt gestielt. Der Vermehrung der Haare ist eine Vermehrung der Basalkörperchen vorausgegangen, da jedes Körnchen mit dem entsprechenden Basalkörnchen im Zusammenhang steht. D a m m e r m a n vergleicht die Körnchen mit den Stiften der Hörzellen und findet hier eine gewisse Ähnlichkeit. Er hat nach den Körnchenzellen auch in anderen Teilen des Gehirns gesucht, aber umsonst; ausserhalb des Saccus sind sie nicht vorhanden. Weiter beweist D a m m e r m a n, dass der echte Saccus nur den Fischen eigen ist, bei den übrigen Wirbeltieren existiert nur ein auch bei den Fischen vorkommender Recessus posterior infundibuli.

Schön ausgebildet, falten- und blutreich ist das Organ, nach den Untersuchungen von D a m m e r m a n, bei den Selachiern und den meisten Seeteleostiern, am grössten bei den Tiefseefischen, weniger vollkommen bei den Flussbewohnern; bei den im seichten Wasser lebenden Fischen verschwindet es fast vollständig. Äusserst früh entsteht es ganz fertig und funktionsfähig bei vielen pelagischen Larven der Fische.

Nach der Meinung von D a m m e r m a n liegt im Saccus ein Apparat für die Messung des Blutdruckes oder vielleicht für die Analyse der chemischen Zusammensetzung des Blutes. Wenn die grossen Gefässe, die den Saccus umgeben, strotzend mit Blut gefüllt werden, treten die Epithelien der Saccuswände nahe heran und der Inhalt des Saccus setzt die Krönchen in Bewegung. In solcher Weise kann die Änderung des Blutdruckes mechanisch perzipiert werden.

Man könnte auch denken, nach der Voraussetzung von D a m m e r m a n, dass die Reizung der Krönchen durch die Änderung der osmotischen Verhältnisse des Blutes hervorgerufen werden könnte. Vermittelt des Blutes kann vielleicht der Saccus vasculosus durch die Änderungen gereizt werden, welche in den

Bluteigenschaften durch die Wirkung der Tiefe vorkommen. Mit der Tiefe nimmt ja der Wasserdruck und der Druck, unter welchem die Gaslösungen sich befinden, zu. Mit dem erhöhten Druck und der niederen Temperatur der Wassertiefe nimmt die Konzentration des Sauerstoffes zu. Auf diesem Wege mag vielleicht der *Saccus vasculosus* ein Organ sein, welches die Sauerstoffkonzentration des Wassers zu prüfen weiss, und auf diese Weise könnte der Fisch auch imstande sein, die ihm zusagende Tiefe des Wassers aufzufinden. Deswegen nennt Dammerman den *Saccus* ein Tieforgan oder „benthisches“ Organ.

Bis zu diesem Punkt möchte ich dem Verfasser zustimmen. Ich führe hier seine Erörterungen eingehend mit der Absicht an, sie auch bei der Auffassung der Rolle des Infundibulum bei *Petromyzon* zu verwerten. Ich möchte aber die Bemerkung zulassen, dass die technische Seite der sonst tüchtigen Untersuchung für das geschulte Auge nicht auf der entsprechenden Höhe zu stehen scheint. Und wenn der Verfasser ein benthisches Organ auch bei *Amphioxus* und bei den Tunikaten in dem von Boeck (3, 4) beschriebenen Infundibularorgan des ersteren und in der längst bekannten Flimmergrube der letzteren sieht, so geht er sicher zu weit.

Boeck (4) hat nämlich gefunden, dass das Infundibularorgan bei der Larve von *Amphioxus* eine unsymmetrische Lage hat und erst bei dem erwachsenen Tier die ventrale symmetrische Platte darstellt. Nach der Meinung von Boeck weist dieser Entwicklungsgang auf die primäre paarige Anlage des Organs hin. Wenn wir also diese paarige Anlage in ihrem Verhalten zur Gehirnwand uns vorstellen wollen, so werden wir genau dasselbe Bild wie im Infundibulum von *Petromyzon* sehen. Mit dem *Saccus vasculosus* ist aber das Infundibularorgan von *Amphioxus* schwer zu homologisieren. Nach der Darlegung von Dammerman muss man die Flimmergrube bei den Tunikaten auch dem Infundibularorgan homolog halten; einem Untersucher (Hunter) ist es gelungen, die Flimmerzellen mit den von ihnen entspringenden Nervenfasern mit Methylenblau zu färben. Bei den Larven wird die Flimmergrube frühzeitig in der Form einer Ausstülpung des Gehirns angelegt und bricht erst später und sekundär in die Mundhöhle durch. Ich glaube, dass ebenso wie das Auge von Ascidienlarven nach Froriep nur einen Überrest der paar

seitlichen Augen darstellt, die unpaare Flimmergrube wie das Infundibularorgan von *Amphioxus* bei eingehender Untersuchung nur als ein Überrest der paarigen Anlage erscheinen wird. Da wir das Infundibulum als ein weiter verbreitetes Organ, als der Saccus ist, auffassen müssen, so kann das Infundibularorgan wahrscheinlich im Gegensatz zum Saccus ein Gebilde von einer noch grösseren und allgemeineren Bedeutung sein. Ich halte deswegen die Flimmergrube der Tunikaten und das Infundibularorgan von *Amphioxus* dem Saccus der Fische nicht homolog.

Wollen wir jetzt das Infundibulum von *Petromyzon* mit seinen Sinneszellen im Licht der Untersuchungen von Dammerman ansehen. Ich kann auch zugeben, dass der echte Saccus, ein benthisches Organ mit den Krönchenzellen und den zugehörenden Blutgefässen, dem *Petromyzon* und dem *Ammocoetes* fehlt. Der von Dammerman angezeigte Processus posterior infundibuli, wie überhaupt die ventrale ependymale Platte des Infundibulum, ist jedoch keine indifferente Verschlussplatte, sondern, wie ich seinerzeit (54) nachgewiesen hatte, sind zwischen den Ependymzellen hier reichliche Nervenendigungen eingeschlossen. Ich finde aber hier in den Ependymzellen keine Merkmale einer sekretorischen Tätigkeit; die meisten Ependymzellen sind hier Flimmerzellen. Im Grunde muss man diesen Nervenendigungen irgendwelche rezeptorische Funktion zuschreiben, und die von mir und anderen beschriebene Bahn, Tractus sacci vasculosi, stellt bei *Petromyzon*, wie dieselbe Bahn bei anderen Fischen mit dem typisch entwickelten Saccus, eine rezeptorische Bahn dar. Daher meine ich, dass man von einem Rudiment oder einem Homologon des Saccus in der Form der ventralen Ependymplatte des Infundibulum auch beim *Petromyzon* sprechen könne. In dieser Beziehung scheinen Johnston und Schilling das richtigere als Bela Haller getroffen zu haben.

Dammerman sagt jedenfalls, dass er beim *Petromyzon* den von Johnston entdeckten Tractus thalamo-saccularis nicht finden konnte. Ich finde auch, dass die bezüglichen Angaben von Johnston nicht richtig sind und dass die Nervenfasern des Saccusrudimentes von den Nervenzellen des Lobus mamillaris und Lobus lateralis infundibuli entspringen und von da aus in das Ependym des Saccus hineintreten (54). Um diese Fasern von den echten im Saccus selber entstehenden Tractus sacci vasculosi

zu unterscheiden, wäre es vielleicht besser, die betreffenden Fasern bei Petromyzon als Tractus infundibulo-saccularis zu benennen.

Ausser der rezeptorischen Bahn findet Dammerman bei Fischen noch eine zweite effektorische Bahn, den Tractus thalamo-saccularis (Johnston). Diese Bahn zieht unter den Mamillarlöhnlungen her und senkt sich in den Saccus ein: „Die vielen hier durcheinander ziehenden Fasern, in Schnitten nach Golgi-Cajal angefertigt, sind nahezu unentwirrbar, aber doch lässt es sich erkennen, wie einige in den Saccus entsendet werden und hier unter seinem Epithel endigen und, wie wir später noch besser sehen werden, die Blutgefässe umspinnen. Niemals sah ich eine solche Faser an einer Stelle endigen. Auch gehen sie alle unten durch den Boden der Mamillaria nach vorn und können bis in die Nähe der Decussatio optica beobachtet werden.“

Ogleich Dammerman (6) diese Bahn bei den Teleostiern und bei den Selachiern gefunden hatte, bezweifle ich aber immer noch seine Angabe, dass die Endverästelungen der Fasern dieser Bahn für die Blutgefässe bestimmt seien. Wer mit dem Golgi-Verfahren lange gearbeitet hat, der weiss, wie unsicher manchmal die Bilder sind, wenn die tief geschwärzten Fasern aneinanderliegen und wie leicht eine Kontinuität da zu sehen ist, wo sie sicher nicht existieren kann. Auch in den Bildern von Dammerman sehe ich keine Belege für die Richtigkeit seiner Auffassung; hier ist eine wechselnde, stets sich kontrollierende Methodik erforderlich, um zu beweisen, dass die sympathischen Fasern der Blutgefässe nicht mit den Fasern des Tractus thalamo-saccularis mitgefärbt werden. Ist meine Vermutung, dass hier wirklich diese Mitfärbung stattgefunden hatte, richtig, dann kann ich behaupten, dass der Tractus thalamo-saccularis bei Fischen den von mir genau verfolgten Tractus infundibulo-saccularis von Ammocoetes darstellt. Dadurch verliert die Behauptung Dammermans, dass die Blutgefässe des Saccus in einer ganz extraordinären Weise innerviert würden, ihren die Lehre von der Innervation der Blutgefässe bedrohenden Sinn. Ich glaube, dass neuere Untersuchungen des Saccus bei Fischen noch viele interessante und unvorhersehbare Sachen liefern werden, aber nur nicht solche, gut begründete Lehren umstürzende von Dammerman; nur dürfen die Methoden nicht einseitig sein! Aus allem oben

Gesagten folgt jedoch ganz sicher, dass ein Sinnesorgan des Infundibulum etwas anderes als ein Sinnesorgan des Saccus darstellen wird. Bei *Petromyzon* fehlt das Sinnesorgan des Saccus, das des Infundibulum ist aber, nach meinen Beobachtungen, gut entwickelt. Da dieses Organ bei *Petromyzon* in den seitlichen Flächen des infundibulären Raumes eingeschlossen ist, kann man von einem paarigen Organ sprechen, und in dieser Beziehung zeigt nach meiner Meinung dieses Organ eine unzweifelhafte Homologie mit dem Infundibularorgan von *Amphioxus*. Ob die Flimmergrube der Tunikaten diesem paarigen Infundibularorgan oder dem Saccus entspricht, lasse ich dahingestellt.

Nach dem Gesagten halte ich die Infundibularzellen für ganz selbständige Strukturelemente, welche den funktionellen Arten der Nervenzellen des Gehirns gleichwertig sind. Es ist dabei nicht zu vergessen, dass schon bei den Ascidienlarven ausser den äusseren die inneren Sinneszellen im Gehirn entwickelt werden und zu solchen Elementen die Sehzellen und die die Oszillationen der Otolithen perzipierenden Zellen gehören. Die Beweise des genetischen Zusammenhangs dieser und jener Zellen (also der inneren Sinneszellen bei *Petromyzon* und bei den Tunikaten) müssen die Sache künftiger Untersuchungen sein. Da die infundibuläre Gegend nach meiner Auffassung der dorsal-frontalen Naht entspricht, ist es interessant, dass Kowalewsky die Otolithenzellen der Ascidienlarven dem dorsalen Gebiet der Gehirnblase zuzählt (37).

Um diese Annäherung an die Verhältnisse bei den Tunikaten verständlicher zu machen, will ich hier meine Ansichten über die Morphologie des Nervensystems bei den Vertebraten wiederholen. Diese Ansichten wurden zum erstenmal in meiner russisch geschriebenen Monographie über das Nervensystem von *Ammocoetes* dargelegt.

Theorie der Archimedulla.

K. E. von Baer nahm als das vordere Ende des Gehirns die Hypophysis an; dieser Ansicht hatten sich viele andere Forscher angeschlossen, His und Kupffer änderten aber diese Auffassung in einer verschiedenen Weise.

Kupffer (34), dem auch Burkhardt und L. Neumayer folgten, findet das vordere Ende des Nervenrohres im Recessus neuroporicus. Die Lamina terminalis stammt, nach seiner Meinung,

von der vorderen Naht der Hirnröhre. Wenn wir die Hissche Verteilung der Wand der Nervenröhre in die longitudinalen Zonen annehmen wollen, müssen die ventralen Hisschen Zonen, nach dem Schema von Kupffer, bis zum unteren Rand der Lamina terminalis reichen, oder sich auf den Recessus neuroporicus stützen. J. Platt, Neal und Sterzi berührten ebenfalls diese Frage nach dem vorderen Ende der Gehirnröhre, ihre Schlüsse unterscheiden sich aber fast nicht von denen von Kupffer. So sagt auch Johnston in seiner Arbeit: „The Central nervous system of vertebrates (28)“: „anterior end of the brain and head fall together at the lower border of the neuropore, where the ectoderm, entoderm and brain come into contact as in selachians (Platt) and amphibians.“

Nach den Angaben von His (21) gehört der Recessus neuroporicus dem dorsalen Teil des Gehirnrohres an: also nicht dem Recessus, sondern einer von His angenommenen basilaren Achse des Gehirns kommt die grössere Bedeutung für die Bestimmung des vorderen Endes des Gehirnrohres zu. Die basilare Achse bestimmt das vordere Ende der Medullarplatte und die Grenze zwischen den ventralen und den lateralen Zonen des Nervenrohres; sie reicht an die vordere Wand des Recessus opticus gerade vor dem Chiasma opticum.

Im Grunde genommen und ungeachtet der verschiedenen Ansichten über die Bedeutung der Kupfferschen zentralen Achse und der Hisschen Basilarachse, zeigen beide berühmten Morphologen die vordere Grenze des ventralen Gebietes des primitiven Nervenrohres ungefähr an derselben Stelle. Das Gebiet des Infundibulum, des Recessus opticus und des Chiasma gehören, nach ihren Angaben, zu den ursprünglich ventralen Gebilden. Sie machen damit jedenfalls einen Schritt weiter, um das von Baer gegebene Schema der drei primitiven Gehirnbläschen zu modifizieren und das Telencephalon der Baseler Nomenklatur nicht für eine terminale, sondern für eine dorsale Bildung, für eine Wucherung der dorsalen Zone des Nervenrohres anzuerkennen.

Soweit ich mir vorstellen kann, hat die Frage über das vordere Ende keine bloss formale, sondern reelle Bedeutung für die Morphologie des Gehirns in dem Falle, wenn wir im differenzierten Vertebratengehirn nach einer Marke für das vordere Ende der in dieses Gehirn eingeschlossenen Medullarplatte suchen, welche nach

den geläufigen Anschauungen dem primitiven zentralen Nervensystem der Provertebraten entspricht. Aber die medulläre Platte gibt den Ursprung nicht nur dem Gehirn, sondern auch dem Rückenmark, aus diesem Grunde muss man bei der Diskussion über das vordere Ende des Gehirns auch die Beziehungen zwischen Gehirn und Rückenmark berücksichtigen. Ich möchte hier die Aufmerksamkeit auf die Tatsache lenken, dass die Homologie des Gehirns und des Rückenmarks zu den am wenigsten bearbeiteten Fragen gehört. Und die Mehrzahl der Forscher berücksichtigte meistens lieber die Verschiedenheiten als die Übereinstimmungen im Bau des Gehirns und des Rückenmarks. Es konnte nicht anders sein, da man nur die äussere, und nicht die innere Morphologie des Gehirns studiert hatte. Erst die Entdeckungen der rudimentären Nerven des Vorder- und Mittelhirns gaben die Veranlassung zu einer eingehenden Vergleichung des Rückenmarks und des Gehirns.

Das klar bewusste Bestreben zu einer solchen Vergleichung treffen wir schon bei Gegenbaur (16), aber er kam zu keinem bestimmten Schlusse, indem er sagt: „Bei exklusiv ontogenetischer Behandlung dieser Frage muss man annehmen, dass das Rückenmark phyletisch einer successiven Sprossung aus dem Urhirn entsprang. Dann schwände für das zentrale Nervensystem die sonst so tief begründete Verknüpfung mit den Tunikaten und es wäre schwer zu verstehen, wie in der Struktur von Gehirn und Rückenmark eine Art von prinzipieller Verschiedenheit (Verteilung von grauer und weisser Substanz) zur Ausprägung gelang.“ (Handbuch, Bd. I, 1878, Seite 729.)

Den ersten bedeutenden Schritt in dieser Richtung hat Johnston (27) getan. Die hauptsächlich von ihm durchdachte Theorie der funktionellen Zonen des Nervensystems vermutet das Vorhandensein gleicher struktureller Elemente im Gehirn und im Rückenmark. Johnston aber fühlte sich in erster Zeit etwas unbefriedigt mit dem von ihm vorgeschlagenen System dieser strukturellen Elemente und konnte eigentlich kaum die Struktur des Rückenmarks im Gehirn wiederfinden. Nur im Hinterhirn findet er die von ihm angenommenen funktionellen Zonen, vorn vom Nachhirn gibt es schon keine motorische und sensorisch-viscerale Zone. Die Müllerschen Zellen betrachtet er als einen somatisch-effektorischen Apparat und meint, dass die Wirkung dieses

Apparates durch die Dendriten sich im Zwischenhirn geltend mache.

Modifizierte Reste der somatisch-rezeptorischen Zone findet der Verfasser im Tectum opticum und im Bulbus olfactorius; Commissura ansulata und ihre Fortsetzung — Commissura post-optica — sind, nach seiner Meinung, der ventralen Kommissur des Rückenmarks homolog. Die dorsalen Kommissuren sind im Gehirn Gebilde *sui generis*, da das Vorderhirn wahrscheinlich eine Ausstülpung der Anlage ist, welche sich früher entwickelte, als das übrige Nervenrohr seinen typischen Bau angenommen hatte.

In späteren Arbeiten hat Johnston (29) seine Ansichten etwas verändert. Die Entdeckung des Vorhandenseins des Nervus terminalis bei den Vertebraten (29) hat ihm dazu verholfen, seine funktionellen Zonen auch im Vorderhirn zu finden. Das Zentrum des Nervus terminalis ist ein somatisch-sensorisches Zentrum, während das Zentrum des Olfactorius einen visceral-sensorischen Charakter hat. Dadurch wird das Telencephalon zu einem kompletten Hirnsegment im Sinne von His, nur ist der basale Teil dieses Segmentes wegen des Fortfalles motorischer Kerne und anderer Strukturen in seinem Umfang reduziert. Bei der Rückbildung des Nervus terminalis entwickelt sich das somatisch-rezeptorische Zentrum zur Neocortex.

Bei dieser Deutung des Telencephalon bleibt, nach meiner Meinung, hypothetisch und unbegründet die Behauptung, dass beim telencephalischen Segment die motorischen Zonen in irgend einer Zeit vorhanden waren und dass das olfaktorische Zentrum ein visceral-sensorisches darstellt. Die rezeptorischen Zellen des Olfactorius sind den somatisch-rezeptorischen Zellen der Haut der Wirbellosen so ähnlich, dass sie für eine visceral-sensorische Komponente zu halten kein Grund vorliegt. In dieser Beziehung möchte ich auf die Worte von Burckhardt (5) verweisen: „Die Übertragung metamer-theoretischer Spekulation durch die Nervenwurzeln auf das Gehirn erweist sich schon angesichts des wirklichen Baues des Trigemino-facialis-Komplexes am Erwachsenen und angesichts des transitorischen Charakters der Neuromerie als fruchtlos.“

Wenn dieses scharfe Urteil aus der Erkenntnis der Unmöglichkeit, die periphere Verteilung der Nerven in eine Harmonie mit der inneren Struktur des Gehirnrohres zu bringen, entstanden

ist, so konnte ich zeigen (54), dass auch die feinere Struktur des Gehirns keinen Anlass zu metamer-theoretischen Spekulationen geben kann. Aber Johnston veröffentlicht, ohne seine Angaben durch verbesserte und vielseitigere Untersuchungsverfahren zu bekräftigen, eine Polemik (27) gegen meine Angaben. Das ist der leichteste Weg eines Widerlegungsversuchs!

In seiner Deutung des Telencephalon als eines Hirnsegmentes lässt Johnston eine grössere Rolle dem Gebilde, welches in der Morphologie des Gehirns seit Burckhardt und Kupffer (35) als eine sehr wichtige Grenzmarke betrachtet wird. Aber gerade in letzter Zeit (1908) kommen Angaben gegen den übertriebenen morphologischen Wert des Velum transversum. Fanny Fuchs (14) bemerkte nämlich, dass von den Reptilien ab aufwärts bis zu den Säugern kein sicheres Homologon des Velum transversum vorhanden ist. „Es wird sich daher empfehlen, diese unsichere Grenzmarke ganz aufzugeben“ (Fanny Fuchs [14], S. 599). Und speziell vom Velum bei Selachiern bemerkt F. Fuchs, dass es durchaus nicht ohne weiteres homolog mit dem ist, was bei Teleostiern mit dem gleichen Namen belegt wird. „Es wird sich empfehlen, den Namen „Velum transversum“ für die Duplikatur des dünnen Zwischenhirndaches bei Selachiern beizubehalten, da es hier eine deutliche Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon abgibt. Die ebenso genannte Duplikatur bei den Teleostiern darf aber dann nicht so genannt werden. Sie hat auch gar keinen Grenzwert.“

Schliesslich sagt Johnston selber in seiner grossen Sammelarbeit über die Morphologie des Zentralnervensystems: „The value of the transverse segmentation in the interpretation of the nervous system has been greatly overestimated . . . The transverse segments are completely overshadowed in importance by the longitudinal divisions . . .“ (27, S. 21). Sein verdienstvoller Landsmann, Herrick (19), äussert sich in ähnlicher Weise, jedoch greift Johnston jetzt bei der Beurteilung der Morphologie des Telencephalon zu den metamer-theoretischen Spekulationen zurück.

Dadurch wird aber die Frage über das vordere Ende der primitiven Medullarplatte um kein Haar weiter gegenüber den Erörterungen von His und Kupffer geführt, wenigstens tatsächlich wird damit nichts Neues gegeben. Jetzt aber sind von

anderer Seite Tatsachen bekannt geworden, welche uns die Möglichkeit geben, die Ansichten von His und Kupffer kritisch zu betrachten. So findet Fanny Fuchs in ihrer gründlichen Untersuchung, dass die Stelle wechselt, wo der Neuroporus liegt, und dass sie niemals an der Vorderseite des Gehirns, sondern immer an seiner Oberseite liegt (14, S. 565).

Die embryologischen Untersuchungen, welche gerade über das Gehirn von Petromyzon ausgeführt worden sind, veranlassten Koltzoff (33), die Ansicht von Baer wieder zu beleben und für das vordere Ende des primitiven Vertebratengehirns das infundibuläre Gebiet anzunehmen. Dieses Gebiet entspricht, nach seinen Beobachtungen, am besten dem vorderen Ende des Nervenrohres. Koltzoff vermochte nämlich die Abspaltung des vorderen Endes des Gehirnrohres vom Ektoderm bei *Ammocoetes* schrittweise zu verfolgen und die Beziehungen des Infundibulum zum präoralen Darm klarzustellen. Nach ihm ist der Neuroporus kein Endpunkt des Nervenrohres, sondern muss als die Stelle betrachtet werden, wo das Nervensystem sich am spätesten vom Ektoderm ablöst. Der Recessus opticus gehört, nach seinen Angaben, zu den dorsalen Gebilden oder zum Dach des Nervenrohres und auf späteren Stadien dient die Spitze des Trichters als Grenzmarke zwischen dem Boden und dem Dach des Nervenrohres. Der Boden liegt dabei der Chorda, das Dach dem Ektoderm an.

Kürzlich widmete Hatschek (18) der betreffenden Frage eine spezielle Untersuchung, in welcher er die Verwandlungen des vorderen Endes des Nervenrohres im Zusammenhange mit der Entwicklung des vorderen Kopfabschnittes betrachtet. Das Objekt ist wieder Petromyzon. Nach der Auffassung Hatscheks, wird das ursprüngliche Vorderende des Vertebratenkopfes durch sekundär vorgeschobene Auswucherungen überragt, zu denen das Gehirn, die Augen und die Geruchsgrube mit angrenzendem Ektoderm gehören. Das primäre Vorderende des Wirbeltierkopfes liegt nicht in der Schnauze, sondern hinten an der Schädelbasis; es wird durch die Hypophysenecke des Ektoderms gekennzeichnet. Hatschek verwirft entschieden die Auffassung von Kupffer über die Bedeutung des Neuroporus für die Frage vom vorderen Ende des Gehirnrohres und meint, dass der Neuroporus der Cranioten dem von *Amphioxus* gar nicht homolog sei. Das Vorderende des ursprünglichen Gehirnrohres wird durch den

primitiven Vorderwall des Medullarrohres, die „Basilarlippe“ dargestellt, an ihrer Basis lagert sich die Basilarecke als das Vorderende der primitiven Hirnbasis, oberhalb von ihr liegt der Vorderrand des terminalen Neuroporus, als das Vorderende des primitiven Hirndaches. Die Lamina terminalis gehört jedenfalls dem primitiven Hirndach an.

Auf Grund meiner histologischen Beobachtungen über das Nervensystem von *Ammocoetes* (54) halte ich die Ansichten von Koltzoff und Hatschek für gut begründet. Die Besonderheiten des feineren Baues des Gehirns zeigen, nach meiner Meinung, ganz deutlich, dass die ventrale, effektorische Zone der ursprünglichen Medullarplatte resp. des Nervenrohres nur bis zum Tuberculum posterius gelangt, welches hinter dem Infundibulum emporragt. Vor dem Infundibulum und sogar vor dem Tuberculum finden sich keine primären effektorischen Elemente mehr, dieses Gebiet ist ausschliesslich für die rezeptorischen und assoziativen Funktionen bestimmt. Über die hintere Wand des Infundibulum und über die Mamillaria kann ich noch nicht bestimmt sagen, ob hier die effektorischen Elemente niemals existierten; jedenfalls halte ich dieses Gebiet ebenfalls für ein Gebiet der frontalen Gehirnnaht, in welchem also effektorische Elemente kaum irgendwann vorhanden waren. Nach meiner Auffassung wird die Fähigkeit des Infundibulum, Aussackungen in der Form des Saccus vasculosus zu bilden, recht verständlich, da solche Ausstülpungen an die frontalen und dorsalen Chorioidalsäcke erinnern und zu den dorsalen Pineal- und Parapinealsinnesorganen sich differenzieren. Im ganzen Nervenrohr sind solche Ausstülpungen überwiegend an der Stelle der dorsalen Naht vorhanden, deswegen ist es ganz konsequent, zu denken, dass im Gehirn keine Ausnahme von diesem morphologischen Prinzip vorkomme.

Ich denke auch, dass die Auffassung der Morphologie des Infundibularorgans bei *Amphioxus*, welche Boecke in seiner Arbeit (4) lieferte, zugunsten meiner Meinung spricht. Gegen Kupffer hält Boecke das Infundibularorgan bei *Ammocoetes* nicht für ein Homologon des Tuberculum posterius, sondern für das des Saccus vasculosus. Wenn ich mir gestatte, die Ansicht von Boecke in der Weise zu modifizieren, dass ich behaupte, das Infundibularorgan von *Amphioxus* sei ein ursprünglich paariges

Organ, dem Infundibularorgan anderer Kranioten homolog, so wird die ganze Sache auch im Gehirn von *Amphioxus* in guten Zusammenklang mit den Verhältnissen der Kranioten gestellt. Dadurch scheint mir das Eintreten des N. terminalis bei Dipnoern in die Gehirnsubstanz am vorderen Ende des Recessus praeopticus (Pincus, 41) weniger auffallend, als man im ersten Augenblick meinen könnte. Das Chiasma opticum bewahrt auch den Zusammenhang mit den ursprünglich dorsalen Gebieten, obgleich es jetzt an der ventralen Seite des Gehirns liegt. In dieser Beziehung ist das Chiasma und überhaupt der Sehnerv eine rein dorsale Bildung und bewahrt seine ursprüngliche Topographie, indem er mit der Gegend der dorsalen resp. frontalen Naht des primitiven Gehirnrohres sich verbindet. Es gibt, nach meiner Meinung, keinen Grund, wie übrigens auch Vialleton (56) in seinem Lehrbuch hervorgehoben hat, zu einer so gewagten Hypothese zu greifen, welche von Schimkewitsch (47) neulich ausgedacht wurde. Schimkewitsch sagt, dass in derselben Weise, wie alle übrigen Gehirnnerven (ausser den Nerven der unpaaren Augen) sich nach unten verlagern, die Sehnerven noch stärker nach unten verlagert werden. Diese Verlagerung geht, nach seiner Annahme, so weit, dass der linke Sehnerv auf die rechte Seite, der rechte auf die linke Seite übertreten. Somit stelle das Chiasma eine Folge der fortgesetzten Verlagerung der Sehnerven, welche vielleicht auch mit der Verlagerung der Augen auf die Seitenfläche des Körpers sich verbindet, dar.

Diese ganz doktrinaire Hypothese (und von solchen wimmelt das Lehrbuch von Schimkewitsch) hat keine tatsächlichen Belege und gründet sich nur auf die Annahme, dass die Verlagerung der Gehirnnerven nach unten eine allgemeine Erscheinung sei. Schimkewitsch hat ganz vergessen, dass der Trochlearis nicht nach unten, sondern nach oben verlagert wird. Nun hatten meine Untersuchungen und die Arbeiten von Kappers deutlich gezeigt, dass sogar bei den starken Verlagerungen der intracerebralen Kerne die Wurzeln derselben in topographischer Beziehung ausserst konservativ sind. Wenn eine Verlagerung der Wurzeln vorkommt, so ist diese keine aktive, sondern eine passive, wegen des Wachstums der angrenzenden Gehirnteile. Dieses Wachstum ist eine allgemeine Eigenschaft des Gehirns, nicht aber die supponierte Verlagerung der Nervenwurzeln nach unten. Nach

meiner Meinung kann man die Ausbildung des Chiasma sich sehr bequem als eine Kommissurenbildung vorstellen, und solche Kommissuren in der dorsalen Naht sind die Commissura anterior und C. posterior. Streng genommen ist das Chiasma eine intrazentrale Kommissur, da die Netzhäute der lateralen Augen vorgeschobene Gehirnteile sind. Übrigens hat schon Van Wijhe (57) den ursprünglich dorsalen Charakter der Sehnerven angenommen, und Froiep (13) hat in letzter Zeit diese dorsale Provenienz des seitlichen Auges ausdrücklich betont.

Nun glaube ich, dass die Begriffe der funktionellen Strukturen des Nervenrohres bei *Ammocoetes*, welche ich in meiner Arbeit über das Gehirn dieses Tieres durchforscht hatte, mit den genetischen Betrachtungen von Koltzoff und Hatscheck ganz gut übereinstimmen. Ich finde nämlich in den Wänden des Nervenrohres folgende longitudinale funktionelle Zonen: effektorische Zone, Assoziationszone und Koordinationszone. Wenn es aber bei manchen Vertebraten eine Verteilung in somatischen und visceralen Zonen gibt, so ist diese Verteilung eine sekundäre Erscheinung und greift in den primitiven dreizonalen Plan nicht störend ein; sie ist aber im Gehirn von *Ammocoetes* nicht durchzuführen. Die Zonen gibt es jedenfalls nur im Gehirn — im Rückenmark von *Ammocoetes* sind keine Zonen, sondern nur die entsprechenden Zellentypen vorhanden; damit wird aber die Homologie der feineren Struktur des Rückenmarks und des Gehirns nicht aufgehoben.

In dieser Beziehung geben die effektorischen Zellen die sichersten Beweise und, dank ihrem Vorkommen im Hinter- und im Mittelhirn, erscheint kein Zweifel in der Homologie dieser Abteilungen mit dem Rückenmark. Ich nehme gegen Edinger an, dass die Müllerschen Zellen bei *Petromyzon* vielleicht direkt effektorisch sind. Wenn aber Edinger recht hat und diese Zellen Assoziationszellen sind, so gehören sie funktionell der motorischen Zone an, wie sich dies in der *Medulla oblongata* recht deutlich aussert. Deswegen kann man behaupten, dass die effektorische Zone bis zum Infundibulum sich fortsetzt. Alles, was nach vorn vom Tuberculum posterius und Infundibulum liegt, gehört der Assoziationszone an.

Durch die Untersuchung der infundibulären Zellen im Gehirn von *Petromyzon* finde ich die oben angeführte Auffassung des

Grundbaues des Gehirns bestätigt. Das Gebiet des Infundibulum gehört nicht nur zu keiner der genannten drei Zonen, es bildet vielmehr eine neue und selbständige Zone oder, besser zu sagen, ein zentrales Sinnesorgan. Mit den Strukturen des Rückenmarks hat das Gebiet des Infundibulum jedenfalls den allgemeinen Bestandteil — die Sinneszellen — gemein; aber das Vorhandensein solcher Zellen kann uns in keiner Weise zu der Annahme berechtigen, dass das Gebiet des Infundibulum aus einem Segment der primitiven Medullarplatte hervorgegangen sei.

Der allgemeine Bau, die Typen der Nerven Elemente, ihre gegenseitigen Beziehungen und teilweise ihre Mikro-Topographie im Rückenmark erhalten, nach meinen früheren Beobachtungen, bei Petromyzon gleiche Züge im Rückenmark ebenso wie im Gehirn bis in das Mittelhirn. Aus diesem Grunde bilden das Rückenmark, das Hinter- und Mittelhirn, nach meiner Meinung, einen ursprünglichen Abschnitt des Zentralnervensystems der Vertebraten, und ich habe vorgeschlagen, diesen Abschnitt eine Archimedulla zu nennen (54). Das Zwischenhirn und das Vorderhirn sind erst aus der dorsalen Zone des vorderen Endes der Archimedulla entstanden und, im Gegensatz zu derselben, können sie als das „Archencephalon“ bezeichnet werden.

Das Archencephalon von Kupffer (34) nimmt auch das Vorderhirn und das Zwischenhirn ein, dem Mittelhirn und dem Hinterhirn gibt Kupffer zum Unterschied vom Rückenmark die Bezeichnung „Deuterenkephalon“. Meine Bezeichnungen haben einen etwas anderen Sinn.

Soviel ich die „Morphogenie“ von Kupffer überdenken kann, äussern sich in ihr zwei Einflüsse. Von einer Seite zieht bei der Untersuchung der Ontogenese des Nervensystems bei Vertebraten das Gehirn durch seine Umwandlungen die Aufmerksamkeit des Forschers im grösseren Grade an und liefert dadurch die Veranlassung, das Rückenmark als die einfache Ausstülpung des Gehirns zu betrachten. Daher wurde von Kupffer die Entwicklung des Rückenmarks nur in ganz allgemeinen Zügen beschrieben. Von der anderen Seite bewahrt das Baersche Schema der drei primitiven Gehirnbälchen bei Kupffer eine besondere Sympathie zum vorderen Bälchen, welches dem Gehirn von Amphioxus entsprechen soll und den Ausgangspunkt ganzer Klassifikation bildet.

Indem ich das Nervenrohr in die Archimedulla und das Archencephalon teile, habe ich die Absicht, den ungleichen Wert der drei Baerschen primären Gehirnbläschen zu betonen.

Burckhardt (5) in seinem revolutionären Eifer nennt diese Bläschen von Baer nicht anders, als „ein unheilvolles Schema“, anstatt dessen er die Hissche Wachstumsphysiologie des embryonalen Gehirns als Grundlage der Lehre vom Wachstum und von der Morphologie des Kopfes und Gehirns ansehen möchte (5, S. 253). Dadurch wirft Burckhardt auf die grossen Entdeckungen Baers einen ganz unverdienten Schatten. Gleich wie F. Fuchs (14) möchte ich einwenden, dass Baer die drei Gehirnbläschen nur als eine Tatsache, als Ergebnis der Beobachtung beschrieben hatte. In die Theorie hat diese Beobachtung sich nur in den Schriften der Nachfolger von Baer eingeschlichen. Das vordere Gehirnbläschen gehört, nach meiner Auffassung, auf Grund seiner funktionellen Elemente zum Archencephalon und stellt im Vergleich mit dem mittleren und dem hinteren Bläschen nur eine Ausstülpung des mittleren Bläschens vor. In der Phylogenie des Gehirns können wir mit Recht die drei Gehirnbläschen unberücksichtigt lassen und das Nervensystem der Vertebraten direkt mit dem zentralen Nervensystem von Amphioxus und der Ascidienlarven vergleichen. Bei diesem Vergleich sieht man sofort, dass bei diesen Tieren das vordere Bläschen im Zusammenhang mit den originellen Sinnesorganen, wie das zentrale Auge und das Otolithenorgan versehen ist, welche dem Archencephalon der Vertebraten vielleicht ganz fremd sind. Deswegen muss man vorsichtig auch bei diesem Vergleich sein und das Sinnesbläschen von Amphioxus oder der Ascidienlarven nicht ohne weiteres vollständig homolog dem Archencephalon der Vertebraten halten. Der Begriff der Archimedulla scheint mir auch in dieser Beziehung sehr bequem zu sein. Damit wird gesagt, dass im Nervenrohr von Amphioxus und von Vertebraten ein homologer Teil, die Archimedulla, existiert, welcher aber bei ersterem ebenso wie bei letzteren durch sekundäre Umwandlungen vervollständigt wird.

Die Fragen der Morphologie des Gehirns und Kopfes werden durch den geschichtlichen Gang der Untersuchungen so eng miteinander verbunden, dass die Änderungen der Ansichten in einem Gebiet unbedingt die Änderungen auch im anderen hervorrufen. Meine Teilung des Nervenrohres in die Archimedulla und das

Archencephalon entspricht der Teilung des Schädels in die chordale und die prächordale Partie (Gegenbaur, Stöhr).

Ich halte also nach dem oben Gesagten den Saccus vasculosus, das Infundibulum und den Recessus praeopticus als der dorso-frontalen Naht des primitiven Nervenrohres angehörig und den anderen, die Sinneszellen enthaltenden Organen der dorso-frontalen Naht verwandt. Zu solchen Organen gehören allererst die Parietalorgane. Studnička hat in seiner neuesten Arbeit (51) ganz richtig bemerkt, dass die Parietalorgane, welche man bei den üblichen genetischen Betrachtungen zu wenig berücksichtigt hat, in Wirklichkeit die wichtigen Beweise in diesen Fragen zu liefern imstande sind. Nach den Angaben dieses hervorragenden Kenners der Parietalorgane sind ihre primitiven Formen bei den Vertebraten vorhanden, die sich nur als eine sackförmige Ausstülpung der dorsalen Gehirnwand zeigen und in ihrem Ependym überall zwischen den typischen Ependymzellen Sinneszellen eingeschlossen haben. Es ist, nach meiner Meinung, sehr wahrscheinlich, dass die fronto-dorsale Naht eine par excellence die Sinneszellen produzierende Stelle ist. Diese Tatsache kann aber ein neues Licht in die Frage der Morphologie der parietalen Organe, speziell in der Frage nach der ursprünglichen Paarigkeit des Pineal- und Parapinealorgans werfen. Locy (38) hat die Ansicht ausgesprochen, dass die augenähnlichen Parietalorgane ursprünglich paarig waren, und viele andere Untersucher hatten die wenigstens rudimentären Reste dieser Paarigkeit sogar durch heroische Mittel aufzufinden gesucht. So untersuchte Hill (20) 600 Hühnchenembryonen, um nur bei zweien von diesen Embryonen die Paarigkeit der Anlage der Epiphyse zu entdecken.

Es ist aber, nach meiner Meinung, noch lange nicht bewiesen, dass die so selten vorkommende Paarigkeit der Anlage und andere vermeintliche Zeichen derselben einen Atavismus und keine Mutation darstellen. Nach meiner Auffassung brauchen diese Organe, als Ausstülpungen der fronto-dorsalen Naht, nicht unbedingt paarig zu entstehen, und wenn die Paarigkeit wie im Infundibularorgan oder in den Mamillarkörpern vorhanden ist, so spricht diese Paarigkeit in keiner Weise für die Homologie der Parietalorgane mit den seitlichen Augen. Näheres über die diesbezüglichen Tatsachen hoffe ich in nächster Zeit zu liefern.

Die infundibulären Zellen.

Um den Vergleich der von mir beobachteten infundibulären Zellen von *Petromyzon* mit denen der anderen Tiere durchzuführen, werde ich zunächst die Angaben von Boeck e (4) über die Zellen des Infundibularorgans von *Amphioxus* eingehender besprechen. Die Zellen des Infundibularorgans zeichnen sich beim *Amphioxus* schon dadurch aus, dass ihre langen Cilien nach hinten gerichtet sind, im Gegensatz zu den übrigen Zellen des Ependyms der Gehirnblase, welche nach vorn gerichtete Cilien haben. Bei erwachsenen Tieren ebenso wie bei Larven kann man nur eine Art von Zellen sehen; alle diese Zellen sind mit kleinen, kugelförmigen Kernen versehen und zylinderförmig. Im hellen, feinkörnigen Protoplasma dieser Zellen ist eine dicke, gerade in der Längsachse verlaufende Neurofibrille sichtbar, welche von der Oberfläche des zentralen Endes der Zelle bis nahe an den Kern verfolgt werden konnte. Bei ausgewachsenen Tieren konnte bemerkt werden, dass vom oberen knopfförmigen Ende der Neurofibrille zwei äusserst dünne Fädchen abgehen, von welchen jedes in eine Cilie übergeht. Jede Zelle hat zwei Cilien. Den Verlauf der Neurofibrille, nachdem sie den Zellkörper verlassen hatte, konnte Boeck e nicht weiter verfolgen.

Die Angaben von Johnston habe ich schon früher angeführt. Sie beruhen nur auf Golgipräparaten und enthalten keine Hinweise über das Verhalten der Neurofibrillen. Die infundibulären Zellen im Gehirn von *Petromyzon* unterscheiden sich, nach meinen Beobachtungen, von denselben bei *Ammocoetes* (54) ausser durch die Grösse noch durch einige andere Merkmale. Ihre Körper bleiben bei *Petromyzon* meistens ganz ausserhalb der Ependymschicht, so dass nur der zentrale Fortsatz der Sinneszelle zwischen den Ependymzellen bis in die Richtung des infundibulären Hohlraums verläuft. Dieser Fortsatz endigt im infundibulären Hohlraum zwischen den Cilien der typischen Ependymzellen mit einem viel deutlicheren Endknopf als bei *Ammocoetes*, welcher dazu noch sehr mannigfaltig gestaltet ist. Die Cilien sind am Knopf im eigentlichen Sinne des Wortes nicht vorhanden.

Der periphere Fortsatz nimmt schon neben dem Zellkörper (Taf. V, Fig. 1) die Gestalt eines feinen Fäserchens an und teilt sich sogleich in die Endäste oder nimmt selber das Aussehen eines Endästchens an, wird varikös und verläuft als

solches eine lange Strecke. Dadurch unterscheiden sich diese Sinneszellen z. B. von den olfaktorischen Sinneszellen, bei welchen immer ein peripherischer Fortsatz des Zelleibes deutlich vom eigentlichen Nervenfortsatz abgegrenzt wird.

Die Schicht der infundibulären Sinneszellen wird von der Schicht der Ependymzellen durch eine feinfaserige Lamelle abgetrennt. Aus einem Grunde, welchen ich gleich zeigen werde, nenne ich diese Lamelle das innere Geflecht (Fig. 5, Taf. V), da nach aussen von der Schicht der Sinneszellen eine äussere feinfaserige Lage, das äussere Geflecht, vorhanden ist.

Es lassen sich wohl Zellen verschiedener Gestalt beobachten. Ich möchte jedoch nicht sagen, dass dadurch sich verschiedene Zelltypen äussern, da vorläufig diesen Gestalten der Zellen keine funktionelle Bedeutung zuzuschreiben möglich ist, ich will aber diese Formen beschreiben, um ein vollständiges morphologisches Bild der Infundibularzellen vom Petromyzon zu liefern.

Am häufigsten treffe ich die einfachen bipolaren Zellen mit verschiedenartig gestalteten Zellkörper (Fig. 4, Taf. V) und mit kleinem Endknopf. Die zentralen Fortsätze dieser Zellen brauchen nicht immer ganz senkrecht zur Ependymoberfläche zu ziehen, sondern können auch schief zu derselben stehen. Meistenteils sind die zentralen Fortsätze glatt, in anderen Fällen sieht man auf ihnen Varikositäten und spindelförmige Verdickungen (Fig. 6a, Taf. V).

Neben den bipolaren Zellen sind auch die multipolaren recht häufig. Die Vermehrung der Zahl der Fortsätze betrifft aber nicht den zentralen Fortsatz, sondern äussert sich ausschliesslich nur in den peripheren Fortsätzen. Diese Vermehrung der Fortsätze steigt sogar bis zu drei Fortsätzen auf (Fig. 8, Taf. V), was durch die gleichzeitige Teilung der peripheren Fortsätze die Gestalt der Zellen sehr dem allgemeinen Typus der kleinen Zellen der Gehirnwand von Petromyzon nähert.

Weitere Variationen werden dadurch hervorgerufen, dass die Ansatzpunkte der beiden Fortsätze am Zellkörper näher aneinanderrücken, so dass der Zellkörper als eine seitliche Hervorragung (Fig. 4b, Taf. V) an der Nervenfaser zu liegen scheint. Manchmal geht die Veränderung noch weiter, in demselben Sinn, wie die Umwandlung der ursprünglich bipolaren Spinalganglienzellen zu den pseudounipolaren Zellen sich vollzieht. Daher treten

auch unter den infundibulären Zellen pseudounipolare Zellen auf (Fig. 6 b, Taf. V).

Die grösste Mannigfaltigkeit zeigt jedenfalls das Endstück des zentralen Fortsatzes (Fig. 5, Taf. V), welches zwischen den Ependymzellen eingeschlossen ist. Bei vielen Zellen konnte ich bemerken, dass gerade unterhalb resp. ausserhalb der Ependymschicht vom zentralen Fortsatz feine variköse Kollateralen entspringen, welche, sich teilend, in der oben erwähnten inneren Schicht der Punktsubstanz sich verbreiten. Diese Kollateralen bilden in derselben Schicht einen Plexus, weshalb ich diese Schicht (Fig. 5 Pc, Taf. V) auch als „inneres Geflecht“ bezeichnet habe.

Das eigentliche Endstück kann in vielen Fällen nicht dicker und ebenso glatt wie überhaupt der zentrale Fortsatz sein. In anderen Fällen ist er in einer verschiedenen Weise verdickt und mit einem dicken Endknopf versehen (Fig. 5, Taf. V). Die Verdickung kann in der Form einiger grossen Knötchen oder spindelförmiger und birnförmiger, sogar keulenförmiger Anschwellungen entstehen, manchmal ist die Anschwellung so mächtig, dass sie wie ein Zellkörper aussieht.

Der Endknopf kann die direkte Fortsetzung der Anschwellung des Endstücks sein (Fig. 12 und 13, Taf. V) oder er ist ganz selbständig, und das Endstück verschmälert sich vor dem Endstück bis zum äussersten Grade (Fig. 11, Taf. V).

Nach einer nicht zu intensiven Methylenblaufärbung gelingt es die Neurofibrillen in den infundibulären Zellen ganz deutlich zu unterscheiden. Diese Fibrillen bilden ein Netz, welches in den dickeren Abschnitten der Fortsätze nach aussen und zentralwärts vom Kern (Fig. 17, Taf. V) sehr dicht ist, an den Seiten des Kerns aber werden die Abschnitte des Netzes nur durch wenige Fibrillen und Fibrillenbündel miteinander verbunden. Dieses Verhalten ist ganz typisch. Im zentralen Fortsatz verschmelzen die Fibrillen zu einem Faden, welcher bis in das Endstück des Fortsatzes verläuft. Was aber das Schicksal des Fadens im Endstück und im Endknopf betrifft, so lassen sich in dieser Beziehung verschiedene Möglichkeiten beobachten.

Im einfachsten Fall entbündeln sich im Endknopf und in den Verdickungen des Endstückes (Fig. 13, Taf. V) die Neurofibrillen und bilden im Endknopf ein Endnetz.

In anderen Zellen liegt im Endknopf oder schon im Endstück eine Ansammlung von sehr intensiv tingierbaren Mikrosomen, welche das Verhalten der Neurofibrillen im Endstück ganz verdecken (Fig. 15 und 17, Taf. V). Wieder in anderen Zellen treten die Neurofibrillen aus dem Endknopf ins Freie und endigen zwischen den Cilien der Ependymzellen in der Form winziger, meist am Ende verdickter Fäserchen (Fig. 16, Taf. V). Manchmal entsteht dadurch das Bild einer Krönchenzelle, welche von Dammerman im *Saccus vasculosus* beschrieben wurden, aber die Verteilung der gestielten Körnchen erreicht bei den von mir untersuchten Zellen niemals die Regelmässigkeit der Krönchenzellen aus dem *Saccus*. Die längeren, aber ebenfalls feinsten Fäserchen, welche die unmittelbaren Fortsetzungen der Neurofibrillen zu sein scheinen, können auch nicht vom Endknopf, sondern schon vom Endstück unterhalb des Endknopfes entspringen (Fig. 15, Taf. V) und zwischen den Ependymzellen verlaufen. Als seltenere Zellarten erscheinen die infundibulären Zellen, bei welchen der zentrale Fortsatz das Ependym nicht erreicht, sondern in der Schicht des inneren Geflechts sich in dieses umbiegt und mit den Kollateralen der zentralen Fortsätze anderer Zellen sich verflocht. Noch andere Zellen haben keinen zentralen Fortsatz, sondern sind echt unipolar, sie liegen aber ganz dicht unter dem inneren Geflecht und manchmal sogar im Geflecht unter dem Ependym (Fig. 6 c, Taf. V).

In der äusseren Schicht der Punktsubstanz sind neben dem Lager der Sinneszellen andere bi- und multipolare Zellen mit dem ebenso, wie die Sinneszellen, verhältnismässig kleinen Zellkörper verstreut. Ihre Neuriten, die sich eigentlich ebensowenig von den Dendriten unterscheiden, wie überall bei den kleinen Zellen des Nervensystems von *Petromyzon*, schliessen sich den Neuriten der Sinneszellen an und bilden mit ihnen zusammen die efferenten Bahnen des Infundibulum. Ich hatte auch die Infundibularzellen in den Gehirnen von anderen Vertebraten mit Methylenblau zu färben versucht und erhielt von *Emys caspica* ebenso instructive Präparate wie von *Petromyzon*. Auch bei dieser Schildkröte haben die infundibulären Zellen das Aussehen typischer Sinneszellen und sind meistens bipolar, mit einem zentralen und einem peripheren Fortsatz versehen. Der zentrale Fortsatz erscheint aber nicht so plötzlich verdünnt wie bei *Petromyzon*,

sondern verschmälert sich meistens nur allmählich, und das Endstück unterscheidet sich sehr scharf durch seinen Farbenton. Der periphere Fortsatz verhält sich ähnlich wie bei *Petromyzon*. Leider hatte ich bisher, aus Mangel an Material, das Verhalten der Sinneszellen zu den typischen Ependymzellen nicht verfolgt. Der Endknopf ist an den infundibulären Zellen der Schildkröte nicht vorhanden.

Es häufen sich also die Angaben über die zentralen Sinneszellen, welche die zentralen Sinnesorgane zusammenstellen, in recht bedeutendem Maße, und es ist nicht zu zweifeln, dass bei speziellen Untersuchungen über diese Zellen noch ganz ungeahnte Vorrichtungen im Nervensystem der Wirbeltiere entdeckt werden können.

Die Sinneszellen des Rückenmarks.

Die Sinneszellen des Rückenmarks von *Petromyzon* stehen sicherlich in keiner genetischen Beziehung zur dorsalen Naht des Nervenrohrs. Sie scheinen aber zu bedeuten, dass der entsprechende Teil der Archimedulla sein ursprüngliches, ektodermales Gepräge besser bewahrt hatte, als der Kopfteil der Archimedulla, wo in den Gehirnhöhlen die genannten Zellen bis zum Gebiet des Infundibulum fehlen. Sie fehlen hier aber nicht ganz, sie sind vorhanden, jedoch so verändert, dass man sie nur als ein Überbleibsel des einmal höher entwickelten Apparates sich vorstellen kann. Ich meine damit die Sinneszellen im Gebiet des Calamus (Fig. 18, Taf. V). Auf Schnitten durch die Rautengrube im Gebiet des Calamus finde ich im Ependym neben der medianen Rinne zwei symmetrisch liegende Zellen, die genau so aussehen, wie die intraependymalen Zellen im Rückenmark. Es ist auch sehr leicht, die zwei Reihen dieser Zellen bei Stückfärbung des Gehirns mit Methylenblau zu beobachten, nur muss man das Objekt lange und intensiv färben. Jede Zelle der Calamusreihe hat dieselbe Grösse und sie gleichen sich auch genau in der Form. Von den Sinneszellen des Rückenmarks unterscheiden sich die Calamuszellen durch die grosse Endverbreitung, welche dem Endknopf jener entspricht. In dieser Beziehung scheinen die Calamuszellen eine Stellung zwischen den Sinneszellen des Rückenmarks und den infundibulären Zellen einzunehmen. Sehr charakteristisch ist für diese Zellen, dass ihr zentrales Endstück

häufig geknickt ist, so dass dessen Endverbreitung nach der Seite oder nach unten gerichtet wird. Soviel ich an Methylenblaupräparaten der Medulla oblongata sehen kann, setzen sich die beiden Reihen der zu beiden Seiten der Medianrinne liegenden Calamuszellen bis in die Gegend der Acusticuskerne fort. Die peripheren Fortsätze der Zellen vermochte ich nicht mit Sicherheit zu verfolgen, da sie bei der Stückfärbung nur schwer darstellbar sind. Ich möchte sogar wegen dieses Mangels die Calamuszellen noch unter Frage lassen, da ich ihre nervöse Natur nur auf Grund der ihnen eigenen mit den Sinneszellen gleichen Merkmale vermute. Falls sie wirklich nervöse resp. Sinneszellen sind, bin ich berechtigt, die ganze Archimedulla in erster Linie als eine Sinnesepithelplatte anzusehen.

Die nervöse Natur der bipolaren intraependymalen Zellen des Rückenmarks wird am deutlichsten durch das Verhalten ihrer peripheren Fortsätze gekennzeichnet. Ich wenigstens halte dieses Verhalten neben der spezifischen Färbung mit Methylenblau für genügend, um diese Zellen als nervöse Elemente anzuerkennen; die Silberimprägnation ergab mir noch weiteres. Feine Schnitte, mit dem Silberverfahren behandelt, zeigen an den intraependymalen Sinneszellen dieselbe innere Struktur wie die unzweifelhaften Nervenzellen. Solche Präparate haben den Vorteil, dass alle übrigen nervösen Elemente in gleicher Weise wie die Sinneszellen gefärbt werden, so dass man leicht Vergleiche der Nervenzellen mit den Sinneszellen anstellen kann; sie sind auch sehr bequem für das Studium der Form und Grössenverhältnisse der Sinneszellen.

Sehr instruktiv sind in dieser Beziehung Längsschnitte des Rückenmarks (Fig. 20, Taf. VI). Man sieht an diesen, dass die Sinneszellen nicht genau senkrecht zur Längsachse des Rückenmarks gestellt sind, wie es nach den Querschnitten der Fall zu sein scheint (Fig. 19, Taf. VI).

Die kürzesten Sinneszellen liegen fast vollkommen in der Schicht der typischen Ependymzellen. Sie haben birnförmige Gestalt (Fig. 19, Taf. VI), indem das zentrale Stück in der Richtung gegen den Zentralkanal sich verschmälert und in den Endknopf ohne oder nur mit leichter Anschwellung übergeht. Im Körper der Zellen ist ein dichtes Neurofibrillennetz vorhanden. Nach dem Verlauf der Neurofibrillen kann man zwei Arten von kurzen

Zellen unterscheiden. Bei der einen Art ist das Netz hauptsächlich im inneren Teile der Zelle entwickelt, im äusseren Gebiet neben dem Kern verlaufen nur spärliche Neurofibrillen. Die Maschen des Netzes sind der Querachse nach ausgezogen (Fig. 20, Taf. VI) und gelangen nicht in das Endstück und den Endknopf. Im letzteren sieht man bei diesen Zellen nur einige mehr oder minder intensiv gefärbte Mikrosomen. In der dünnen Protoplasmaschicht an den Seitenflächen des Kerns verlaufen einige Fibrillen, welche sich meistens wieder zentralwärts umbiegen und zum gemeinsamen Netz zurückkehren. Eine Neurofibrille läuft in den peripheren Fortsatz hinein.

In den Zellen der anderen Art sind die Maschen des Neurofibrillennetzes längs gerichtet, und die Endösen dringen bis in den Endknopf vor (Fig. 21, Taf. VI). Ferner findet man meistens auch an den Seitenflächen des Kerns reichliche Neurofibrillen, die schliesslich zu einer feinsten Neurofibrille des peripheren Fortsatzes verschmelzen. Manchmal zeichnen sich diese Zellen besonders durch einen grossen Reichtum an Neurofibrillen aus (Fig. 22, Taf. VI), und gerade bei dieser Fülle und Dichtigkeit des Neurofibrillennetzes sieht man oft im Endknopf keine einzige Fibrille, keine Öse. Es scheint sogar, dass die Fibrillen hier frei endigen; in anderen Fällen bemerkt man, dass im Endstück des peripheren Fortsatzes der Zelle die Endösen spitz auslaufen, so dass hier keine freien Neurofibrillen, sondern zusammengedrückte Maschen des Netzes vorhanden sind. Wieder bei anderen Zellen sind im Endknopf in Silber geschwärzte Mikrosomen zu sehen.

Wenn die Fibrillen spärlicher sind, wie es bei manchen Zellen der Fall ist, so ist die interfibrilläre Substanz gut zu erkennen (Fig. 24, Taf. VI). Sie erscheint ganz homogen, und nur im Endknopf sind die argentophilen Mikrosomen zu bemerken, oder diese fehlen, und man sieht dort nur eine Endöse. Manchmal sind die Mikrosomen dicht nebeneinander und reihenweise gelagert, so dass sie eine Endöse vortäuschen können (Fig. 23, Taf. VI).

Bei den kurzen Zellen kommen Formen vor, die sich wie Übergänge vom bipolaren zum pseudounipolaren Typus ausnehmen. Dies spricht sich in der Weise aus, dass das Kerngebiet des Körpers seitlich an der Längsachse der Zelle liegt; es scheint dann der periphere Fortsatz (Fig. 25, Taf. VI) die unmittelbare

Fortsetzung des zentralen Fortsatzes zu sein. Manchmal ist der seitlich hervorspringende Teil des Zellkörpers mit einem kurzen Fortsatz versehen (Fig. 26, Taf. VI). Diese Abweichungen von der streng bipolaren Form erinnern an die ähnlichen Abweichungen bei den infundibulären Sinneszellen.

Schon bei den kurzen Zellen kann man bemerken, dass bei einem nicht zu dichten Neurofibrillennetz eine Fibrille ausserordentlich dick ist und meistens nur diese Fibrille am längsten im zentralen Fortsatz (Fig. 25, Taf. VI) verläuft. Man kann diese dicke Fibrille als „Hauptfibrille“ bezeichnen. Nun ist diese Hauptfibrille in den längeren Sinneszellen besonders häufig zu sehen.

In den Zellen mittlerer Grösse (Fig. 27, 28, Taf. VI) sehen wir wieder das Neurofibrillennetz entweder hauptsächlich in der zentralen Partie der Zelle (Fig. 28, Taf. VI) oder im ganzen Zellkörper gleichmässig verteilt (Fig. 29, Taf. VI); im letzten Falle sind einige Fibrillen dicker als die meisten übrigen.

Die langen Sinneszellen besitzen fast ohne Ausnahme ein spärliches Neurofibrillennetz. Die Endschlingen sind hier im Endknopf auch vorhanden (Fig. 30 und 31, Taf. VI), ebenso wie die scheinbar frei endigenden Fibrillen (Fig. 32 und 33, Taf. VI). Die Fibrillen im zentralen Fortsatz der Zelle verschmelzen miteinander zu einer einzigen, welche im weiteren Verlauf sich wieder in zwei oder drei Fibrillen auflösen kann. Die Mikrosomen im Endknopf der langen Sinneszellen sind viel seltener als in den kurzen Zellen zu sehen. Was die Verteilung der Fibrillen im Zelleib betrifft, so sind auch hier Zellen mit dem Fibrillennetz im inneren Teil und Zellen mit dem Fibrillennetz um den Kern vorhanden (Fig. 30 und 32, Taf. VI).

Nach Durchmusterung von Hunderten von Sinneszellen habe ich den Eindruck, als ob die Dichtigkeit des Fibrillennetzes im Gegensatz zur Länge der Zelle stehe, und je länger die Zelle, desto spärlicher das Fibrillennetz sei.

In allen Typen der Sinneszellen nimmt der Kern den breitesten, äussersten Teil der Zelle ein, welcher sich peripheriewärts rasch verjüngt und zuspitzt, indem er in den Nervenfortsatz übergeht. Die Neurofibrillen schmiegen sich eng an die Kernmembran an, und selbst bei einem dichten Neurofibrillennetz tritt der Kern ohne jede Färbung scharf hervor. Die langen Sinneszellen sind drei- bis fünfmal so lang wie die typischen

Ependymzellen, sie liegen also mit dem grössten Teil ihres Körpers ausserhalb der Ependymschicht und sind in dieser Beziehung den infundibulären Sinneszellen sehr ähnlich.

Nach dem oben Gesagten rekapituliere ich, dass die Verteilung der Neurofibrillen besonders verschiedenartig im Gebiet des Kerns ist. Meistens sammeln sich die Neurofibrillen an den Seitenflächen des Kerns in ein, zwei oder mehrere Bündel, welche in der dünnsten Schicht des Protoplasmas zwischen der Oberfläche des Zellkörpers und der Kernmembran peripheriewärts verlaufen und im zugespitzten äussersten Abschnitt der Zelle in die Fibrille bzw. in das dünne Fibrillenbündel des Nervenfortsatzes übergehen. Und wenn im Gebiet des Kerns auch ein dichteres Fibrillennetz vorhanden ist, so liegen die Fibrillen am häufigsten doch nur an einer Seite des Kerns, so dass auch in diesem Falle ein grosser Teil der Kernmembran von den Fibrillen nicht bedeckt ist.

Nach meinen Befunden ergibt sich, dass bei *Petromyzon* Sinneszellen aller Typen sich überall im Ependym des Zentralkanals von der Medulla oblongata bis zum Schwanz finden. Sie bilden auf der ganzen Strecke eine zusammenhängende zylindrische Schicht um den Zentralkanal. Sonach setzen die Sinneszellen des Rückenmarks eine mächtige perzipierende Oberfläche zusammen und stellen wahrscheinlich ein Sinnesorgan dar, welches, nach seiner Ausdehnung und nach der strengen morphologischen Differenzierung seiner Elemente zu schliessen, sicherlich für die Funktionen des Rückenmarks bei *Petromyzon* nicht minder wichtig ist, als die effektorischen oder assoziativen Zellen desselben.

Die Nervenfortsätze der Sinneszellen verhalten sich nicht wie die Dendriten der übrigen Nervenzellen, sie laufen nicht bis zur Oberfläche des Rückenmarks und nehmen keinen Anteil an der Bildung des supramedullären Nervengeflechtes. Sie bilden überhaupt keine Geflechte, da sie sehr schwach verästelt sind, und sich zwischen den Nervenzellen des Rückenmarks verlieren. Ich bin überzeugt, dass solche Sinneszellen auch bei anderen Vertebraten im Rückenmark vorkommen. Beim *Amphioxus* fand Edinger im Ependym des Kopfabschnittes der Nervenröhre bipolare Zellen (11), welche durch Silber sich schwarz färben; der periphere Fortsatz der Zelle setzt sich in eine Faser fort, welche in die äussere Nervenfaserschicht übergeht. Es ist für

mich besonders wichtig, dass auch im Rückenmark von *Amphioxus* Edinger ähnliche bipolare Zellen bemerkt und abgebildet hat. Zwar haben schon Retzius und Johnston (25) dieselben Zellen gefunden und sie für Ursprungszellen sensibler Wurzelfasern angenommen, jedoch halte ich diese Annahme für wenig bewiesen.

Nach den Beobachtungen von Dogiel (10) kann man denken, dass die Fasern der sensiblen Wurzeln beim *Amphioxus* eher von den peripheren epidermalen Sinneszellen und von den durch Dogiel entdeckten Spinalganglienzellen entspringen. In seiner Beschreibung sagt er, dass die peripheren Sinneszellen im Hautepithel von *Amphioxus*, wahrscheinlich auf dem ganzen Körper verstreut sind. „Ungeachtet mancher Schwierigkeiten“, sagt Dogiel, „gelang es mir doch an einigen Präparaten deutlich wahrzunehmen, dass die zentralen Fortsätze der genannten (epidermalen Sinneszellen durch die homogene subepitheliale Schicht hindurchtreten und in Gestalt feiner varicöser Fäden sich unmittelbar den Nervenästchen zugesellen.“

Man muss also diesen Angaben zufolge anerkennen, dass aus der gesamten Haut eine grosse Anzahl von Nervenfasern ins Rückenmark von *Amphioxus* eintritt, welche gar keinen Ursprung im Rückenmark selber haben. Dadurch ist die Ansicht von Retzius, dass die Fasern der dorsalen Wurzeln von den kleinen bipolaren Zellen des Rückenmarks entstammen, kaum mehr haltbar. Dogiel hat weiter auch echte Spinalganglienzellen bei *Amphioxus* gefunden und sehr wahrscheinlich gemacht, dass die sogenannten Zellen von Quatrefages in den Ästen des ersten und zweiten Nervenpaares auch den Spinalganglienzellen homolog sind. Ich hatte Gelegenheit, die Präparate von Dogiel persönlich zu studieren und möchte sagen, dass Dogiel entschieden die Richtigkeit seiner Auffassung betonen könnte.

Nun hat Joseph (30) gut begründete Beweise geliefert, dass die von Dogiel nachgewiesenen Sinneszellen in der Haut von *Amphioxus* sehr verbreitet sind und sogar den Metapleuralfalten nicht fehlen. Ihre zarten Plasmastränge gehen bis in die Cutis, stellen also wieder Nervenfasern dar.

Ich kann hier vorläufig hinzufügen, dass ich bei *Petromyzon* auch die epidermoidalen Sinneszellen (die Zellen von Tomaselli) mit Methylenblau färben konnte und ihre Verbreitung in der

ganzen Haut nachgewiesen habe. Also auch in dieser Beziehung steht *Petromyzon* dem *Amphioxus* sehr nahe und es ist vielleicht ganz richtig, anzunehmen, dass die intraependymalen bipolaren Zellen des Rückenmarks von *Amphioxus* ebenfalls zentrale Sinneszellen sind.

Die Funktion des Reissnerschen Fadens.

Die Funktion des intramedullären Sinnesapparates erhellt von selbst, wenn wir dem Vorhandensein des Reissnerschen Fadens im Zentralkanal des Rückenmarks von *Petromyzon* unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Leider ist die Frage nach der Präexistenz des Reissnerschen Fadens immer noch eine der am wenigsten aufgeklärten Fragen der Neurologie.

Der von Reissner (42) im Jahre 1860 entdeckte und von Kutschin (36) nochmals im Jahre 1865 beschriebene Faden im Zentralkanal des Rückenmarks von *Petromyzon* wurde später als Artefakt angesehen (Stieda, 48); so betrachten das Gebilde wohl die meisten der gegenwärtigen Neurologen. Etinger in seinen Vorlesungen (12, Bd. II, S. 32) sagt: „Fast niemals findet man den Hohlraum ganz leer und oft kann man sich überzeugen, dass die gerinselartigen Bildungen, welche ihn erfüllen (Reissnerscher Faden der Fische), durch feine Fäden mit der Epitheloberfläche zusammenhängen“. Kolmer (32), welcher das Rückenmark von *Ammocoetes* in letzter Zeit speziell und gewissenhaft untersucht hat, hält den Reissnerschen Faden für das Sekretionsprodukt der Ependymzellen.

Anderer Meinung ist Sargent (44). Er hat sein Material mit den verschiedenartigsten Methoden fixiert und das Vorhandensein des Reissnerschen Fadens nicht nur bei Fischen, sondern auch bei anderen Vertebraten (*Necturus*, *Alligator*, *Columba* und *Mus*) nachgewiesen.

Nach der Beschreibung von Sargent (4) liegt der Reissnersche Faden im Querschnitt des Rückenmarks neben dem Zentrum des Zentralkanals und ist auf dünnen Schnitten hier nur schwer zu finden. Er stellt nur einen Punkt dar, welcher sich von den lose im Zentralkanal liegenden Körnchen durch nichts unterscheidet. Bei einigen Fischen ist sein Durchmesser bis 10 μ , bei den meisten nur 2 μ . Im Falle eines dicken Fadens (bei *Cynoscion*) kann man an ihm einige färberische Unterschiede beobachten — die axiale Substanz färbt sich nämlich intensiv mit Kongorot und erscheint granular, die periphere Schicht nimmt Hämatoxylinfärbung an. Diese Schicht wird von Sargent als „dark staining sheath“ bezeichnet. In einigen Fällen entspringen vom Reissnerschen Faden dünne Fortsätze, welche zur Peripherie des Kanals sich begeben.

Der Reissnersche Faden läuft, nach den Beobachtungen von Sargent, in der ganzen Länge des Zentralkanals des Rückenmarks bis an das vordere Ende des Tectum opticum. Kaudalwärts zieht der Faden bis an das hinterste Ende des Rückenmarks, soweit, wie überhaupt der Zentralkanal noch sichtbar

bleibt. Der Durchmesser des Fadens nimmt dabei nur sehr wenig ab. Normal sieht der Faden ganz geradlinig aus, hin und wieder wird ein wellenformiger Verlauf bemerkbar, was bedeuten soll, dass normal der Faden straff gespannt sei. Auch fand Sargent, dass der Faden im vierten Ventrikel geknäuelte verlief; demnach schreibt er dem Faden eine hohe Elastizität zu, worin auch spricht, dass der geknäuelte Faden doppelt so dick ist, wie der ungeknäuelte. Den Verlauf des Fadens im Gehirn fand Sargent bei allen von ihm untersuchten Tieren als den gleichen.

Im vierten Ventrikel liegt der Faden näher am Dache des Ventrikels und setzt sich in dem engen Durchgang unter den Lobi vagi (bei Teleostiern) in den Aqueductus Sylvii fort; von da aus tritt er in den dritten Ventrikel hinein, wo er wiederum sich an das Dach hält und zwischen den paarigen Ausstülpungen des Tectum opticum liegt. Am vorderen Ende des Ventrikels läuft der Faden bis zur Commissur, um hier (nach Sargent) in die Gehirns substanz einzutreten.

Nun behauptet Sargent, dass der Reissnersche Faden nervöser Natur sei und eine lange Nervenbahn darstelle, welche dazu bestimmt sei, optische Erregungen sofort den motorischen Zentren des Rückenmarks zu vermitteln (45). Zu dieser Annahme gelangte er durch Beobachtungen bei Fischen, bei welchen der Faden experimentell unterbrochen wurde. Sargent meint, dass der Faden aus feinen Nervenfasern und einer Hülle besteht; die Nervenfasern sollen aus Nervenzellen des Dachkerns entspringen, in den Zentralkanal des Rückenmarks eintreten und hier sich mit anderen Nervenfasern verbinden, welche aus motorischen Zellen des Sinus terminalis (terminal canal cells) hervorgehen.

Studnička (49) lieferte gleichfalls sichere Belege für die präformierte Existenz des Reissnerschen Fadens, verwirft aber seine nervöse Natur und betrachtet ihn als eine durch Sekretion entstandene Substanz. Er vergleicht sogar dieses Gebilde mit dem sogenannten Kristallstiel des Magendivertikels der Lamellenbranchiaten.

V. Horsley (22) und Mc. Nalty haben den Reissnerschen Faden im Rückenmark der Makaken gefunden und einige physiologische Schlussfolgerungen gezogen. Sie haben bestätigt, dass bei einer Läsion des Fadens keine Erscheinungen sich zeigen, welche auf eine nervöse Natur des Fadens hindeuten.

Ayers (1) berichtet über das Vorkommen des Fadens im Gehirn von Bdellostoma, nachdem schon Sanders (43) ihn im Gehirn bei Myxine gefunden hatte. Die Angaben von Ayers über die vermutliche Funktion des Fadens sind weniger bestimmt, als die Ansichten der vorhin angeführten Untersucher.

Eine ganz andere Beleuchtung gewinnt der Reissnersche Faden wie in morphologischer, so auch in physiologischer Beziehung in den Arbeiten von Dendy und Nicholls (8, 9). Dendy (7, 9) hat festgestellt, dass der Ependymbezirk, bis zu welchem der Reissnersche Faden gelangt und welcher unter der Commissura posterior liegt, bei allen Vertebraten einen besonderen Bau zeigt und die besondere Bezeichnung „subkommissurales Organ“ verdient. Dieses subkommissurale Organ kommt ebenso wie der

Reissnersche Faden bei allen Gruppen der Vertebraten vor — von den Cyclostomen bis zu den Säugern und Primaten: „I suggested some years ago“, sagt Dendy: „before the connection of this structure with Reissners fibre was known, that it might aid in the circulation of the cerebrospinal fluid, by means of cilia, which I thought I had detected on the epithelial cells. Whether this be so or not, I now think that the ependymal Groove may have another, and perhaps more important function as an intracerebral sense-organ.“

Auf Grund seiner Beobachtungen spricht Dendy (8) die Vermutung aus, dass der Reissnersche Faden und die subkommissurale Grube Teile eines Apparates darstellen, welcher die Biegungen des Körpers kontrollieren sollte. Wegen der Elastizität des Reissnerschen Fadens muss jede Flexion des Körpers den Spannungszustand des Fadens ändern und dadurch die ependymalen Zellen der subkommissuralen Grube auf mechanischem Wege erregen. Zwischen den Ependymzellen der Grube sind vielleicht, nach der Voraussetzung von Dendy, Sinneszellen vorhanden, welche diese Erregungen den in der Tiefe der Gehirns substanz liegenden Nervenzellen übermitteln. Jede Änderung der Haltung des Körpers wird in solcher Weise rein reflektorisch registriert und reguliert. Dendy vergleicht diese vermutliche Tätigkeit dieses hypothetischen Apparates mit der Funktion der halbkreisförmigen Kanäle des Gehörapparates.

Der Mensch hat, nach den Angaben von Dendy (9), nur eine sehr rudimentäre subkommissurale Grube, der Schimpanse nimmt in dieser Beziehung eine intermediäre Stellung zwischen Menschen und geschwänzten Affen wie *Macacus* ein. Mensch und Schimpanse haben auch keinen Reissnerschen Faden. Diese Verhältnisse stellt der Verfasser in Zusammenhang mit dem Fehlen des Schwanzes und dem aufrechten Gang des Menschen; der aufrechte Gang soll die Koordinationsverhältnisse in radikaler Weise ändern.

Dendy glaubt jedoch, dass neben der angegebenen Funktion die subkommissurale Grube auch anderen Zwecken dienen könne, so zum Beispiel der Zirkulation der intracerebralen Flüssigkeit, wenigstens bei *Ammocoetes*.

Die Ansicht Dendys wurde von Nicholls (40) auf experimentellem Wege teilweise bestätigt. Nicholls lenkte die Aufmerksamkeit auf die Tatsache, dass am hinteren Ende des Rückenmarks der Reissnersche Faden bei Fischen eigentlich im Gebiet des Filum terminale liege, wo Nervenzellen in der Wand des Rückenmarks noch nicht vorhanden sind. Deswegen werde der Reissnersche Faden bei einer Durchschneidung dieser Stelle des Rückenmarks in bequemer Weise, ohne die Nervenfasern oder die Nervenzellen zu zerstören, unterbrochen werden können. Nicholls durchtrennte nun diese Stelle und fand Störungen in der Haltung der Versuchstiere. Später gleichen sich, wie man wohl annehmen darf, infolge der Regeneration des Fadens diese Störungen wieder aus.

Diese wichtigen Schlussfolgerungen wurden von Nicholls durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt, welche auch manches merkwürdige Detail über den Reissnerschen Faden lieferte. So berichtet er über die Befestigung des Fadens im *Ventriculus terminalis*, dass hier der Faden mit

einer Masse (terminal plug) verschmilzt, welche einen konischen Vorsprung bildet. Der strukturlose Faden umfasst die Kuppe dieser Verdickung mit einer trompetenförmigen Erweiterung und sendet vielleicht einige befestigende Fibrillen zu der hinteren Wand des Ventrikels. Nach der Meinung von Nicholls dient eine solche Befestigung zur Sicherung der elastischen Spannung des Fadens. Die konische Verdickung geht unmittelbar in ein fibrilläres Bindegewebe über, so dass man annehmen muss, dass diese Verdickung ebenfalls eine Art Bindegewebe darstellt. Bei der Entwicklung des Fadens zieht derselbe das Bindegewebe allmählich in den Ventriculus terminalis hinein.

Nicholls berichtet ferner von geknäuelten Massen, welche manchmal im Ventriculus terminalis neben dem normal gespannten Faden vorkommen. Er vermutet, dass diese Massen Reste eines einmal im Laufe des Lebens zerrissenen Fadens darstellen, welcher nachher wieder regeneriert wurde.

Bei meinen Untersuchungen über das Gehirn und Rückenmark der Cyclostomen habe ich viele Beobachtungen auch über den Reissnerschen Faden gesammelt. Ich hatte aber früher diese Beobachtungen nicht veröffentlicht, da ich von Anfang an überzeugt war, dass der Reissnersche Faden kein Nervenfaserbündel darstelle, da ich niemals eine spezifische Färbung des Fadens erzielen konnte. Vom präformierten Vorhandensein des Fadens konnte ich aber mich vielfach überzeugen, da man bei der Färbung der frischen Längsschnitte des Rückenmarks mit Methylenblau leicht den Reissnerschen Faden sehen kann. Ich kann mich entschieden den Angaben Sargents und besonders denen von Dendy und Nicholls anschließen. Ich möchte daher, obwohl ich mit anderen Untersuchungsmethoden arbeitete, keine weitere Beschreibung des Fadens geben. Ich meine aber, dass der Reissnersche Faden die gesuchte Erklärung für das Vorkommen der bipolaren Sinneszellen im Ependym des Zentralkanals am besten liefere. Nehmen wir an, dass der straffe Faden bei den Biegungen des Rückenmarks einfach auf die Endknöpfe der Sinneszellen drückt, dann wird der Sinn des ganzen Organs verständlich.

Es wird nämlich dadurch verständlich, warum die Sinneszellen im Rückenmark keine Cilien, sondern Endknöpfe tragen, welche hier wie elektrische Druckknöpfe die Erregung vermitteln. Es wird auch durch meine Annahme verständlich, warum die Sinneszellen im Rückenmark hauptsächlich an den Seitenflächen des Kanals liegen, während sie dorsal und ventral recht selten sind. Im Leben des Tieres sind die seitlichen Biegungen des Körpers viel wichtigere Bewegungen und häufiger vorkommende als

die dorsalen und ventralen Biegungen. In der subkommissuralen Grube konnte ich bisher keine Sinneszellen finden; ich glaube deswegen, dass in diesem Punkt die Theorie von Dendy und Nicholls falsch ist. Die subkommissurale Grube ist, nach meiner Meinung, nur bestimmt für die vordere Anheftung des Reissnerschen Fadens, und, wie schon Sargent zeigte, für die Entwicklung des Fadens. Sargent zeigte nämlich, dass der Faden noch im embryonalen oder larvalen Leben als ein Bündel von feinen, cilienähnlichen Fortsätzen der Zellen der subkommissuralen Grube entsteht und in das Rückenmark hineinwächst.

Die Calamusreihen der Sinneszellen berühren sich wohl kaum mit dem Reissnerschen Faden, obgleich im allgemeinen betrachtet die Berührung bei starker dorsalwärts gerichteter Biegung des Körpers in der Gegend der Medulla oblongata gut möglich ist. Nach dem Vorhandensein der grossen Endknöpfe schliesse ich aber, dass diese Zellen eher für die Wahrnehmung der Zirkulation oder des Drucks der intracerebralen Flüssigkeit, wie die infundibulären Zellen mit ihrem manchmal sehr grossen Endknopf, bestimmt sind.

Zum Schluss werde ich versuchen, das schematische Bild der Zusammensetzung der nervösen Elemente des Rückenmarks von *Petromyzon* zu konstruieren. Nach meinen früheren Angaben und nach der vorliegenden Untersuchung sind im Rückenmark von *Petromyzon* folgende Nervelemente vorhanden (Fig. 34, Taf. VI):

1. Sensible bipolare intraependymale Zellen (A), 2. effektorische Zellen (B), 3. kommissurale Zellen (C), 4. dorsale Zellen (nicht eingezeichnet); 5. amakrine Koordinationszellen (D).

Nach der Fig. 34, Taf. VI, zu urteilen, liegt bei solcher Auffassung im Rückenmark des *Petromyzon* dasselbe Bild der Konstruktion des zentralen Nervensystems vor, welches wir eigentlich schon von den Coelenteraten angefangen bei vielen Wirbellosen kennen.

Ich sagte oben, dass Dendy die Funktion des Reissnerschen Fadens mit derselben der Otolithen vergleicht. Ich meine, dass der Vergleich wirklich ganz gut passt und dass hier keine blosser Analogie vorhanden ist. Bei den Ascidienlarven ist das statische Organ in der Tat im Gehirn eingeschlossen und entsteht nach den Angaben von Kowalewsky (37) an der dorsalen Wand des

Gehirns. Leider ist dieses Organ der Ascidienlarven bis jetzt nur ungenügend bekannt. Nach dem aber, was wir von ihm wissen, steht nichts im Wege, dieses Organ mit dem Reissnerschen Faden zu vergleichen. Der Fortsatz der Otolithenzelle mit dem in ihm eingeschlossenen Otolithen und einer Pigmentkappe ist ebenso ein exoplasmatisches Gebilde wie der Reissnersche Faden. Man kann wohl nicht sagen, dass der Reissnersche Faden von der Otolithenzelle entstammt, ich glaube dagegen, dass bei den Prochordaten überhaupt ein statisches Organ im Innern des Nervensystems vorhanden war und von diesem Organ durch die im Laufe der Phylogenese stattgefundenen Umwandlungen die Otolithenzelle der Ascidienlarven und der Reissnersche Faden differenziert wurden. Nach den Angaben von Kupffer erregen die Bewegungen des Otolithen die starren Stiftchen der Zellen der *Crista acustica* der Ascidienlarve. Es scheint also, dass im Nervensystem der Ascidienlarve eine ganz ähnliche Vorrichtung vorhanden ist, wie im Rückenmark von *Petromyzon*.

Wenn wir weiter noch den Sinneskörper der Ctenophoren mit dem vorausgesetzten Sinnesorgan der Prochordaten in Vergleichung ziehen wollen, so werden wir im Sinneskörper der Ctenophoren gerade beide Elemente, welche gesondert bei *Petromyzon* und bei den Ascidienlarven vorkommen, treffen.

Im Sinneskörper der Ctenophoren unterscheidet man das Sinnespolster, welches sicher aus den Sinneszellen besteht, vier auf diesem Polster hervorragende S-förmig gekrümmte Federn, welche ebenso wie der Reissnersche Faden aus den zusammengebundenen Cilien bestehen, und den Otolithenhaufen.

Denken wir aber daran, dass die Otolithen in den Zellen des Polsters entstehen und erst später nach aussen ausgestossen werden, so können wir uns die Möglichkeit vorstellen, dass der Otolith, wie bei Ascidienlarven, dauernd in der Zelle stecken bleibt.

Obgleich die Tatsachen in dieser Beziehung zu dürftig sind, um die von mir vermutete Zusammengehörigkeit der erwähnten drei Sinnesorgane zu einer vollkommen ausgearbeiteten Hypothese zu erheben, so kann ich doch nicht verhehlen, dass mir diese Meinung sehr plausibel zu sein scheint. Der Reissnersche Faden ist dabei, wenn nicht einfach homolog, doch in einer ähn-

lichen Weise entstanden und tätig wie die Otolithenfeder der Ctenophoren.

Ich möchte schliesslich noch einmal auf die Funktion und Morphologie des Reissnerschen Fadens die Aufmerksamkeit der Neurologen richten, da wir in diesem Gebiet von planmässigen Untersuchungen wahrscheinlich noch neue und sehr wichtige Entdeckungen erwarten dürfen.

Literaturverzeichnis.

1. Ayers, H.: The ventricular Fibres of the Brain of Myxinoids. *Anat. Anz.*, Bd. 32, 1908.
2. Boecke, J.: Die Bedeutung des Infundibulums in der Entwicklung der Knochenfische.
3. Derselbe: Über das Homologon des Infundibularorgans bei *Amphioxus lanceolatus*. *Anat. Anz.*, Bd. 21, 1902.
4. Derselbe: Das Infundibularorgan im Gehirn des *Amphioxus*. *Anat. Anz.*, Bd. 32, 1908.
5. Burckhardt, R.: Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratengehirns. *Nova Acta Acad. Caesar. Leopold. Carol.*, Bd. 73, 1907.
6. Dammerman, K.: Der *Saccus vasculosus* der Fische ein Tiefeorgan. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 96, 1910.
7. Dendy, A.: On a pair of ciliated Grooves in the Brain of the *Ammocoetes*. *Proceed. of the roy. soc. London*, Vol. 69, 1902.
8. Dendy, A. and Nicholls, G. E.: The Function of Reissners Fibre and the ependymal groove. *Nature*, Vol. 82, 1909.
9. Dieselben: On the Occurrence of a mesocoelic Recess in the human brain and its Relation to the sub-commissural Organ of Lower Vertebrates; with special reference to the Distribution of Reissners Fibre in the Vertebrate series and its possible Function. *Proceedings of the Royal Society, Ser. B*, Vol. 82, 1910.
10. Dogiel, A.: Das periphere Nervensystem des *Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*). *Anat. Hefte*.
11. Edinger, L.: Einiges vom Gehirn des *Amphioxus*. *Anatom. Anz.*, Bd. XXVIII, 1906.
12. Derselbe: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Bd. II, 1908.
13. Froriep: Über die Einstülpung der Augenblase. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 66, 1905.
14. Fuchs, F.: Über die Entwicklung des Vorderhirns bei niederen Vertebraten. *Zool. Jahrb.*, Bd. 25, 1908.

15. Gemelli, A.: Sur la structure de la région infundibulaire des poissons. Journ. de l'Anatomie et de la Phys., Nr. 1, 1906.
16. Gegenbaur: Grundzüge der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1898—1901.
17. Haller, B.: Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morph. Jahrb., Bd. XXV, 1898.
18. Hatschek, B.: Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkörpers. 2. Das primitive Vorderende des Wirbeltierembryo. Morph. Jahrb., Bd. 39, 1909.
19. Herrick, C. J.: The relations of the central and peripheral nervous systems in phylogeny. Anat. Record., 1910.
20. Hill, Ch.: Two epiphyses in a four-day Chick. Bullet. Northwestern Univ. Med. School, Chicago 1900.
21. His: Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. mikr. Anat., 1892.
22. Horsley: Note on the Existence of Reissners Fibre in Higher Vertebrates. Brain, Vol. 31, 1908.
23. Johnston: The Brain of Acipenser. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15, 1901.
24. Derselbe: The Brain of Petromyzon. Journ. of compar. Neurology, Vol. XII, 1902.
25. Derselbe: The cranial and spinal ganglia and the visceromotor roots in Amphioxus. Biol. Bull., IX, 1905.
26. Derselbe: The Morphology of the Vertebrate Head from the Viewpoint of the Functional Divisions in the Nervous system. Journ. of comp. Neurol., Vol. XV, 1905.
27. Derselbe: The central nervous system of vertebrates. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. II, 1909.
28. Derselbe: A comment upon recent contributions on the brain of Petromyzonts. Anat. Anz., Bd. XXXVII, 1910.
29. Derselbe: The morphology of the forebrain vesicle in vertebrates. Journ. of comparat. Neurol. and Physiol., Bd. XIX, 1909.
30. Joseph, H.: Die epidermoidalen Sinneszellen des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 32, 1908.
31. Kappers, A.: Untersuchungen über das Gehirn der Knochenganoiden: *Amia calva* und *Lepidosteus osseus*. Abh. d. Senckenb. Naturforsch. Ges. in Frankfurt a. M., Bd. XXX, 1907.
32. Kolmer, W.: Zur Kenntnis des Rückenmarks von *Ammocoetes*. Anat. Hefte, Bd. XXIX, 1905.
33. Koltzoff, N.: Die Entwicklung des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou. Nouv. Sér., T. 15, 1902.
34. Kupffer, C.: Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Cranioten. H. 2, 1895.
35. Derselbe: Die Morphogenie des Zentralnervensystems. Handb. d. Entwicklungsgeschichte von O. Hertwig, Bd. II, 1906.

36. Kutschin: Über die mikroskopische Struktur des Rückenmarks von *Petromyzon fluviatilis*. Gelehrte Nachrichten der Universität Kasan, 1865.
 37. Kowalewsky, A.: Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mém. Acad., St. Petersburg, Sér. 7, Tom. X, 1866.
 38. Locy, W.: The derivation of the pineal Eye. Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 5, 6, 15, 1894.
 39. Nicholls, G. E.: Reissners Fibre in the Frog. Nature, Vol. 82, 1908.
 40. Derselbe: An experimental Investigation on the Function of Reissners Fibre. Anat. Anz., Bd. 40, 1912.
 41. Pincus: Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morph. Arbeit., herausgeg. v. Schwalbe, 1894.
 42. Reissner, E.: Beiträge zur Kenntnis des Rückenmarks. Müllers Arch., 1860.
 43. Sanders, A.: Researches in the Nervous System of *Myxine glutinosa*. London 1894.
 44. Sargent, P. E.: Reissners Fibre in the Canalis centralis of Vertebrates. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.
 45. Derselbe: The optic reflex Apparatus of Vertebrates for Short-Circuit-Transmission of Motor Reflexes through Reissners Fibre. Bull. Mus. Comp. Anat. Harvard. Coll., Vol. 45, 1904.
 46. Schilling: Über das Gehirn von *Petromyzon fluviatilis*. Abhandl. d. Senckenb. Naturforsch. Ges., Bd. XXX, 1907.
 47. Schimkewitsch: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.
 48. Stieda: Studien über das zentrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18, 1868.
 49. Studnička, F.: Der Reissnersche Faden im Zentralkanal des Rückenmarks und sein Verhalten in dem Ventriculus terminalis. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag 1899.
 50. Derselbe: Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Zentralorgane. Anat. Hefte, Bd. 15, 1900.
 51. Derselbe: Über die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von *Ammocoetes*. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.
 52. Derselbe: Smyslové ústroje *Amphioxo a obratlovce*. Lékařský Rozhled, přílohy Časopisu lékařův českých, 1912.
 53. Tretjakoff, D.: Das Nervensystem von *Ammocoetes*. I. Das Rückenmark. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, 1909.
 54. Derselbe: Das Nervensystem von *Ammocoetes*. II. Das Gehirn. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 74, 1909.
 55. Derselbe: Das Nervensystem vom Querder. Russisch, St. Petersburg 1910.
 56. Vialleton, L.: Eléments de Morphologie des Vertébrés. 1911.
 57. v. Wijhe: Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Veth. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Amsterdam 1882.
 58. Ziegler, H. E.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
-

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V und VI.**Tafel V.**

In allen Figuren bedeutet: e = Endknopf; k = Zellkörper; n = Neurit;
z = zentraler Fortsatz.

- Fig. 1. Infundibuläre Zelle von Petromyzon auf dem frontalen Querschnitt durch das Gehirn. N = äusserer Fortsatz der Zelle, welcher unmittelbar in den Nervenfortsatz n sich umwandelt; v = Verästelungen des Nervenfortsatzes in der äusseren Schicht der Wand des Infundibulum im äusseren Geflecht). Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 2. Kurze Sinneszelle aus dem Rückenmark von Ammocoetes. Z = zentraler Fortsatz. Vergrösserung 1500 mal.
- Fig. 3. Lange Sinneszelle aus dem Rückenmark von Ammocoetes. Vergrösserung 1500 mal.
- Fig. 4. Infundibuläre Zellen von Petromyzon. Horizontaler Schnitt des Gehirns von Petromyzon. a = typische bipolare Zelle; b = Zelle, welche sich dem pseudounipolaren Typus nähert; c = Zelle, bei welcher eine Kollaterale des zentralen Fortsatzes sich zur Bildung des Plexus subependymalis begibt; d = multipolare Zelle; g = Zelle, bei welcher eine Kollaterale des Nervenfortsatzes im Plexus subependymalis endet; f = Zelle, deren zentraler Fortsatz vollständig sich dem Plexus subependymalis anschliesst. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 5. Infundibuläre Zellen auf dem horizontalen Schnitt durch das Gehirn von Petromyzon. Komplizierte Endknöpfe und Plexus subependymalis inneres Geflecht). Ep = Schicht der Ependymzellen; Pe = subependymales Geflecht. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 6. Infundibuläre Zellen aus einem dicken horizontalen Schnitt durch das Gehirn von Petromyzon. Wegen der schiefen Lage der Schichten im Verhältnis zur Oberfläche des Schnittes war es notwendig, die Zellen aus den verschiedenen Ebenen zeichnerisch in die Ebene der Abbildung zusammenzubringen. a = Zelle mit dem varikösen zentralen Fortsatz; b = pseudounipolare Zelle; c = Zelle (wahrscheinlich unipolare), welche keinen zentralen Fortsatz hat und unmittelbar neben den Ependymzellen liegt. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 7. Isoliert gezeichnete infundibuläre Zelle aus dem kranialen Gebiet des Infundibulum von Petromyzon. N = äusserer Fortsatz; Z = zentraler Fortsatz mit einer Kollaterale, welche in den Plexus subependymalis hineintritt. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 8. Infundibuläre multipolare Zelle mit vielen äusseren Fortsätzen. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 9—16. Varianten der Endknöpfe der infundibulären Zellen von Petromyzon. Nur die zentralen Fortsätze sind abgebildet, der Zellkörper wurde weggelassen. f = seitliche Ästchen. Vergrösserung 430 mal.
- Fig. 17. Neurofibrilläres Netz in der infundibulären Zelle von Petromyzon. M = mikrosomale Anhäufung; N = Kern. Vergrösserung 1500 mal.

- Fig. 18. Sinneszellen neben der medianen Rinne des Calamusgebietes der Rautengrube von *Petromyzon*. Totales Präparat. Vergrößerung 270 mal.

Sämtliche Zeichnungen dieser Tafel sind Präparaten des Gehirns und des Rückenmarks von *Ammocoetes* und *Petromyzon fluviatilis* entnommen. Die Präparate sind *intra vitam* mit Methylenblau gefärbt worden.

Tafel VI.

- Fig. 19. Frontaler Querschnitt des Rückenmarks von *Petromyzon*. D = dorsaler Ependymkeil; E = Ependymzellen; J = Sinneszellen; V = ventraler Ependymkeil; Z = Zentralkanal. Vergrößerung 300 mal.
- Fig. 20. Horizontaler Längsschnitt des Rückenmarks von *Petromyzon*. R = Reissnerscher Faden; S = Sinneszellen; H = Hohlraum des Zentralkanals. Vergrößerung 300 mal.
- Fig. 21. Sinneszelle aus dem Rückenmark von *Petromyzon*. Kleinere Art mit den quergelagerten Neurofibrillen. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 22. Sinneszelle kleinerer Art mit längsverlaufenden Neurofibrillen. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 23. Sinneszelle mit gleichmässig verteilten Neurofibrillen, die ein Netz mit fast gleich breiten Schlingen bilden. Im Endknopf sind die argentophilen Körnchen sichtbar. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 24. Sinneszelle mit einer neurofibrillären Schlinge im Endknopf. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 25. Sinneszelle mit unregelmässigem bipolarem Körper. Im Neurofibrillennetz ist eine dickere Hauptfibrille sichtbar, die auch weiter bis zum Endknopf reicht. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 26. Sinneszelle seltener Art mit dem lateral und unterhalb des Zellkernes gelagerten Abschnitt des neurofibrillären Netzes. Ausser dem Nervenfortsatz ist noch ein kurzer seitlicher Fortsatz vorhanden. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 27. Sinneszelle mit reichem Neurofibrillennetz, welches auch den Kern allseitig und vollständig umhüllt. Im Endknopf sind die argentophilen Mikrosomen vorhanden. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 28. Sinneszelle mit einem nur oberhalb des Kernes gelagerten Netz von Neurofibrillen, welche auch in den Endknopf hineintreten. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 29. Sinneszelle grösserer Art mit einem dünnen zentralen Fortsatz und einem gleichmässigen Neurofibrillennetz. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 30. Sinneszelle grösserer Art mit einem dünnen zentralen Fortsatz und einem spärlichen Neurofibrillennetz mit der Endschlinge im Endknopf. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 31. Sinneszelle grösserer Art mit einer terminalen Neurofibrillenschlinge, welche nicht im Endknopf, sondern unterhalb derselben endet. Vergrößerung 1500 mal.

- Fig. 32. Sinneszelle derselben Art mit einer Hauptfibrille im Neurofibrillen netz. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 33. Sinneszelle mit einer Hauptfibrille im zentralen Fortsatz, welche aber in ihrem Verlauf sich mehrmals entbündelt. Vergrößerung 1500 mal.
- Fig. 34. Schema der gegenseitigen Beziehungen der nervösen Elemente des Rückenmarks bei Petromyzon. A = Sinneszellen; B = effektorische Zellen; C = assoziative Kommissurenzellen; D = amakrine Zellen; n = Neurit; Z = Zentralkanal.
-