

Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Classe

der

k. b. Akademie der Wissenschaften

zu München.

Band XXIV. Jahrgang 1894.

München.

Verlag der K. Akademie.

1895.

In Commission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth).

Sitzung vom 3. Februar 1894.

1. Herr C. v. KUPFFER teilt die Resultate seiner Untersuchungen: „über Monorhinie und Amphirhinie“ mit.

2. Herr AD. v. BAEYER hält einen Vortrag: „über Terpenthinöl“.

Die Ergebnisse sollen an einem anderen Orte veröffentlicht werden.

Ueber Monorhinie und Amphirhinie.

Von C. Kupffer.

(Eingelaufen 3. Februar.)

Die von Johannes Müller in seiner berühmten Monographie über die Myxinoïden als Cyclostomata zusammengefasste Gruppe der Kranioten nimmt nach ihrer gesamten Organisation jedenfalls eine sehr tiefe Stelle ein. Es fehlt ihnen jede Spur von paarigen Extremitäten und von Wirbelkörpern, wenn auch bei den erwachsenen geschlechtsreifen Petromyzonten in der bindegewebigen Scheide der Chorda dorsalis Anfänge oberer Wirbelbögen in Form unregelmässiger Knorpelstücke auftreten. Sehr eigenartig erscheint auch der Kiemenapparat. Aber diese Verhältnisse am Rumpfe sind bei der Frage, welche Stellung diesen Tieren im Systeme anzuweisen sei, von minderm Gewichte gewesen, als die Verhältnisse am Kopfe und hier namentlich der Mangel an Kiefern und die unpaarige, mit nur einer äusseren, dorsal gelegenen Oeffnung versehene Nase.

Ein Teil der Zoologen, unter diesen namentlich Ernst H $\ddot{a}$ ckel¹⁾ scheidet diese unpaarnasigen kieferlosen Kranioten (Monorhina oder Cyclostomata) ganz von den Fischen und betrachtet dieselben als Repräsentanten einer tief stehenden Seitenlinie, von welcher sich die mit den Fischen beginnende Hauptlinie der übrigen Kranioten, die als Kiefermäuler, Gnathostomen, auch als Paarnaser, Amphirhinen, bezeichnet werden, scharf absetze. — Andere Zoologen, ihnen voran Th. Huxley, gehen in der Scheidung lange nicht so weit. Huxley²⁾ rechnet dieselben Tiere (Marsipobranchii) zu seiner Klasse der Fische und ist der Ansicht, dass ihnen nicht jede Spur von Kiefern fehle, sondern dass Teile ihres völlig ausgebildeten Kopfskelettes, wenn auch rudimentär, doch Teilen des Kiefergerüsts der Gnathostomen homolog seien. — Von unseren Kollegen steht Herr Kollege R. Hertwig³⁾ mehr auf der Seite von H $\ddot{a}$ ckel, indem er in seinem Lehrbuch die Rundmäuler als besondere Klasse von der Klasse der Fische scheidet, während Herr Kollege von Zittel⁴⁾ sich der Auffassung Huxley's anschliesst.

Ich habe mich in den letzten Jahren nach verschiedenen Seiten hin mit der Entwicklungsgeschichte einer Familie der Cyclostomen, der Petromyzonten beschäftigt und muss hervorheben, dass meine Beobachtungen der Hauptsache nach dahin auslaufen, den Abstand, der zwischen den Cyclostomen und Gnathostomen obzuwalten scheint, auszugleichen. Das gilt namentlich für die Verhältnisse am Kopfe, welchen die Hauptargumente für eine scharfe Sonderung beider Gruppen

1) E. H $\ddot{a}$ ckel, *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, 8. Aufl., 1889, S. 598 ff. — *Anthropogenie*, 4. Aufl., 1891, S. 531 ff.

2) Th. Huxley, *Journal of Anatomy and Physiology*, Vol. X, 1876, p. 412.

3) R. Hertwig, *Lehrbuch der Zoologie*, 1. Aufl., II. Teil, S. 484.

4) K. v. Zittel, *Handbuch der Palaeontologie*, I. Abt., III. Bd., 1887, S. 56.

entnommen wurden. Der Kopf der Cyclostomen und Unpaar-naser ist nicht in dem Grade von dem Kopfe der Gnathostomen und Paarnaser verschieden, als es den Anschein hatte, denn die Embryonen und jungen Larven der Neunaugen zeigen die Anlagen von Kiefern und die Embryonen der paarnasigen Gnathostomen, bis zu den Säugetieren hin, weisen den reduzierten Rest einer unpaarigen Nasenanlage auf.

Besonders eignen sich die Embryonen der Neunaugen dazu, den zeitweiligen Bestand eines vordersten Darmteiles darzuthun, der zwar von einigen Embryologen hypothetisch vorausgesetzt, aber bisher nicht nachgewiesen war. Diesen Darmteil habe ich als präoralen Darm bezeichnet. Derselbe erstreckt sich bei diesen Embryonen vor der Bildung des Mundes an der Unterseite des Hirnes bis zu jenem Punkte des äusseren Keimblattes d. h. der Oberhaut, an welchem durch Einstülpung die Hypophysis entsteht. Dieser Punkt liegt ventral von der Platte, die die Anlage des unpaarigen Riechorgans darstellt. Weiter rückwärts und ventral bildet sich der Mund und mit der Ausdehnung dieses bei den jungen Larven der Neunaugen sehr geräumigen Blindsackes wird der präorale Darm von dem bleibenden Kiemendarme, gegen welchen der Mund sich eröffnet, abgetrennt. Der derart isolierte präorale Darm erfährt dann eine Rückbildung bis zum völligen Schwunde seiner Elemente. Früh aber, noch vor dem Auftreten des Mundes, entstehen an dem präoralen Darne, wie an der Region des Darmes, die als Kiemendarm sich erhält, seitliche symmetrische Ausstülpungen und zwischen diesen Taschen Bogenbildungen des mittleren Keimblattes. Diese Bildungen schliessen sich serial an einander und dürfen als homodynam gelten. Es entstehen also auch präorale Kiementaschen und präorale Kiemenbögen mit Aortenbögen. Erstere sind rudimentäre Bildungen und gehen mit dem präoralen Darne zu Grunde, die präoralen Kiemenbögen erhalten sich aber und verwachsen sekundär mit einander. Dieser

präoralen Taschen und Bögen zähle ich ursprünglich drei Paare. Aus dem vordersten deutlich nachweisbaren Bogenpaare entstehen Knorpel und Muskeln und zwar das Paar der knorpeligen Schädelbalken, sowie die Hauptmasse der Augenmuskeln, die also nicht dorsale Muskeln sind, wie bisher angenommen war, sondern ventrale, zur Kategorie der Kiemenmuskeln gehörige, mit denen sie auch histologisch übereinstimmen.

Huxley¹⁾ hat bereits 1869 in seinen Hunterian lectures es ausgesprochen, dass die Schädelbalken zu den ventralen Bogenbildungen, den Visceral- oder Kiemenbögen gehörten und diese Hypothese kann ich nunmehr embryologisch begründen. Auf den vordersten Bogen, den ich als Trabekularbogen bezeichne, folgen noch zwei Bogenpaare vor der vordersten postoralen Kiementasche, der Hyomandibulartasche, und dürfen darnach als Oberkiefergaumenbogen und als Unterkieferbogen bezeichnet werden, aber ihre Stellung ist bei den Neunaugen eine eigenartige. Der präorale Darm schnürt sich nämlich vor seiner Abtrennung stark ein und damit wird der unmittelbar vorn auf die Hyomandibulartasche folgende Bogen, der Unterkieferbogen, weit medialwärts und sogar vorwärts verlagert, so zwar, dass man, wenn dieser Vorgang nicht kontinuierlich verfolgt wird, den Palatinbogen für den Unterkieferbogen halten könnte. — Diese beiden hinteren Bogenpaare liefern bei den Ammocöten nicht Knorpel, sondern nur Muskeln und Bindegewebe und ich bin noch nicht in der Lage, ein Urteil darüber abgeben zu können, ob die von Huxley den Kieferbögen der Gnathostomen verglichenen knorpeligen Teile am Schädel der ausgebildeten Neunaugen diesen embryonalen Bögen entsprechen. Diese Entscheidung vorbehalten, ist aber jedenfalls soviel sicher, dass die Anlagen von

1) Hunterian lectures, in Medical times and Gazette, London 1869.

Kieferbögen den Cyclostomen in derselben Ausdehnung zukommen, wie den Gnathostomen.

Die unpaarige, eine mediane Oeffnung zeigende Nase der Cyclostomen hat verschiedene Deutungen erfahren. Die ursprüngliche Auffassung war die, dass das Organ einen einfachen median gelegenen Sack darstelle, von welchem aus ein Canal, der Nasengaumengang sich nach hinten erstrecke. Dieser Gang hört bei der Familie der Petromyzonten hinten blind auf, bei den Myxinoïden aber durchbricht der Canal das Dach des Darmrohres und kommuniziert frei mit demselben. Götte hat nun dargethan, dass ein Rest dieses Nasengaumenganges der Unpaarnaser sich als der sogenannte Hirnanhang, die Hypophysis, bei den Paarnasern erhalte, und A. Dohrn wies nach, dass das Riechorgan und der Gang genetisch gesondert werden müssen. Beide Teile bilden sich getrennt, das Riechorgan mehr dorsal und der Gang, der nunmehr als Hypophysis bezeichnet wird, entsteht ursprünglich näher dem Munde, als der Nase, aber indem mit diesen Organen die sie trennende Partie der Oberhaut mit eingestülpt wird, erhalten beide eine gemeinsame äussere Oeffnung. — Noch vor der Publikation Dohrn's hatte bereits Calberla auf der Naturforscher-Versammlung in München 1877 darauf hingewiesen, dass Nase und Hypophysis als getrennte Grübchen auftreten. Calberla¹⁾ fügte daran weitere Aufschlüsse. Er gab an, dass der Riechsack nicht unpaarig ist, sondern durch ein von der oberen Wand ausgehendes Septum in zwei symmetrische Abteilungen geschieden werde, zu welchen durch besondere Oeffnungen der knorpeligen Kapsel des Organs die von vorn herein paarigen Riechnerven treten. Bei der Umwandlung der Larve zum Geschlechtstier werde die Scheide-

1) Calberla, Zur Entwicklungsgeschichte des Petromyzon. Amtlicher Bericht der 50. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in München, 1877, S. 188.

wand knorpelig. Die Duplicität sei also nicht zu verkennen und es müssten deshalb die Petromyzonten als Amphirhinen bezeichnet werden. Götte, der dem Vortrage beiwohnte, bestätigte diese Angaben. In der That lässt sich das Septum leicht nachweisen, nur ist es nicht vom Beginne der Einstülpung an da, wie Calberla angab, selbst 5—6 mm lange Larven von *P. Planeri* zeigen noch keine Spur dieser Teilung. Ebenso unrichtig ist es, wenn Calberla den Nasengaumengang, d. h. die Hypophysis, erst paarig entstehen und nachträglich aus der Vereinigung einer doppelten Einstülpung den unpaarigen Gang sich bilden lässt.

In neuester Zeit hat sich W. His¹⁾ über das Riechorgan von Petromyzon ausgesprochen und eine Abbildung des Organs mit den beiden Riechnerven nach einem Frontalschnitte gegeben. His bezeichnet das Organ als paarig und die zu beiden Seiten des Septum gelegenen Buchten als die symmetrisch angelegten Riechgruben, zu welchen die Riechnerven vom Hirne aus divergierend sich erstrecken. Ganz zutreffend hebt er aber hervor, dass diese Höhle mit ihrer einfachen Eingangsöffnung der Nasenhöhle der übrigen Wirbeltiere morphologisch nicht gleichwertig ist. Er meint, dieselbe wäre wohl am besten als Gesichtshöhle zu bezeichnen und ihre Rückwand entspräche der Stirn- und oberen Gesichtsfläche anderer Wirbeltiere. — Ob nun die beiden Riechgruben von Petromyzon den Riechgruben der Amphirhinen morphologisch gleichwertig zu erachten seien, darüber äussert His sich nicht.

Wenn man nun weiss, dass die erste Anlage des Riech-

1) W. His, Die Entwicklung der menschlichen und tierischer Physiognomien. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anat. Abt., 1892, S. 421.

Derselbe, Ueber das frontale Ende des Gehirnröhres. Dasselbst, 1893, S. 163.

organs bei *Petromyzon* durchaus nicht paarige Einstülpungen zeigt, sondern eine einfache Epidermisplatte darstellt, die ohne irgend welche Unterbrechung über die Mittelebene sich hinweg erstreckt, in der Mitte keine Leiste, noch sonst eine die beiden Hälften trennende Marke zeigt, so bleiben für die Deutung des weiter entwickelten Organs und seiner Teile Unklarheiten bestehen und es wird erforderlich, die Entwicklungsgeschichte eingehender zu Rate zu ziehen. Das kann nicht geschehen, ohne dass zugleich die Entwicklung der Kopfnerven überhaupt Berücksichtigung fände, deren vorderstes Paar die beiden Riechnerven darstellen.

Der Entwicklungsgang der Kopfnerven und ihrer Ganglien ist ein komplizierter, es beteiligen sich daran Anlagen verschiedener Herkunft, je eine centrogene und eine kutane, die letztere wird von einer verdickten Platte resp. einem Wulst oder Hügel der Oberhaut geliefert. Die centrogene Anlage, aus der dorsalen Neuralleiste des Centralorgans hervorgehend, erreicht die entsprechende kutane Anlage, dann löst sich die tiefere Zellenschicht der letzteren ab und vereinigt sich mit der centrogenen Anlage zur Bildung eines Ganglions des betreffenden Nerven. Es findet also bei der Bildung der Kopfganglien eine centripetale Verlagerung von ursprünglich peripheren Zellen statt, die den Wert von Nervenzellen haben. Nun wäre es bequem, diese Verdickungen der Oberhaut, die sich an der Ganglienbildung beteiligen, einheitlich zu bezeichnen. Ich schlage dafür den Ausdruck Plakode¹⁾ vor. — Es bilden sich am Kopfe zwei Reihen solcher Plakoden, eine dorso-laterale Reihe und eine epibranchiale. Beide Reihen konvergieren nach vorn gegen eine vordere terminale Plakode, die sich sowohl bei Monorhinen, wie bei Amphirhinen findet. Bei den Monorhinen, speziell bei *Petromyzon* stellt dieselbe die Anlage des un-

1) Πλακώδης, ες, kuchenartig, plattenartig.

paarigen Riechorgans dar und wird eingestülpt; bei den Amphirhinen ist dieselbe zeitweilig vorhanden; ich¹⁾ habe sie bei vielen Knorpelganoiden, beim Frosch, ja bei Säugtieren nachgewiesen. Schafembryonen, an denen die Rachenhaut noch nicht gegen den Darm durchgebrochen ist, zeigen dieselbe in starker Ausbildung. Später aber verschwindet diese unpaarige Riechplakode bei den Amphirhinen, ihre Stelle würde der unteren mittleren Stirnregion entsprechen. Diese terminale Plakode beansprucht noch ein weiteres Interesse, insofern sie das Feld darstellt, innerhalb welches das Hirn vor seiner vollständigen Isolation mit der Oberhaut zusammenhängt und entweder durch ein Loch nach aussen mündet oder durch einen massiven Strang befestigt ist. Diese letzte Verbindungsstelle ist das vordere Axenende des Hirnes. Damit ergibt sich ein Anschluss an Amphioxus, bei welchem Tiere ja noch spät das Neuralrohr vorn eine Oeffnung besitzt, den vorderen Neuralporus, der sich innerhalb eines trichterförmig eingesenkten Feldes der Oberhaut befindet, einer Grube, die bereits vor Decennien von Kolliker als unpaarige Riechgrube beschrieben worden ist. Auch dort aber ist die Verbindung und Communication des Hirnes mit diesem Sinnesorgan keine bleibende, das Hirn trennt sich von der Grube, bleibt aber mit dem Boden derselben in Berührung.

So zeigt sich in einem wesentlichen Punkte Uebereinstimmung von Amphioxus an bis zu den Amnioten: das Ende der Hirnaxe läuft vorn gegen eine terminale Plakode aus, welche sich bei Amphioxus und den Monorhinen zu einem Sinnesorgan gestaltet, bei den Amphirhinen als Rudiment des gleichen Organs sich bis zum völligen Schwunde zurückbildet.

Da dieses terminale Organ bei Amphioxus am wahr-

1) Studien zur vergl. Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, München 1893, S. 77.

scheinlichsten als Riechorgan gedeutet werden kann und da dieselbe Plakode bei den Monorhinen in die Bildung des allgemein als Riechorgan aufgefassten Sackes übergeht, so habe ich dieselbe als unpaarige Riechplakode bezeichnet.

An diese schliesst sich in der dorso-lateralen Reihe bei allen Amphirhinen dasjenige Plakodenpaar an, aus welchem die paarigen Riechgrübchen sich bilden, dann folgt das Paar, welches sich an der Bildung des vorderen Trigeminalganglions beteiligt und weiter die Plakoden für die übrigen Hauptganglien. In der zweiten, weiter ventral gelegenen, epi-branchialen Reihe, folgt auf die unpaarige Riechplakode diejenige, aus welcher die Linse entsteht und in engstem Anschluss an letztere abermals Ganglienplakoden.

Alle drei Riechplakoden haben das gemeinsam, dass aus denselben keine Ganglien entstehen, sondern dass ihre Nervenzellen, wie die Histiologie heute lehrt, peripher im Epithel des Sinnesorgans verbleiben.

Aus den paarigen Riechgruben entwickeln sich, wie Kölliker und His beobachtet haben, die paarigen Riechnerven in centripetaler Richtung. Ein unpaarer Riechnerv tritt bei den Amphirhinen nicht auf. — Bei *Petromyzon* besteht bei ganz jungen Larven von $3\frac{1}{2}$ —4 mm Länge ein bald verschwindender medianer, einige Kerne enthaltender Fibrillenstrang, der die Kuppe des Riechsackes mit dem vordersten Hirnende, dem lobus olfactorius impar verbindet. Wenn derselbe verschwindet, leitet sich die Bildung der paarigen Riechnerven ein und diese sind ohne Zweifel den paarigen Riechnerven der Amphirhinen homolog.

Nun besteht also die Schwierigkeit für die Vergleichung, dass das gleiche Nervenpaar bei den Amphirhinen den paarig auftretenden Riechgruben, bei den Monorhinen dem zunächst jedenfalls unpaarig erscheinenden Riechsacke angehört. Es wirft sich also die Frage auf, ob bei den Monorhinen, speziell bei *Petromyzon* neben der unpaarigen noch paarige Riech-

plakoden nachweisbar seien und diese Frage kann ich bejahen. Die gesuchten Bildungen lassen sich embryologisch ganz scharf definieren, als Verdickungen der Epidermis, die innerhalb der dorso-lateralen Plakodenreihe zwischen der terminalen Plakode und der vorderen Trigeminusplakode ihre Lage haben; und solche sind vorhanden. Sie sind bei *Petromyzon* erst schwach entwickelt und an der Innenseite durch eine Furche von der unpaarigen Riechplakode scharf abgesetzt. Bei der fortschreitenden Einstülpung der letztgenannten werden sie aber mit in die Bildung des Riechsackes einbezogen. Sie liefern also die lateralen Partien des Riechsackes, welche später zu den seitlichen Buchten des durch ein Septum unvollständig getheilten Sackes werden. Im Bereich des mittleren Feldes aber, das der unpaarigen Riechplakode entspricht, entsteht das Septum und es ist fraglich, ob sich an demselben, wenigstens in ganzer Ausdehnung, das Riechepithel enthält.

So fehlt also auch hinsichtlich des Riechorgans eine scharfe Scheidung zwischen Monorhinen und Amphirhinen. Allerdings ist die paarige Nase nicht vollständig derjenigen der *Petromyzonten* homolog, sondern nur teilweise, denn in die Bildung des Riechsackes der letzteren gehen drei Plakoden ein, das Geruchsorgan der Amphirhinen entsteht dagegen nur aus den lateralen Plakoden, die mittlere fällt dabei ganz aus. *Petromyzon* stellt also ein verbindendes Glied dar zwischen den reinen Monorhinen, welche aber in der Gegenwart wohl nur durch *Amphioxus* noch repräsentiert sind, und den reinen Paarnasern, bei welchen die unpaarige Riechplakode nur während kurzer Entwicklungsperiode noch nachweisbar ist. Die Ausschaltung der terminalen unpaarigen Plakode bei der Bildung der Nase der *Gnathostomen* steht wohl im Zusammenhange mit der Ausbildung des Kieferapparates und der fortschreitenden Rückbildung der Hypophysis.
