

Sitzungsberichte
der
mathematisch-physikalischen Classe
der
k. b. Akademie der Wissenschaften
zu München.

Band XV. Jahrgang 1885.



München.

Akademische Buchdruckerei von F. Straub.

1886.

~
In Commission bei G. Franz.

Herr C. Kupffer sprach über:

„Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten.“

Uebereinstimmende Angaben mehrerer Embryologen bekunden, dass in frühen Entwicklungsstadien bei fast sämtlichen Classen der Vertebraten eine Region des Nervenrohrs eine regelmässige Segmentirung zeigt. Diese Region deckt sich ungefähr mit der als Nachhirn bezeichneten hintersten Abtheilung der Hirnanlage, es scheint aber auch nach den bisher vorliegenden Beobachtungen, dass die Segmentirung sich nicht ausschliesslich auf das Nachhirn beschränkt, sondern sowohl nach vorne, wie hinterwärts darüber hinausgreift.

K. E. von Bär gibt vom Hühnchen des dritten Tages¹⁾ an, dass im verlängerten Marke „jedes Rückenmarksblatt“ mehrere kurze Faltungen bilde, und vom vierten Tage²⁾, dass diese Kräuselungen zu deutlichen Querstreifen würden.

Bischoff stellte in der Zeichnung eines median durchschnittenen Hunde-Embryo's vom 25. Tage eine scharf ausgeprägte Segmentirung des hinter der Scheitelkrümmung gelegenen Hirn-Abschnittes dar. Es sind da 7 Falten gezeichnet, die von der Seitenwand ausgehend in das Lumen medialwärts vorspringen. Vor der Scheitelkrümmung, aber noch im Bereiche des Mittelhirns, sind, wenn auch weniger deut-

1) Entwicklungsgeschichte der Thiere. Thl. I. S. 64.

2) Daselbst S. 74.

lich, drei weitere Falten gezeichnet, die aber durch einen weiten Abstand von den andern getrennt sind. Indessen weder im Texte, noch in der Tafelerklärung nimmt Bischoff von dieser Erscheinung Notiz.

Remak schildert am Hühnerembryo die bereits von Bär wahrgenommene Gliederung eingehender. Er sagt:¹⁾ An sie (d. h. die dritte Hirnzelle = Hinterhirn) schliesst sich eine längere, nach hinten sich zuspitzende, nur wenig aufgetriebene Abtheilung des Medullarrohrs, das Nachhirn, dessen Wände 5—6 sehr kleine symmetrische Einkerbungen darbieten.* Weiter heisst es:²⁾ Die beiden Seitenhälften des verlängerten Markes zeigen gleich nach ihrer Sonderung aus der Nachhirnblase 4—5 seitliche quere Einkerbungen. Dieselben entsprechen ihrer Lage nach den vor der Krümmung und Abflachung des Gehirns an derselben Stelle vorhanden gewesenen Einschnürungen (§ 28) und theilen jede Seitenhälfte des verlängerten Markes in 5—6 fast quadratische Felder. Sie erhalten sich bis zum fünften Tage und verschwinden allmählig, die hinteren früher, als die vorderen. Die quadratischen Abtheilungen des verlängerten Markes haben bei flüchtiger Beobachtung grosse Aehnlichkeit mit den Urwirbeln und man kann daher leicht in die irrthümliche Ansicht verfallen, dass die Urwirbel bis zum kleinen Gehirn hinaufreichen. Sie entsprechen ihrer Lage nach weder genau den Schlundbogen, noch auch den spinalen Hirnnerven, welche, wie wir sehen werden, mit ihnen verwachsen. Ihre Bedeutung ist mir unbekannt.* —

Dursy³⁾ hat die Wülste der Rautengrube bei Rindsembryonen gesehen und gibt eine Abbildung derselben nach

1) Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—55. § 28.

2) Dasselbst § 67.

3) Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Tübingen 1869. Atlas. Taf. III. Fig. 15.

einem Medianschnitt durch einen Embryo von 6,5 mm Länge; es sind hier 6 faltenartige Vorsprünge zu zählen, auf die Dursy in der Tafelerklärung kurz hinweist, ohne sie im Texte zu berücksichtigen.

An einer Figur in Goette's Atlas zur Entwicklungsgeschichte der Unke¹⁾ sind gleichfalls Segmente der Rautengrube wahrzunehmen und zwar, was besonders zu beachten ist, an einer vollständig entwickelten Larve.

A. Dohrn weist an der Spitze seiner Schrift über den Ursprung der Wirbelthiere auch auf die Segmente der Rautengrube hin und verwerthet dieselben im Sinne seiner dort entwickelten Theorie. Ich citire seinen Ausspruch wörtlich:²⁾

„Betrachtet man die ersten Stadien der Embryonalbildung eines Wirbelthieres, z. B. eines Knochenfisches, so kann man sich nur schwer dem Gedanken entziehen, dass man es mit einem in eine grosse Zahl von Segmenten gegliederten Geschöpf zu thun habe. Die sogenannten Urwirbel erscheinen als eben so viel Segmente oder Metameren, und blickt man früh genug auf die Structur des Nervensystems, so gewahrt man deutlich 8—9 Segmente in der Gegend des vierten Ventrikels, der Rautengrube. Beide Bildungen sind principiell in nichts von der früh auftretenden Gliederung eines Insecten-Embryos zu unterscheiden.“

Nach einer späteren Notiz in derselben Schrift³⁾ scheint sich die Angabe über die Zahl der Metameren der Rautengrube speciell auf den Embryo von *Perca fluviatilis* zu beziehen.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit über die Ent-

1) Atlas. Taf. VIII. Fig. 151.

2) Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels. Leipzig 1875. S. 1.

3) Dasselbst S. 6.

wickelung der Hirnnerven der Eidechse theilt E. Béraneck¹⁾ mit, dass sich bei ganz jungen, 3—4 mm langen Embryonen von *Lacerta agilis* im Hinter- und Mittelhirn 5 Paar Wülste befinden, die durch dunkle Linien getrennt sind, und in der ventralen Mittellinie sich fast berühren. Sie sollen sich hier von der Hörblase bis in's Mittelhirn hinein erstrecken.

Eine Abbildung Béraneck's vom Boden der Rautengrube und des Mittelhirns zeigt diese Metameren in sehr ausgeprägter Weise.²⁾ Sie verschwinden aber bald, denn bei Embryonen von 6 mm Länge sind sie fast ganz ausgeglichen, bei älteren konnte Béraneck keine Spur derselben mehr entdecken.³⁾

Auf diese local beschränkte Metamerie des embryonalen Hirns habe ich bereits früher hingewiesen und möchte jetzt über einige weitere Beobachtungen Mittheilung machen.

Bei Forellenembryonen vom 18.—20. Tage nach der Befruchtung sah ich die Metameren der medulla oblongata sehr deutlich in der Zahl von 5 Paaren und gab eine Abbildung dieses Verhältnisses.⁴⁾ Hier war die Abgrenzung von Hirn und Rückenmark eine vergleichsweise bestimmte und man sah die Gliederung sich nicht auf das Rückenmark weiter erstrecken. Die Querebene der hinteren Grenze des letzten Segmentes fiel mit der hinteren Grenze der Gehörblase zusammen.

Sagittale Durchschnitte durch solche Embryonen zeigen im Bereich des Mittelhirns noch 3 Paar Segmente, die sich wie die der medulla oblongata verhalten, d. h. es sind durch quere Furchen von einander getrennte Wülste am Boden und

1) E. Béraneck. Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les Lézards. Recueil zoologique suisse. T^me I. p. 557.

2) l. c. Pl. XXIX. Fig. 3.

3) l. c. p. 560.

4) Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern etc. Arch. f. Anatom. und Physiol. Anat. Abthlg. 1884. S. 37. Taf. II. Fig. 17.

der Seitenwand des Neuralrohrs. In der Medianlinie des Bodens werden dieselben durch eine Längsrinne in den rechten und linken Antheil jedes Paares geschieden. Die Sagittalschnitte lehren, dass ein solcher Wulst nicht allein als Verdickung der Wand entsteht, sondern dass zugleich eine Einfaltung der verdickten Wand nach innen gegen das Lumen erfolgt.

Von einem Stichlingsembryo besitze ich eine bei Gelegenheit älterer Untersuchungen angefertigte Zeichnung, die ganz ähnliche Verhältnisse aufweist. Die Entwicklungsstufe dieser Embryonen fiel mit der der besprochenen Forellenembryonen ungefähr zusammen. Auch hier war das Hirn deutlich in Vorder-, Mittel- und Hinterhirn gegliedert, das Cerebellum als schmale quere Leiste an der Vordergrenze des Hinterhirnes zu sehen, die Linse hing noch durch einen Stiel mit der Epidermis zusammen, die Brustflossen waren in erster Anlage vorhanden, in der Cutisschicht zeigten sich bereits einzelne Pigmentzellen. An dem Hinterhirn gestattete die dünne Decke den Einblick auf den Boden und die Seitenwand, die Grenze von Hirn und Rückenmark lag aber nicht so präzise vor, wie bei den Forellenembryonen, der Uebergang des Hinterhirns in das Rückenmark war ein ganz allmählicher. Man konnte nun zwischen der Anlage des Cerebellum und der hinteren Grenze der Gehörblase 5 Segmente zählen, aber darüber hinaus, d. h. caudalwärts, waren noch 3—4 Paare mit abnehmender Deutlichkeit zu unterscheiden. Ganz sicher liess sich constatiren, dass die Segmentirung in's Gebiet des Mittelhirns hinein fortschritt, aber da ich damals sagittale Durchschnitte nicht anfertigte, liess sich die Zahl dieser vorderen Segmente nicht bestimmen.

Auch bei Säugethierembryonen ist eine Metamerie in begrenzter Ausdehnung nicht zu verkennen. Bei einem menschlichen Embryo von circa 3 Wochen sehe ich in der Rautengrube 5 Paar Wülste, die sich von der Mittellinie quer über den Boden erstrecken und an den Seitenwänden emporsteigen.

Dasselbe ist bei Schaf- und Mäuseembryonen in einer bestimmten Periode anzutreffen. Bei diesen Embryonen erreicht die Gliederung nicht das hintere Ende des Calamus scriptorius, sondern hört ungefähr in der Mitte der Rautengrube auf. Nach vorn aber schliessen sich an diese 5 Paar noch 2—3 weitere an, die in's Mittelhirn hineinreichen, wie an Sagittalschnitten zu sehen ist. —

Ueber die Embryonen von Elasmobranchiern und Stören fehlen mir entsprechende Erfahrungen. Ich weiss auch nicht, in welcher Entwicklungsperiode die als lobi nervi vagi bezeichneten Anschwellungen auftreten, die perlschnurförmig an einander gereiht an der Seitenwand der Rautengrube bei erwachsenen Haien und beim Stör sich finden. —

Ist nun diese so allgemein zu beobachtende, aber local und zeitlich begrenzte Gliederung der Rest einer primären allgemeinen Metamerie des Neuralrohrs älterer Vertebratenformen, oder handelt es sich dabei um eine secundäre Erscheinung, die nur durch besondere local sich geltend machende Verhältnisse bedingt wird?

So wahrscheinlich die erstere Annahme erscheinen mag, so spricht doch auch Manches dagegen. Vor Allem das relativ späte Erscheinen dieser Segmente. In den erwähnten Fällen sieht man dieselben erst nach dem vollständigen Schlusse des Neuralrohrs und nachdem die Dreigliederung des Hirns erfolgt ist. Die Segmentirung des Mesoderms und auch der Ganglienleiste tritt weit früher ein, als diese Metameren in den hinteren Abschnitten des Hirns auftreten.

Unter diesen Umständen boten Beobachtungen, die ich an zwei Eiern von *Salamandra atra* zu machen Gelegenheit hatte, ein besonderes Interesse dar, da hier kein Zweifel darüber bestehen konnte, dass es sich thatsächlich um eine primäre Metamerie der Anlage des Centralnervensystems handelte. Die beiden Eier stammten von zwei Weibchen und boten fast ganz gleiche Verhältnisse dar. Man sah nichts

Anderes als die Medullarplatte mit leicht erhöhten Rändern, von Urwirbeln war keine Spur wahrzunehmen, der Blastoporus, noch offen, fand sich am hinteren Ende der Anlage, aber deutlich im Bereich der Medullarplatte. Diese umspannte mehr als 180° im Meridian des Eies und zeigte die Anlage von Hirn und Rückenmark deutlich abgegrenzt. Die Hirnplatte war regelmässig elliptisch, von einem niedrigen Rande vorn und seitlich umgrenzt, an dieselbe fügte sich die Anlage des Rückenmarks als beträchtlich schmalerer Streifen an, der bis zum hinteren Ende fast genau die gleiche Breite behielt. Der leicht erhöhte Rand der Hirnplatte säumte in seiner Fortsetzung jederseits die Anlage des Rückenmarkes und begrenzte bogenförmig das hintere Ende. In der Medianlinie verlief in ganzer Länge vom vorderen Rande bis zum Blastoporus die primäre Medullarrinne. Beiderseits von derselben zeigten sich in sehr regelmässiger Anordnung, durchaus symmetrisch, quere Furchen, die bis an den begrenzenden Rand reichend, jede Hälfte der gesamten Anlage in durchweg gleich lange Segmente gliederten.

Nachdem die Eier in $\frac{1}{8}$ proc. Chromsäure und darauf in Alcohol gehärtet waren, erschien die Gliederung besonders deutlich und man konnte genaue Zählungen vornehmen. Es ergab sich, dass auf die Anlage des Hirns 8 Paar Segmente kamen. Die hintere Grenze des 8. Paares fiel mit der Grenze des Hirns gegen das Rückenmark zusammen. Schwieriger war es, an der streifenförmigen Anlage des Rückenmarkes eine genaue Zählung vorzunehmen, weil bei einer fixierten Stellung des Eies diese Anlage nicht in ganzer Länge übersehen werden konnte, man musste dazu das Ei unter der Loupe rotiren. Durch wiederholtes Zählen konnte ich an dem einen Ei 14, an dem andern 13 Paar Metameren ermitteln. Allein in beiden Fällen erreichte die Gliederung noch nicht das hintere Ende, es blieb vielmehr zwischen dem letzten Paar und dem Blastoporus ein kurzer noch ungeglie-

derter Abschnitt. Der Blastoporus als kleine runde Oeffnung lag unmittelbar vor dem Randbogen, der das hintere Ende umgrenzte. Es wäre wohl unzulässig, aus einer Vergleichung der Länge des ungegliederten Abschnittes mit der Länge der deutlich ausgeprägten Metameren eine Ergänzung der Zahl auszuführen, da ja ein fortschreitendes Längenwachsthum dieses Abschnittes während seiner erfolgenden Giederung nicht ausgeschlossen ist. So aber, wie derselbe vorlag, überschritt seine Länge jedenfalls nicht die von 2 bis höchstens 3 Metameren.

Die nächste weiter vorgeschrittene Entwicklungsstufe von *S. atra*, die mir zu Gesichte gekommen ist, zeigte den Schluss des Neuralrohres zwar noch nicht vollständig, aber doch bereits so weit erfolgt, dass die Rückenwülste sich in ihrer ganzen Länge an einander gelegt hatten, man konnte den Boden der Furche nicht mehr sehen. Aeusserlich war eine Segmentirung nicht zu erkennen und sagittale Durchschnitte ergaben kein besseres Resultat.

Es hat mich überrascht, dass die Zahl der Metameren an der frühesten Anlage des Hirns bei *Salamandra atra* mit der Zahl der Metameren, die ich im Hinterhirn und Mittelhirn der Forellenembryonen zusammen antreffe, genau übereinstimmt. In beiden Fällen sind es 8 Paare und diese Uebereinstimmung ist um so bemerkenswerther, als sich, wie erwähnt, bei ersterem Objecte die Anlage des Hirnes ganz scharf von der des Rückenmarkes absetzt.

Der Schluss liegt daher nahe, dass diese Hirnplatte bei *S. atra* in ihrer Gesammtheit nur dem Hinterhirn und Mittelhirn entspricht, das primäre Vorderhirn aber nicht mehr zu dem in Metameren gegliederten Abschnitte des Hirns zu rechnen ist. Für diesen Abschnitt aber scheint die Zahl 8 eine fundamentale Bedeutung zu haben.

Ich werde an einem anderen Orte die Abbildungen veröffentlichen, die die hier geschilderten Verhältnisse illustriren.