© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon.

Von

Dr. **Fr. Ahlborn** zu Göttingen.

Mit Tafel XVIII.

Im Anschluss an meine »Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten«[1] (diese Zeitschr., Bd. XXXIX, p. 191 und f.)

[1] In dieser Arbeit habe ich in einer Note den von Cattie (De Epiphysis Cerebri etc. Leiden 1881) für das Epiphysengewebe eingeführten Namen »primordiaal bindweefsel« beanstandet und ausgeführt, dass die Bezeichnung Bindegewebe für einen Hirntheil schlechthin niemals anwendbar sei, da dieses Wort geeignet ist, die Thatsache der ektodermalen Abstammung der Epiphyse zu verdunkeln. Dr. Cattie hat sich darauf hin zu einer besonderen Vertheidigungsschrift veranlasst gesehen (Über das Gewebe der Epiphyse von Plagiostomen, Ganoiden und Teleostier, diese Zeitschr., Bd. XXXIX, p. 720), in welcher er jedoch merkwürdigerweise das »primordiale Bindegewebe« nicht vertheidigt, sondern die Unzweckmäßigkeit desselben einräumt. Damit würde die Sache selbst abgethan sein, indessen erfordern die weiteren Auseinandersetzungen in jener Vertheidigungsschrift noch eine kurze Entgegnung. Dr. Cattie beruft sich nämlich darauf, dass er die Bezeichnung »primordiales Bindegewebe« bereits in einer französischen Übersetzung seiner Arbeit (Arch. d. Biol. Vol. III. 1882) zurückgenommen und durch das neue Wort »Pseudo-Bindegewebe« ersetzt habe; dann wirft er mir vor, dass ich mir nicht einmal die Mühe gegeben hätte, auch die französische Übersetzung seines umfangreichen holländischen Originals durchzulesen. Hiergegen kann ich nur erwiedern, dass ich die Gewohnheit habe, so viel wie irgend möglich auf die Originalwerke zurückzugreifen, und dass ich am allerwenigsten im vorliegenden Falle Veranlassung hatte, auf die französische Übersetzung zu recurriren, da mir Dr. Cattie selbst ein holländisches Exemplar seiner Arbeit zugeschickt hatte, als die (verbesserte) französische Ausgabe bereits erschienen war, und da ich aus der schriftlichen Mittheilung, die Arbeit sei auch ins Französische übersetzt und durch die Untersuchungen anderer Plagiostomen vermehrt, nicht abnehmen konnte, dass der Autor nach so kurzer Zeit in der Übersetzung etwas Anderes schreiben würde, als im Original. Man wird hiernach leicht den Grund einsehen, wesshalb ich die übrigen gegen mich gerichteten Bemerkungen jener Vertheidi-

habe ich mir die Aufgabe gestellt, die Kontroversen, welche über die anatomischen Verhältnisse der proximalen Nervenenden bestehen, zu lösen, und sodann über die Entstehung, gegenseitige Lagerung und Verknüpfung der peripherischen Hirnnerven an ihren Ursprüngen näher zu berichten.

Material und Untersuchungsmethode sind dieselben wie dort, ich darf mir daher wohl eine nochmalige Beschreibung ersparen.

I.

In seiner Arbeit »Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri« (Jen. Zeitschr., Bd. XIV) versuchte Prof. R. Wiedersheim die Auflösung der Hirnnerven in spinalartige Elemente durchzuführen und eine daraus resultirende Segmentirung des Vertebratenschädels festzustellen, wobei er von dem sehr ansprechenden Gedanken ausging, dass zur Lösung dieser Frage in erster Linie Ammocoetes zur Untersuchung heranzuziehen sei. Im Laufe seiner Betrachtungen kommt Wiedersheim vielfach zu Resultaten, welche mit den früheren Angaben anderer Autoren nicht übereinstimmen; insbesondere konstatirt er mehrfach ein Abweichen seiner Erfahrungen von den Angaben, welche Prof. A. Schneider kurz vorher in seinem großen Werke[1] über die Hirnnerven von Ammocoetes und Petromyzon gemacht hatte.

Schneider sah sich hierdurch veranlasst, in einem Aufsatze »Über die Nerven von Amphioxus, Ammocoetes und Petromyzon« (Zool. Anzeiger, 1880, p. 330 u. f.) die Richtigkeit seiner früheren Darstellungen zu bekräftigen, während Wiedersheim in einer »Erwiederung« (Die spinalartigen Hirnnerven von Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Zool. Anzeiger, 1880, p. 446) sich zwar in einigen Punkten mit Schneider einverstanden erklärte, jedoch die wichtigsten und einschneidendsten seiner Resultate aufrecht erhielt. Die

gungsschrift mit Stillschweigen übergehe. Was nun das neue Wort »Pseudo-Bindegewebe« betrifft, so will ich gern zugeben, dass Dr. Cattie dadurch seinen Gedanken besser ausgedrückt hat, als durch den Namen »primordiales Bindegewebe«, der offenbar etwas ganz Anderes aussagt. Das Pseudo-Bindegewebe ist gar kein Bindegewebe schlechthin, wie das primordiale, sondern es hat nur eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit mit einer Art embryonalen (primordialen) Bindegewebes, und nichts deutet auf eine genetische Übereinstimmung hin. Wie weit aber ein Terminus technicus berechtigt ist, der das Wesentliche verschweigt, und nur einen so schwankenden und nebensächlichen, durchaus nicht überall vorhandenen (Petromyzonten) Charakter zum Ausdruck bringt — darüber dürfte wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit bestehen.

[1] Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hauptsächlichsten Punkte dieser Streitfrage, deren Erledigung in wissenschaftlichem Interesse so sehr zu wünschen ist, sind daher bis jetzt kontrovers geblieben, und da mir das zu einer sachgemäßen Beurtheilung nothwendige Material zu Gebote steht, so glaube ich mit der Verwerthung desselben nicht länger zögern zu dürfen.

Über die Vereinigung der alternirend aus dem Rückenmark entspringenden dorsalen und ventralen Nervenwurzeln zu Spinalnervenpaaren liegen verschiedene Angaben vor. Nach A. Schneider (l. c. Taf. XI, Fig. 8) ist die erste Nervenwurzel des Rückenmarks, d. h. diejenige, welche zunächst auf den Hypoglossus folgt, eine sensible, dann folgt eine motorische u. s. f. In dieser Reihenfolge treten die Wurzeln paarweise zusammen. Die beiden Wurzeln des ersten Spinalnerven gelangen durch je eine Öffnung in der Basis des ersten hinter der Ohrkapsel gelegenen oberen Knorpelbogens aus dem Spinalkanal und zwar ganz wie man es erwartet, die dorsale, sensible vor[1] der ventralen. Die nun folgende sensible Wurzel des zweiten Spinalnerven verlässt den Spinalkanal durch eine Öffnung in der fasciculären Wand zwischen dem ersten und zweiten oberen Bogen, während die motorische wiederum durch ein Loch im zweiten oberen Knorpelbogen austritt. Ganz analog verhalten sich die Wurzeln der folgenden Spinalnerven.

Nach den Darstellungen von R. Wiedersheim scheinen diese Verhältnisse nicht so einfach zu liegen. Auf p. 14 (l. c.) sagt er: »Während wir bei allen Spinalnerven bis gegen die Hypoglossusgruppe hin keine Veränderungen zu konstatiren vermögen, treten solche bei letzterer in folgender Weise auf.«

»Die am weitesten nach hinten gelegene (dorsale) Wurzel tritt konstant zwischen dem ersten und zweiten Bogen aus (Fig. 5 o^1); während die beiden nächstfolgenden [in der Richtung nach vorn] motorischen Stränge entweder nur ein großes, oder zwei kleinere Löcher im ersten oberen Bogen (wie letzteres auch Schneider [l. c] ganz richtig angiebt) durchsetzen (Fig. 5 u^1 u^2 in Bg^1). Der hintere [der Stränge] ist meist etwas stärker als sein vorderer Nachbar und beide entspringen zweiwurzelig, wobei jede Wurzel mit der anderen erst in der Durchtrittsöffnung zur Vereinigung kommt.«

Wiedersheim ist hiernach der Ansicht, dass die beiden Nervenwurzeln, welche den ersten oberen Bogen durchbrechen und welche nach Schneider, wie wir oben sahen, das erste Spinalnervenpaar ausmachen, beide motorische Wurzeln sind, und dass sie zu der

[1] Die Bezeichnungen vorn, hinten, unten und oben sollen sich immer auf die horizontale Längsachse des Thieres beziehen, also im Sinne der vergleichenden Anatomie.

Hypoglossusgruppe gehören, wohin er auch noch die nächst hintere sensible Wurzel rechnet, die nach SCHNEIDER dem zweiten Spinalnerven angehört.

Nach meinen eigenen eingehenden Untersuchungen muss ich in diesen Punkten der Ansicht SCHNEIDER's beipflichten. Der feine, dünne Nerv, welcher durch das vorderste Loch des ersten oberen Knorpelbogens tritt, ist nach der anatomischen Abschätzung sensibel. Er entspringt am Übergang des Rückenmarks zum Nachhirn und zwar an der dorsalen Seite desselben und in demselben geringen Abstande von der Medianebene wie die dahinter liegenden sensiblen Spinalnerven (Fig. 5 *N.sp*; *w.d*). Sobald dieser Nerv den Spinalkanal verlassen hat, bildet er ein selbständiges, großzelliges Spinalganglion[1], an welchem der nun folgende (und wie WIEDERSHEIM richtig angiebt) stärkere, und ebenfalls durch den ersten oberen Bogen austretende motorische Nerv eng angeschmiegt vorüberzieht und so mit ihm das erste Spinalnervenpaar bildet (Fig. 5). In ganz gleicher Weise verhalten sich die folgenden Nerven, und eine Verknüpfung oder nähere Beziehung zum Vagus oder Hypoglossus ist nicht vorhanden. Wir können hiernach auch mit voller Sicherheit aussagen, dass sich jede sensible Spinalnervenwurzel bei Petromyzon mit der nächst hinteren motorischen Wurzel zu einem Paar vereinigt, wie es SCHNEIDER und GÖTTE[2] vertreten haben, und nicht, wie WIEDERSHEIM mit v. IHERING[3] annimmt, mit dem nächst vorderen.

Die sensiblen Wurzeln der Spinalnerven durchbrechen die Pia mater an der Seite des Funiculus dorsalis (a. a. O. Taf. XVII, Fig. 48), der

[1] In dem Werke v. IHERING's: »Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere« (p. 224) ist mir bezüglich der Spinalganglien von Petromyzon ein Punkt aufgefallen, der mir eine Zeit lang besonders interessant schien. Der Autor bemerkt hier, darüber nicht entscheiden zu können, ob einer ganglienförmigen Anschwellung, welche die dorsale Spinalnervenwurzel noch innerhalb des Rückenmarkskanals besitzt, wirklich Ganglienzellen zu Grunde lägen, worauf GÖTTE's Angaben hinzuweisen schienen. Hiernach könnte man versucht sein, zu glauben, es seien bei den Petromyzonten Spinalganglien vorhanden, die noch innerhalb des Spinalkanals lägen, eine Erscheinung, deren Bestätigung um so wichtiger wäre, als sie uns ein frühes Entwicklungsstadium der Spinalganglien im Dauerzustande vorführen würde. Leider beruht aber die Bemerkung v. IHERING's auf einem Missverständnis der Angabe GÖTTE's, wonach die sensiblen Spinalnervenwurzeln — nicht innerhalb, sondern — außerhalb der Dura mater ein großzelliges Ganglion durchsetzen, nämlich das Spinalganglion in seiner normalen Lage.

[2] A. GÖTTE, Über die Spinalnerven der Neunaugen. Zool. Anzeiger 1878. Nr. 1.

[3] Vgl. Anm. 1, p. 293. — v. IHERING, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. p. 223.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich bei Osmiumbehandlung durch seine etwas gröbere Textur, so wie durch den Mangel an Müller'schen Fasern, ziemlich distinkt vom Funiculus lateralis abhebt (a. a. O. p. 245). Die motorischen Wurzeln des Rückenmarks entspringen dagegen wie die motorischen Elemente der Vagus-Hypoglossusgruppe aus dem lateralen Bereich der ventralen Oberfläche. Da nun im Spinalkanal die dorsalen Wurzeln immer stark gegen die ventralen konvergiren, so geschieht es bei der platten, fast bandförmigen Gestalt des Rückenmarks, dass beide Wurzeln »fast in derselben horizontalen Ebene« (Schneider) die Wand des Spinalkanals durchbrechen und zwar so, dass die dorsalen an der oberen, die ventralen an der unteren Seite dieser Ebene austreten. Dabei sind die zusammengehörigen Wurzeln von vorn nach hinten um ein Stück gegen einander verschoben (Fig. 5), was, wie Wiedersheim ganz richtig angiebt, dadurch zu Stande kommt, dass die unteren und oberen Wurzeln »nicht in einer und derselben Querebene das Rückenmark verlassen, sondern ein alternirendes Verhalten zeigen«. Die Abstände der alternirenden und zusammengehörigen Wurzeln sind jedoch nicht gleich, denn, wie Schneider bemerkt, liegen die Nerven des ersten und zweiten Paares noch nahe bei einander, und weiter nach hinten folgt in regelmäßigen Abständen die Austrittsstelle eines motorischen Nerven auf die eines sensiblen. Dies trifft in so fern zu (vgl. a. a. O. p. 239), als vom zweiten Paare ab allerdings die Abstände zwischen zwei gleichartigen Wurzeln annähernd dieselben sind; dass aber die sensiblen Nerven genau in der Mitte zwischen zwei motorischen entspringen, ist erst etwa vom sechsten Spinalnervenpaare ab anzunehmen.

Nach diesem kurzen Exkurs wenden wir uns wieder zu den Hirnnerven. Wie ich a. a. O. p. 210, 257 und 258 nachgewiesen habe, sind bei Petromyzon Planeri acht sensible Vaguswurzeln vorhanden, die in bestimmten nach hinten zunehmenden Abständen hinter dem Gehörnerven das Hirn verlassen. Die vier vorderen sammeln ihre Fasern im Ursprungsgebiet des Acusticus, die anderen kommen aus dem »oberen lateralen Ganglion« (Langerhans)[1], und es liegt außer jedem Zweifel, dass sie nach Ursprung und Stärke wirklich sämmtlich sensibel sind.

Ganz ähnliche Verhältnisse hatte Wiedersheim bei Ammocoetes beobachtet, aber seine Ausdeutung war hier eine ganz andere. In seiner Fig. 4 zeichnet er hinter der Ohrkapsel eine »förmliche Strickleiter« von Nerven seitlich an der Oblongata. Hiervon fasst er die vordersten sieben als Vagusgruppe zusammen und bemerkt dazu, dass der letzte

[1] P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

derselben (nämlich derjenige, welcher der vordersten, ventralen Wurzel seiner Hypoglossusgruppe voraufgeht) seiner Lage und seinem Ursprunge nach vollkommen mit einem sensiblen Spinalnerven übereinstimmt. Eben so hält dieser Autor aus rein topographischen Gründen dafür, dass auch der vorderste jener sieben Nerven sensible Bahnen enthält. Hiernach glaubt Wiedersheim, den zweiten, vierten und sechsten Nerven der Gruppe (o^2, u^2) als motorisch betrachten zu müssen und so eine im Sinne der Spinalnerven alternirende Reihe spinalartiger Vaguswurzeln konstatiren zu können. Der Umstand, dass der zweite, vierte und sechste Nerv in derselben Höhe entspringen, wie die anderen vier (sensiblen), und nicht an der ventralen Medullarseite, wie die motorischen Wurzeln des Rückenmarks, scheint ihm kaum ernstliches Bedenken zu erregen. Er stützt sich dabei auf die Modifikationen, welche nach Langerhans (l. c.) die centralen Elemente der Oblongata gegenüber dem Rückenmark erfahren haben; sodann — was er besonders betont — auf den Umstand, dass jeder einzelne der sieben Nervenfäden für sich durch ein besonderes Loch aus dem Spinalkanal resp. Schädel tritt, und endlich darauf, dass diese Löcher in ganz derselben Weise alterniren, wie die Austrittsstellen der Spinalnerven.

Dass die Beobachtung Wiedersheim's richtig gewesen ist, dass es wirklich Nervenstränge gewesen sind, die er als solche beschrieb, und nicht etwa Bindegewebsbündel, wie A. Schneider in seiner Entgegnung vermuthete, steht außer allem Zweifel, seitdem wir bei Petromyzon Planeri fast genau dasselbe gefunden haben.

Diese große Übereinstimmung zwischen dem vollentwickelten Thiere und der Larve berechtigt uns nun aber durchaus zu dem Schlusse, dass die fraglichen Nervenfäden bei Ammocoetes auch dieselben Qualitäten haben wie bei Petromyzon, dass sie nicht abwechselnd sensibel und motorisch sind, sondern dass sie nach Art und Ort ihrer Entstehung und nach ihrem sonstigen Verhalten sämmtlich sensibel sind. — Die äußerst feine Beobachtung Wiedersheim's, dass jeder einzelne Nervenstrang durch ein besonderes Loch austritt, kann ich in gewissem Sinne auch für Petromyzon bestätigen, doch kann das die sensible Natur der Vaguswurzeln nicht ändern. Es ist bereits durch v. Ihering (l. c. p. 223) nachgewiesen, dass am Rückenmark von Petromyzon die dorsalen Nerven oft durch zwei Öffnungen aus dem Spinalkanal treten, statt durch eine; man müsste daher schon aus diesem Grunde Einspruch erheben gegen den Versuch, aus der Anzahl der Austrittsöffnungen die Anzahl der spinalartigen Hirnnerven zu bestimmen. — Übrigens hat Wiedersheim den Gedanken, die Vaguswurzeln seien abwechselnd sensibel und motorisch, nicht wieder berührt, und ich glaube

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

annehmen zu dürfen, dass er diese Auffassung schon längst gänzlich fallen gelassen hat.

In seiner Erwiederung an Schneider hat er konstatirt, »dass sowohl in der Zahl, als in der Anordnung der einzelnen Vagusstränge die allergrößten individuellen Schwankungen vorkommen«, — und er hat damit vollkommen das Richtige getroffen. Auch führt Wiedersheim daselbst weiter aus, dass die Zahl der Durchbruchsöffnungen des Vagus zwischen zwei und sieben schwankt, und dass sich hieraus seine Abweichung von Schneider in Bezug auf diesen Punkt erkläre. Schneider hatte den Vagus nur aus vier Wurzeln zusammengesetzt gefunden, welche den Rückenmarkskanal durch nur zwei Öffnungen verließen.

Ich habe in meiner Eingangs erwähnten Arbeit die Ursprünge der Vaguswurzeln genau so beschrieben, wie ich sie an dem zur Anfertigung eines Wachsmodells verwendeten Thiere vorfand, ohne die individuellen Schwankungen der Zahl zu erwähnen, weil ich damals die Konstanz derselben — gerade so wie Schneider und Anfangs auch Wiedersheim — am allerwenigsten in Zweifel zog. Neuerdings ist mir jedoch die obige Angabe Wiedersheim's Veranlassung gewesen, meine Schnittserien darauf hin zu durchmustern, und ich habe gefunden, dass in der That die Vaguswurzeln derartigen Schwankungen unterliegen, wie es Wiedersheim angiebt. Es möge hier jedoch erwähnt sein, dass ein gleichzeitiges Schwanken der Menge des gesammten Vagus-Fasermaterials im Allgemeinen nicht statthat; die Gesammtmasse des Vagus bleibt, so viel sich beurtheilen lässt, konstant, sie ist nur bei dem einen Individuum in mehr — und darum um so feinere — Nervenbündel zusammengefasst, als bei dem anderen.

Bevor die Vaguswurzeln von Petromyzon den Schädel verlassen, gruppiren sie sich in zwei hinter einander liegende Stämme, welche dann durch zwei entsprechende Öffnungen austreten. Dabei sind die einzelnen Wurzeln auch innerhalb der beiden Stämme meist bis zur Austrittsöffnung durch feine bindegewebige Hüllen von einander isolirt, und diese Trennung kann an der Durchbruchsstelle selbst noch dadurch erhöht werden, dass hin und wieder ein bindegewebiger Faserzug der Schädelwand quer durch die Öffnung hindurchsetzt und so mit dieser auch den austretenden scheinbar einheitlichen Nervenstrang zertheilt.

Um nunmehr auch die übrigen scheinbaren Abweichungen der Nervenursprünge von Ammocoetes mit dem Befunde bei Petromyzon in Einklang zu bringen, gehen wir aus von einer Stelle in der Erwiederung Wiedersheim's an Schneider. Hier heißt es auf p. 448: »Der nächste, hinter der Vagusgruppe entspringende Nerv zieht in Form eines äußerst

zarten Fädchens, welches dorsal von der Medulla entspringt, zur Dura mater, welche er . . . . . im Niveau der Vaguswurzeln durchbohrt.« — In diesem Satze hat Wiedersheim offenbar eine nicht unwesentliche Ergänzung und Berichtigung seiner ursprünglichen Ansicht niedergelegt, denn nach seiner ersten Darstellung folgte auf die Vagusgruppe zunächst keine sensible, sondern eine motorische Wurzel der Hypoglossusgruppe. Da sich nun aus der Fassung des Satzes und aus dem Zusammenhange abnehmen lässt, dass Wiedersheim hier nicht etwa eine neue, früher noch gar nicht beobachtete Nervenwurzel im Sinn hatte, so scheint mir der fragliche Nerv am ersten mit der vordersten »sensiblen Hypoglossuswurzel« o^1 (XI + XII) seiner Fig. 4 übereinzustimmen, um so mehr, als Wiedersheim selbst geneigt ist, den Nerven für eine sensible Hypoglossuswurzel zu halten[1]. Wenn wir hiernach das fragliche »o^1« der Fig. 4 Wiedersheim's so nach vorn verschieben[2], wie es die letzte Darstellung des Autors verlangt, nämlich so, dass es unmittelbar auf die letzte Vaguswurzel (o^2) folgt und dabei vor der vordersten motorischen Hypoglossuswurzel (u_1) liegt, so ist nach dem gleichen Befunde von Petromyzon die Entscheidung über die Zugehörigkeit dieser sensiblen Wurzel leicht zu treffen: dieselbe kann nach Ursprung und Austritt gar nichts Anderes sein, als eine hinterste Vaguswurzel, nämlich die achte. — Hiernach stimmt nun merkwürdigerweise — was ich früher nicht erwartet habe — das von Wiedersheim zu seiner Fig. 4 benutzte Exemplar hinsichtlich der Anzahl der Vaguswurzeln genau überein mit demjenigen, welches mir Modell gestanden hat, und dabei war jenes ein ganz junger Ammocoetes, dieses ein geschlechtsreifes Neunauge.

[1] Den Grund für diese Auffassung findet Wiedersheim darin, dass ventralwärts und etwas nach hinten von diesem Nervenfaden die erste motorische Wurzel des Hypoglossus liegt, und dass alsdann unmittelbar hinter der Vagusgruppe die für die Spinalnerven geltende typische Alternanz sensibler und motorischer Wurzeln beginnt. — Die Frage, wie weit es gerechtfertigt ist, den nächsten vor dem Hypoglossus gelegenen Nervenfaden mit der vordersten Hypoglossuswurzel zu einem spinalartigen Nervenpaar zusammenzufassen, wird oben alsbald ihre Entscheidung finden; hier sei nur darauf hingewiesen, dass auch Wiedersheim schon zur Zeit seiner »Erwiederung an Professor Schneider« die Thatsache vertreten hat, die er noch in seiner Arbeit (Jen. Zeitschr.) mit v. Ihering gegen Schneider und Götte bestritt, dass nämlich wirklich mit einer sensiblen Wurzel die nächst hintere motorische zu einem Spinalnervenpaar zusammengehört.

[2] Da Wiedersheim, wie er selbst zugesteht, in der Zeichnung »etwas schematisch« gewesen ist, so bedurfte es nur einer geringen Neigung des Objektes, um o^1 hinter u^1 zu sehen; er bemerkte aber offenbar diesen Irrthum nicht, weil er damals noch die spinalartigen Nervenpaare nach der Ansicht v. Ihering's zusammenfasste, und ihm so unabsichtlich der eine Fehler gleichsam durch den anderen neutralisirt wurde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich glaube dieses besonders hervorheben zu müssen, um zu zeigen, dass bei der Metamorphose des Ammocoetes — zunächst in der Gruppe der Vaguswurzeln — nicht, wie Wiedersheim gegen Schneider behauptet, ausgedehnte wesentliche Veränderungen vor sich gehen, sondern dass hier thatsächlich bei Ammocoetes schon dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei Petromyzon.

Wir wollen nunmehr auch die »spinalartige Hypoglossusgruppe«, die Wiedersheim in seiner Fig. 4 mit XI + XII bezeichnet hat, einer genaueren Prüfung unterziehen und zusehen, ob nicht auch hier schon dasselbe wesentliche Verhalten wie bei Petromyzon gegeben ist. Abgesehen von der bereits als zum Vagus gehörig erkannten vordersten sensiblen Wurzel dieser Gruppe bietet uns für den Rest derselben eine Stelle bei Wiedersheim (p. 14) die gewünschten Vergleichspunkte zwischen Ammocoetes und Petromyzon. Als der Autor bei Petromyzon die beiden Nerven beschreibt, welche den ersten oberen Bogen durchbrechen, und die er, wie wir oben sahen, irrthümlich beide für motorisch hält, fährt er fort: »Wahrscheinlich entsprechen die beiden, den ersten oberen Bogen durchsetzenden Nervenfasern einer einzigen durch sekundäres Wachsthum stark vergrößerten motorischen Wurzel. Ich schließe dies daraus, weil nach vorn davon noch drei untere Hypoglossuswurzeln übrig bleiben. Diese treten bei Petromyzon entweder ebenfalls noch getrennt, d. h. durch drei besondere Löcher aus, oder es vereinigen sich die zwei hinteren zu einem starken pinselförmigen Geflecht, das die zwischen der Vordercircumferenz des ersten Bogens und dem hinteren Umfang der Ohrkapsel ausgespannte Membran durch eine gemeinsame, große Öffnung verlässt, ganz wie dies auch von Seiten des nächstfolgenden, vordersten Stranges der Fall ist.« — Es wurde oben gezeigt, dass die beiden den ersten oberen Bogen durchbrechenden Nervenwurzeln das erste Spinalnervenpaar bilden, und dass der vorderste derselben der dorsale, sensible ist. Da nun nach dem Citat vor diesen beiden Nerven bei Ammocoetes »noch drei untere Hypoglossuswurzeln übrig bleiben«, so folgt daraus, dass sie in Fig. 4 (Wiedersheim) dem letzten motorischen (u^1) und dem vorletzten sensiblen (o^1) Nerven der Hypoglossusgruppe entsprechen, welche nach hinten zunächst auf die drei vorderen motorischen Hypoglossuswurzeln folgen. Diese beiden Wurzeln o^1 und u^1 von Ammocoetes sind also dem ersten Spinalnervenpaar von Petromyzon vollständig homolog und somit aus der Hypoglossusgruppe auszuscheiden. Dasselbe gilt auch von dem letzten (sensiblen) Nerven o^1, welcher mit dem nachfolgenden o das zweite Spinalnervenpaar darstellt[1].

[1] Die Bezeichnung o in der Fig. 4 (Wiedersheim) ist an der betreffenden Stelle

Die ganze spinalartige Hypoglossusgruppe von Ammocoetes ist damit bis jetzt auf drei motorische und eine sensible Wurzel (die zweite) reducirt. Hiervon entsprechen die drei ersteren so vollständig dem bisher allgemein als Hypoglossus[1] bezeichneten motorischen Nerven von Petromyzon, dass über die Identität beider gar kein Zweifel bestehen kann. Es harrt somit nur noch die übrig bleibende sensible Wurzel von Ammocoetes einer den Verhältnissen von Petromyzon entsprechenden Deutung. Wiedersheim selbst hat diese Wurzel so wie einige andere trotz aller darauf verwandten Mühe bei keinem einzigen Exemplare von Petromyzon wiederfinden können; dass er sie aber wirklich bei Ammocoetes gesehen hat, ist nach seinen ganzen anderen Beobachtungen nicht zu bezweifeln, zumal er auch in seiner »Erwiederung« bestimmt angiebt, hinter der vordersten Hypoglossuswurzel finde regelmäßig Alternation von sensiblen und motorischen Nerven statt.

Obgleich nun auch ich ein Homologon dieses Nerven bei Petromyzon nicht beobachtet habe, so glaube ich doch vollkommen sicher zu urtheilen, wenn ich in demselben eine seltene, hinterste (neunte) Vaguswurzel erblicke. Diese Annahme stützt sich in erster Linie auf die Thatsache, dass das »obere laterale Ganglion« (Langerhans), dieser eigentliche Vaguskern, sich nach hinten bis zum Beginn des Rückenmarks verfolgen lässt, und dass somit die nothwendigen und hinreichenden Bedingungen für den Ursprung einer letzten Vaguswurzel in den vorderen Querebenen des Hypoglossus sehr wohl vorhanden sein können. Andere sensible Nerven als Vaguselemente können in dieser Region des Nachhirns gar nicht vorhanden sein; in den Centralverhältnissen liegt dafür keine Andeutung vor, und zwischen dem ersten Spinalganglion und dem spinalartigen Ganglion der hinteren Vagus-

offenbar nicht richtig, denn sie deutet nicht auf eine obere Wurzel, sondern auf eine, die ganz richtig als motorische gezeichnet ist. Eben so ist auch das nachfolgende *u* als Zeichen einer oberen Wurzel (des dritten Spinalnerven) durch ein *o* zu ersetzen.

[1] In meiner oben citirten Arbeit habe ich der gebräuchlichen Terminologie entgegen die vordere Wurzel des Hypoglossus eine motorische Vaguswurzel genannt, um ihre vollständige Trennung von der (oder den beiden) hinteren besonders hervorzuheben; doch bin ich gern bereit, um jedem Zweifel vorzubeugen, den Namen der vorderen Hypoglossuswurzel zu übernehmen. Man könnte übrigens mit ganz demselben Recht bei Petromyzon der ganzen Hypoglossusgruppe den Namen motorischer Vaguswurzeln geben, da sie sich zu dem rein sensiblen Vagus genau so verhält, wie die motorische Wurzel eines Spinalnerven zu der sensiblen, und weil, wie Wiedersheim bemerkt, die peripherische Verbreitung des Hypoglossus dafür spricht, dass er hier gleichsam noch als indifferentes Baumaterial zu betrachten ist, das seiner specifischen Bestimmung erst mit der Differenzirung einer eigentlichen Zungenmuskulatur entgegengeführt wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurzeln liegt kein anderes nervöses Organ als der austretende, rein motorische Hypoglossus, jedenfalls kein selbständiges Ganglion, wie es eine sensible und für sich bestehende Hypoglossuswurzel auf alle Fälle bilden würde. Alle diese Gründe sind zwar den anatomischen Verhältnissen der ausgewachsenen Petromyzonten entnommen, aber da die letzteren mit ihren Hirnorganen, speciell den Hirnnerven, in allen anderen wesentlichen Punkten durchaus die Charaktere des Ammocoetes bewahrt haben, so ist nach den obigen Auseinandersetzungen nur die Annahme gerechtfertigt, welche die vollständige wesentliche Übereinstimmung zwischen Ammocoetes und Petromyzon in den fraglichen Punkten zur Voraussetzung hat. Das Gehirn von Ammocoetes unterscheidet sich von dem des Petromyzon nicht mehr, als das Gehirn eines mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Vertebratenembryonen von dem des erwachsenen Thieres.

II.

Haben wir uns bisher fast ausschließlich mit den Ursprüngen und intracraniellen Verlauf der Hirnnervenwurzeln beschäftigt, so bleibt uns nun noch das fernere Verhalten derselben zu untersuchen, insbesondere wie sich aus denselben nach ihrem Austritt aus dem Spinalkanal resp. Schädel die peripherischen Nerven entwickeln und zusammensetzen.

Über die Nerven I und II (Olfactorius und Opticus) haben wir hier nicht zu reden, da dieselben bis jetzt[1] als integrirende Theile des Gehirns angesehen werden.

Oculomotorius. Der III. Hirnnerv, dessen Ursprung und intracranieller Verlauf a. a. O. beschrieben wurde, verlässt den Schädelraum in geringer Entfernung hinter dem Opticus, um sich gleich darauf über die Muskeln der Orbita zu verbreiten[2]. Gleich bei seinem Austritt gabelt sich der Nerv in einen vorderen und einen hinteren Ast. Ein Ciliarganglion ist nicht vorhanden, auch habe ich in dem ganzen Verlauf des Nerven keine Ganglienzellen finden können, deren Vorhandensein Schwalbe (Jen. Zeitschr., XI. Supplementbd. und Bd. XIII) als wahrscheinlich hinstellte. Der Mangel an eingelagerten Ganglienzellen ist als Beweis für die rein motorische Natur des Oculomotorius anzusehen; denn wo immer aus dem nervösen Centralorgan der Neunaugen eine (spinalartige) sensible Wurzel hervorgeht, stets finden sich in ihr nach Durchbrechung der Dura mater die bekannten großen

[1] Vgl. hierüber p. 328 ff.

[2] Näheres siehe P. Fürbringer, Muskulatur und Kopfskelett der Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX. 1875.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ganglienzellen abgelagert. Nach seiner Entstehung im Gehirn ist der Oculomotorius von Petromyzon einer motorischen, spinalartigen Nervenwurzel zu vergleichen, deren dorsales Gegenstück nicht vorhanden oder wenigstens nicht selbständig spinalartig entwickelt ist. Es muss dem subjektiven Ermessen überlassen bleiben, ob man den Oculomotorius nach der ventralen Lage seines Kernes und nach der Übereinstimmung seiner Zellen mit Gegenbaur als einen selbständig gewordenen Theil des motorischen Trigeminus ansehen will, oder nicht; nach dem Verhalten der anderen beiden Augenbewegungsnerven (Trochl. und Abduc.) ist die Möglichkeit einer Abtrennung nicht ausgeschlossen.

Trochlearis[1]. Dieser Nerv zieht von seinem Ursprunge im

[1] In meiner früheren Arbeit habe ich auf p. 214 bemerkt, P. Mayser habe in seinen vergl. anat. Studien über das Gehirn der Knochenfische etc., diese Zeitschr., Bd. XXXVI, p. 259 u. f. unter Bezugnahme auf die entwicklungsgeschichtlichen Werke von v. Mihalkovics, v. Kölliker u. A. die Valvula cerebelli und den Trochlearis zum Mittelhirn gerechnet, obgleich gerade diese Embryologen die fraglichen Hirntheile als zum embryonalen Hinterhirn gehörig nachgewiesen haben. Diese meine Behauptung gründete ich auf den Absatz 1) p. 266 seiner Arbeit, wo P. Mayser eine Übersicht über seine Hirneintheilung gegeben hat. Nach vorangegangener brieflicher Verständigung — für die ich Herrn Dr. Mayser an dieser Stelle meinen besten Dank sage — benutze ich mit Freuden diese erste Gelegenheit, um zu konstatiren, dass jener Absatz 1) p. 266, den ich für ganz untrüglich hielt, der thatsächlichen Überzeugung dieses Autors streng genommen nicht entspricht. P. Mayser hat vielmehr schon auf p. 262 ausgesprochen, dass es das Verdienst Baudelot's und Stieda's sei, die Zugehörigkeit der Valvula zum Kleinhirn auf mikroskopischem Wege nachgewiesen zu haben; und auch in der Specialbeschreibung rechnet er in Übereinstimmung mit den Embryologen die Valvula zum Cerebellum. Anders verhält es sich mit dem Trochlearis, hier glaubt P. Mayser auch jetzt noch auf Grund des Umstandes, dass der Trochleariskern bei den Teleostiern u. a. in der Wand des Aquaeductus liegt, im Widerspruch gegen die erwähnten embryologischen Befunde verharren zu müssen. Mit dem Oculomotorius betrachtet er diesen Nerven als motorischen Antheil eines spinalartigen Nervenpaares, dem als sensibler Theil der Opticus entsprechen soll (l. c. p. 354), und rechnet ihn zum Mittelhirn. Die Auffassung des Trochlearis und Oculomotorius als motorische Antheile des Opticus dürfte wohl schwerlich wieder einzuführen gelingen, seitdem man gewohnt ist, den Sehnerven als integrirenden Hirntheil zu betrachten, alle neueren Autoren, die sich mit der Frage der spinalartigen Hirnnerven näher beschäftigt haben, schließen diese Zusammenfassung stillschweigend von ihren Betrachtungen aus (vgl. auch den Schluss dieses Aufsatzes). Es liegt daher in dieser Hinsicht kein besonderes Interesse vor, den IV. Hirnnerven dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten entgegen zum Mittelhirn zu rechnen, ganz abgesehen von den anatomischen Gründen, welche bei Petromyzon und den Selachiern dagegen sprechen. Die Thatsache, dass die Kreuzung des Trochlearis stets in der Valvula, also im Hinterhirn liegt, kann ich nicht mit P. Mayser für zufällig erach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cerebellum etwas nach vorn und unten gebogen zur Seite, um unmittelbar vor der Ohrkapsel und dicht hinter dem austretenden Ophthalmicus (der in der schematischen Fig. 6 der Übersichtlichkeit wegen viel weiter nach vorn gezeichnet ist), etwa in halber Höhe des Schädelraumes, nach außen durchzubrechen. Die Vermuthung Wiedersheim's, wonach der IV. Nerv mit dem Oculomotorius durch dasselbe Loch austritt, hat sich somit nicht bestätigt. Beim Austritt umgeben sich die Fasern — wie bei den anderen Nerven — mit Mark und Neurilemm, so dass sein Querschnitt hier bedeutend größer erscheint als im Schädel. Nervenzellen enthält auch der Trochlearis, so weit ich ihn habe beobachten können, nicht, jedenfalls nicht in der Region der spinalartigen Ganglien. Man darf daher auch von diesem Nerven annehmen, dass er, obgleich dorsalen Ursprunges, rein motorisch ist und somit dem Bell'schen Gesetz nicht mehr entspricht. Der Annahme Gegenbaur's, dass der Trochlearis ein abgelöster und selbständig gewordener Theil des motorischen Trigeminus sei, steht bei den Petromyzonten nichts entgegen (siehe auch p. 299).

Trigeminus-Abducens-Gruppe (Fig. 6). Der Trigeminus hat zwei sensible und eine motorische Wurzel. Die oberste der sensiblen bildet den Ramus ophthalmicus und tritt unmittelbar vor dem Trochlearis etwa in halber Schädelhöhe aus. Dabei durchbricht sie die Schädelwand schräg nach oben und vorn und entwickelt sich unmittelbar darauf zu einem spindelförmigen, dem Schädel horizontal eng anliegenden Ganglion (*Ophth*), das den peripherischen Nerven in derselben Richtung nach vorn absendet.

Dicht unterhalb des Ophthalmicus gelangt auch die untere sensible Trigeminuswurzel (*V*, *s*) aus dem Schädel, doch ist sie mehr nach unten gerichtet, und das große Ganglion, welches alsbald aus ihr entsteht, liegt

ten (briefl. Mitth.), vielmehr erscheint mir dieses durchaus konstante Verhalten als ein nicht unwesentlicher Beweis dafür, dass der ganze Nerv in seinem centralen Verlauf dem Hinterhirn zuzurechnen ist. Daran hindert es nicht, wenn bei den Teleostiern und den höheren Vertebraten der Trochleariskern in der Wand des Aquaeductus liegt, die entsprechenden Theile gehören eben mit in den Bereich des embryonalen Hinterhirns. Dem entsprechend ist auch — wie ich a. a. O. ausgeführt habe — die Grenzscheide zwischen der vorderen und hinteren Hirnhälfte (zwischen Mittelhirn und embryonalem Hinterhirn) zu konstruiren; sie braucht durchaus keine einfache Querebene zu sein, sondern wird wohl immer eine mehr oder weniger komplicirt gekrümmte Fläche darstellen, welche von der Übergangsstelle zwischen Tectum opticum und Valvula cerebelli zur Haubeneinschnürung und zum vorderen Ende der Raphe hinübergeht und die ganze Valvula so wie die Trochlearis- und Oculomotoriuskerne zum epichordalen Hirn, das Tectum opticum, den Torus semicircularis und den Rest der Aquaeductuswand dagegen zum Mittelhirn abtheilt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zur Seite der Schädelbasis und lässt u. a. einen starken peripherischen Nerven schräg nach unten und vorn aus sich hervorgehen. Dieses Ganglion nimmt auch die große motorische Wurzel (*V.m*) des Trigeminus auf, welche in ihm hart über der Schädelbasis vorwärts zieht und in dem erwähnten großen Nerven (Ram. maxillaris) mit enthalten ist. Es ist demnach dieser Theil des Ganglion Gasseri ein typisches Spinalganglion, und es mischen sich in ihm — was bei den eigentlichen Spinalganglien von Petromyzon nach Schneider nicht der Fall ist — motorische Elemente mit den sensiblen. Mit dem Ganglion des Ophthalmicus steht dieses Ganglion in loser aber unmittelbarer, substantieller Verbindung und es ist ein direkter Faseraustausch zwischen beiden anzunehmen. In ganz gleicher Weise besteht auch eine lokale Kontinuität zwischen dem unteren Trigeminusganglion und dem dahinter liegenden Ganglion des Facialis, welches sonst ein wohl begrenztes und der transversalen Lage dieses Nerven entsprechendes selbständiges Organ bildet. — Der Trochlearis (*IV*) streift in seinem peripherischen Verlauf hart über dem hinteren Theile des unteren Trigeminusganglion vorüber, so dass an dieser Stelle eine Vermischung desselben mit sensiblen Elementen des Trigeminus nicht absolut unmöglich wäre; es ist mir aber bei sorgfältigster Beobachtung an dazu besonders geeigneten dünnen Querschnittreihen nicht gelungen einmal einen Zellfortsatz oder eine Faser aus dem Ganglion in die Bahn des Nerven einlenken zu sehen, außerdem scheint der Trochlearis schon hier ringsum mit einer bindegewebigen Nervenscheide umgeben zu sein.

An dieser Stelle will ich nicht unterlassen, einen kleinen Nervenfaden (Fig. 6 *c*) zu erwähnen, der in der hinteren, seitlichen Region aus dem unteren Trigeminusganglion auftaucht, um mit dem hinteren Ende des Ophthalmicusganglion nach kurzem Verlauf wieder zu verschmelzen. Der äußerst feine Strang geht dabei dicht unter dem austretenden Trochlearis hinweg und hebt sich nur vorn etwas höher über die Oberfläche des unteren Ganglion empor. Im Ophthalmicus nimmt er zunächst eine laterale Lage ein, weiter nach vorn löst er sich zwischen den Zellen auf. Nach hinten zu ist es mir, wenn ich mich nicht sehr täusche, gelungen, den Nerven durch das untere Ganglion hindurch bis in das Facialisganglion zu verfolgen, so dass damit eine direkte Verbindung zwischen Facialis und Ophthalmicus nachgewiesen sein dürfte.

Über den Abducens habe ich meinen früheren Angaben nichts hinzuzufügen; es ist ein kleiner motorischer Nerv, der nach dem Princip der Arbeitstheilung im Begriff ist, sich aus dem Verbande des Trigeminus zu lösen, um zu einem selbständigen Bewegungsnerven der Augenmuskulatur zu werden. Die feine Wurzel des VI. Hirnnerven

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

läuft der motorischen Trigeminuswurzel immer nahe vorauf (Fig. 6 *VI*), tritt vor und über derselben steil in der Schädelwand empor und nach außen, um hart über dem unteren Trigeminusganglion hinwegzuziehen und alsbald die nächsten Augenmuskeln zu erreichen.

Die Acusticus-Facialis-Gruppe (Fig. 5) besitzt am Gehirn, wie schon Wiedersheim zeigte, drei über einander liegende dorsale Wurzeln, von denen die beiden unteren (*VIII.o.u*) etwas näher zusammengerückt sind und den Acusticus ausmachen, während die obere Wurzel (*VII*) den Facialis bildet. Beide treten in bekannter Weise in die Ohrkapsel ein, wo der Facialis das spinalartige Acusticusganglion durchsetzt, um durch eine Öffnung in der vorderen inneren Ecke der Kapsel auszutreten und das seitliche Horn des Ganglion Gasseri zu bilden, das er in lateraler Richtung wieder verlässt. Der Facialis steht mit dem Trigeminus so wie mit dem Vagus in enger peripherischer Verknüpfung (das Nähere siehe diese).

Einer ausführlicheren Betrachtung bedarf die Vagus-Hypoglossus-Gruppe (Fig. 5), weil sie die komplicirteste von allen ist und auch bisher zu verschiedener Deutung Anlass gegeben hat. Ich glaube dabei an eine im Jahre 1827 in Heusinger's Zeitschrift für org. Phys. erschienene kleine, aber sehr gediegene Arbeit von Born[1] anknüpfen zu müssen, dessen Beobachtungen über die peripherischen Verhältnisse dieser Nervengruppe sich mir in topographischer Hinsicht vollkommen korrekt erwiesen haben. Die späteren Untersuchungen von Schlemm und d'Alton, auf welche sich die neueren Autoren[2] allein beziehen, haben an dieser Stelle mehr verwirrend als fördernd gewirkt und sind erst in einigen Punkten durch Schneider und Wiedersheim korrigirt.

Nach Born gehen aus dem hinter der Ohrblase austretenden Vagusstamme drei Äste hervor. Der oberste (*Lat*) derselben vereinigt sich alsbald mit einem um die Ohrkapsel herumziehenden Aste des Facialis (*VII—X*) und bildet so einen Längsnerven, welcher an den »Querfortsätzen des Knorpelrohres« (— unter Knorpelrohr versteht Born nicht etwa die Chorda, sondern den Spinalkanal, und seine Querfortsätze sind daher, wie sich auch aus den Zeichnungen Born's ergiebt, die oberen Bogen des Achsenskeletts —) zum hinteren Körper zieht. Born nennt diesen Nerven Accessorius, was Schlemm und d'Alton durch Einführung der Bezeichnung Nervus lateralis verbessert haben. Diese Forscher stellen aber in ihren Zeichnungen den Lateralis so dar, dass er den größten Theil der (motorischen) Hypoglossuselemente aufnimmt.

[1] G. Born, Über den inneren Bau der Lamprete (P. marinus).

[2] Nur P. Fürbringer (l. c.) hat Born citirt, selbst aber die Vagus-Gruppe nicht ausführlicher untersucht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Diese Darstellung hat Schneider, dem die Arbeit von Born offenbar nicht vorgelegen hat, berichtigt und ausgeführt, dass der N. lateralis nur Vaguselemente enthält und in seinem ganzen Verlaufe keine motorischen Fasern aufnimmt. Die ursprüngliche Angabe von Born ist dadurch wieder zurecht gestellt. Born hat auch schon damals beobachtet, dass der N. lateralis durch das ganze Thier hindurch geht.

Der mittlere Ast der Vagusgruppe (*Pn*) bildet nach Born ebenfalls einen Längsnerven, den N. vagus (s. str.), welcher in jedem der hinteren sechs Kiemensäcke einen Zweig abgiebt und sich dann in die »Unterleibsorgane« wendet. Schlemm und d'Alton führen für diesen Nerven die bessere Bezeichnung N. pneumogastricus ein, lassen ihn aber fälschlich erst nach einigem Verlauf aus zwei getrennten unteren Ästen des Vagusstammes entstehen.

Den dritten Ast des Vagus, den Glossopharyngeus (Br_1), beschreibt Born als ersten Kiemennerven: »er geht zwischen dem ersten und zweiten Kiemensack in die Tiefe und verbreitet sich daselbst wie der Vagus (d. h. Pneumogastricus) mit seinen Kiemenzweigen«.

Vom Hypoglossus (*XII*), den Born irrthümlich »Glossopharyngeus?« nennt, sagt er, dass er mit drei Wurzeln am verlängerten Mark entspringe, die sich beim Austritt vereinigen, und fährt dann fort: »Gleich bei seinem Austritt schickt er drei kleine Zweige über den Accessorius (N. lateralis) hinweg, von denen die beiden hinteren sich in die Muskeln verlieren, der vordere, stärkere aber einen nach vorn sich umbiegenden Ast abgiebt, der gegen die Nase hingeht. Der Stamm selbst schlägt sich über den Vagus (N. pneumogastricus), geht über den ersten Kiemenmuskel, dem er einige Zweige abgiebt, und endet, sich in mehrere Zweige theilend, vorn und unten in den Muskeln der Zunge.« — Diese Darstellung, die ursprünglich für Petromyzon marinus gilt, ist — so weit ich darüber urtheilen kann — nach Form und Inhalt auch für Petromyzon Planeri mustergültig; sie verdient um so höhere Anerkennung, als sie die schwierige Aufgabe allein durch makroskopische Präparation gelöst hat, und es von allen den späteren Untersuchern keinem, und selbst Johannes Müller nicht, gelungen ist, gleiche Resultate zu erzielen. Ganz verfehlt ist hier die Darstellung von Schlemm und d'Alton, wo das Gros der Hypoglossusfasern in den N. lateralis eintritt, und nur ein kleiner ventraler Ast sich mit einem (sensiblen) Zweige des Vagusstammes zum Zungennerven vereinigt. Ich habe durch Beobachtung kontinuirlicher Schnittreihen von P. Planeri die Verhältnisse bestätigen können, die Born bei P. marinus gefunden hat, ein neuer Beweis dafür, dass wesentliche Unterschiede zwischen beiden (und auch P. fluviatilis) im centralen Nervensystem nicht bestehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es bleibt somit meiner Untersuchung nur noch vorbehalten, die einzelnen peripherischen Nerven der Vagus-Hypoglossus-Gruppe bis zum Gehirn zu verfolgen und speciell die etwas komplicirte Verknüpfung der Nerven in der Region der spinalartigen Ganglien klar zu legen.

1) Nervus vagus. Die zahlreichen (bis zu acht, selbst neun?) Wurzeln des Vagus liegen an der Durchbruchsstelle nahe bei einander, doch heben sich dabei, wie schon im Spinalkanal, zwei Gruppen durch besonders enge Verknüpfung der einzelnen Wurzeln von einander ab: eine kleinere vordere — sie umfasst die im Ursprungsgebiete des Acusticus entstehenden Acusticus-Vaguswurzeln —, und eine etwas größere hintere mit der Summe der dem oberen lateralen Ganglion (Langerhans) entspringenden hinteren Vaguswurzeln.

a) Ramus branchialis I. oder Glossopharyngeus. Die kleinere vordere Gruppe der Vaguswurzeln ist von Anfang an enger geschlossen und erscheint daher einheitlicher als die hintere, in welcher man nicht selten selbst noch in der Wand des Spinalkanals die einzelnen Wurzeln unterscheiden kann, die durch dünne Bindegewebslagen isolirt sind. Die ganze vordere Gruppe, die auch als vorderste hinter der Ohrkapsel aus dem Schädel tritt, erhält alsbald eine geschlossene Nervenscheide und erfährt durch massenhafte peripherische Einlagerung von Ganglienzellen eine beträchtliche spinalganglienartige Verdickung, die seitlich allmählich in den peripherischen Nerven übergeht. Dieser Nerv, der also die Acusticus-Vaguselemente in sich aufnimmt, ist der erste Branchialnerv (Fig. 5 Br_1). So weit ich ihn verfolgen kann — er wendet sich alsbald schräg nach hinten zur Seite — enthält er in seinem Verlauf eingelagerte große Ganglienzellen. In geringer Entfernung von der Schädelwand erhebt sich aus ihm ein kleines Faserbündel (Fig. 5 *a*), welches alsbald seitlich in den quer darüber hinziehenden Hypoglossus einmündet und sich mit den Fasern dieses Nerven vermischt.

b) Ramus lateralis n. vagi. In der hinteren, von Anfang an weniger geschlossenen Gruppe der Vaguswurzeln vollzieht sich gleich nach dem Austritt eine Sonderung, indem sich die auf den Branchialis I. folgenden Wurzeln nach hinten und oben emporheben, während die hintersten Vaguswurzeln nach hinten und unten weiter ziehen.

An der Trennungsstelle (wo der Branchialis I. bereits vollständig isolirt ist) finden sich in beiden Hälften einzelne Ganglienzellen eingelagert. Diese nehmen nur in dem mittleren Aste bedeutend zu, so dass sich derselbe an seiner Basis und hart an der Schädelwand zu einem ansehnlichen spinalartigen Ganglion (Fig. 1 und 2 *G.X.l*) entwickelt. Dasselbe hat eine dreizipflige Gestalt: es ist die kleine dreiseitige platte An-

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwellung, die Schlemm und d'Alton erwähnen. Durch den nach oben gerichteten Zipfel mündet in dieses Ganglion von vorn her ein Facialisast (Fig. 1, 5 *VII—X*)[1], wie es Born zuerst beschrieb. Derselbe spaltet sich beim Eintritt in zwei Portionen, von denen die eine im oberen Rande des Ganglion, ohne sich aufzulösen, nach hinten weiter zieht und direkt in den N. lateralis übergeht, während die andere unterhalb der lateralen Oberfläche sich im Ganglion nach unten schlägt und unter beständigem Abspalten von Fasern — wenn das Bild nicht täuscht — selbst bis in den entstehenden Pneumogastricus vordringt (Fig. 1).

Jedenfalls ist dieser letztere an der Stelle, wo er sich von der Lateraliswurzel abspaltet, mit dem Vagusganglion direkt durch feine Faserzüge verknüpft, außerdem findet aber auch noch zwischen beiden eine Auswechslung peripherischer Fortsätze von Ganglienzellen statt, denn man kann beobachten, dass von den wenigen Zellen, welche der Pneumogastricus hier besitzt, Ausläufer nach oben vordringen, während umgekehrt auch vom Vagusganglion aus Zellfortsätze in den Bereich des Pneumogastricus eintauchen. — Die Angabe von Schneider, wonach der Facialisast in keine Verbindung mit dem Vagusganglion tritt, sondern sich nur »mit den rückwärts laufenden Ästen desselben vereinigt«, wird hierdurch in so fern bestätigt, als — mit der obigen Einschränkung — der Facialisast thatsächlich sowohl in den N. lateralis wie in den N. pneumogastricus übergeht; andererseits steht es aber auch fest, dass der Facialis in das Ganglion selbst eindringt und innerhalb der bindegewebigen Scheide desselben weiter zieht. Eine direkte Verbindung der Fasern mit Zellen im Ganglion habe ich jedoch nicht beobachtet.

Aus dem hinteren Zipfel des spinalartigen Vagusganglions geht als ein Mischling von Facialis- und Vaguselementen der Nervus lateralis (*Lat*) hervor, welcher, wie Schneider ausführt, »nach innen von der Muskulatur dorsalwärts von den Spinalnerven bis an das Hinterende des Körpers verläuft. Diese Lage des Lateralis ist die gewöhnliche, doch scheint dieselbe nicht unwesentlichen Schwankungen zu unterliegen. Bei dem Thier, welches mir zum Modell gedient hat, nahm der Seitennerv, so weit ich ihn verfolgen konnte (etwa bis zum fünften Spinalnerven), eine ganz andere Lage ein. Im Bereich des zweiten Spinal-

[1] Dass der Facialis rein sensibel ist, hat. P. Fürbringer zuerst angegeben. Ich habe dies a. a. O. nicht noch einmal ausdrücklich bestätigt, doch geht es ja deutlich genug aus der Darstellung (p. 269) hervor. Joh. Müller hatte den Ursprung des Nerven richtig angegeben, ihn aber auf Taf. III, Fig. 3 und 4 nicht mit »*VII*«, sondern mit *VI* bezeichnet, wesshalb man leicht mit Wiedersheim glauben kann, J. Müller habe den Abducens darunter verstanden. Dass dem jedoch nicht so ist zeigt schon die Figurenbeschreibung, wo hinter der Zahl *VI* der Name Facialis richtig steht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nerven hatten die Laterales ihre normale Lage inne; dann aber drang der ganze rechtsseitige Nerv durch das zweite Ligamentum intermusculare neben der Mediane dorsalwärts empor bis in das subcutane Bindegewebe und zog hier dicht unter dem Integument, das er ein wenig aufgetrieben hatte (Fig. 4), nach hinten weiter, indem er sich gleichzeitig etwas seitwärts verschob. Fast zu gleicher Zeit trat auch der linke Seitennerv in das zweite Ligament und erhob sich in demselben, ohne jedoch die Subcutanschicht ganz zu erreichen (Fig. 3). Nachdem er so in dem nach hinten zu divergirenden Ligament um die Breite eines Muskelkästchens aus seiner ursprünglichen Lage verdrängt war, durchbrach er die nächst innere Muskellage schräg nach hinten und unten und gelangte so wieder an seinen normalen Ort. Dieselbe Verschiebung wurde gleich darauf von Neuem eingeleitet, der Nerv stieg wieder in dem nunmehr zweiten Ligament neben der Mediane empor und wurde dadurch abermals seitlich abgelenkt. Diese Ablenkungen werden in ihrer Art offenbar rein mechanich durch die Stellung und Richtung der Ligamenta intermuscularia bedingt, sie bedeuten zunächst, wie es scheint, nichts als eine geringe Verlängerung des Nerven; doch wollte ich sie nicht verschweigen, weil sie vielleicht für spätere vergleichend-anatomische Betrachtungen eine Bedeutung erlangen können und weil sie als ein ferneres Beispiel asymmetrischer und individueller Variabilität der Petromyzonten immerhin von einigem Interesse sind.

c) Ramus pneumogastricus n. vagi (Fig. 1—5 *Pn*). Die Verknüpfung der hintersten Vaguswurzeln, die diesen Nerven bilden, mit dem spinalartigen Ganglion des Ramus lateralis haben wir oben näher kennen gelernt. Unter dem genannten Ganglion wendet sich der Nerv nach hinten um und verläuft nun über den Querfortsätzen der Chorda nach außen von der Vertebralvene in den hinteren Körpertheil. Der Nerv ist Anfangs noch stärker als der Lateralis und enthält im Gegensatz zu diesem, wie Schneider bereits angegeben hat, in seinem ganzen Verlauf einzelne Ganglienzellen eingelagert. Wie er sich in den Kiemen verbreitet, hat Born näher ausgeführt. Demselben Forscher ist es auch gelungen, folgende besonders wichtige und bisher nirgends wieder erwähnte Beobachtung zu machen: »Die Rückenmarksnerven treten unmittelbar unter dem Accessorius (d. h. Lateralis) aus dem Knorpelrohr hervor und begleiten die von den Querfortsätzen abgehenden sehnigen Verlängerungen (Lig. interm.), verbreiten sich in die Schwimm- und äußeren Kiemenmuskeln und schicken, durch letztere hindurchgehend, Zweige in die Tiefe, die sich mit dem Vagus (d. h. Pneumogastricus) verbinden, wodurch dieser etwas anzuschwellen scheint, vielleicht Sympathicus (?).« — Ich habe diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mittheilung bis jetzt nicht kontrolliren können, da meine Präparate den Kiemenapparat nicht mit umfassen, doch ist, da sich die übrigen Angaben dieses Autors so glänzend bestätigt haben, an der Richtigkeit der Beobachtung gar nicht zu zweifeln, zumal auch Joh. Müller den Ram. intestin. n. vagi der Petromyzonten als ein Äquivalent des Sympathicus der höheren Thiere ansieht. Wir dürfen somit annehmen, dass bei den Petromyzonten thatsächlich eine dem Sympathicus der höheren Thiere analoge peripherische Verbindung der Spinalnervenbahnen (wenigstens der vorderen) mit dem Gehirn mittels des Ramus pneumogastricus hergestellt ist, und dass sich an der Übergangsstelle gangliöse Anschwellungen befinden.

2) Nervus hypoglossus. Die (motorischen) Wurzeln dieses Nerven vereinigen sich beim Durchbruch aus dem Schädel zu einem starken Stamme, welcher gleich hinter dem Vagusganglion, aber gänzlich von diesem getrennt, zwischen Lateralis und Pneumogastricus zur Seite zieht, über den ersten Branchialnerven hinweg sich nach vorn wendet und so seiner peripherischen Verbreitung entgegen geht, nachdem er zuvor seine sensible Nervenbahn (Fig. 5 *a*) aus dem I. Branchialnerven in sich aufgenommen hat. Gleich nach dem Durchbruch und bevor die Mischung mit sensiblen Elementen eingetreten ist, sendet der Nerv nach oben einen kleinen Ast (Fig. 5 *XII.r.d*) aus, welcher sich, wie mir scheint, sogleich in drei Zweige spaltet (die drei dorsalen Äste, die Born anführt). Diese Zweige ziehen nahe bei einander lateralwärts dicht um das Ganglion vagi empor (Fig. 2 *XII.r.d*), so dass sie den entstehenden Lateralis von außen her gegen die Schädelwand zu drücken scheinen. Die beiden hinteren kleinen Zweige verbreiten sich sofort in den nächsten Rückenmuskeln, während der etwas stärkere vordere über dem oberen Rande der Ohrkapsel neben dem Schädel ein Stück nach vorn zieht und so allmählich seine Fasern in die Rückenmuskeln abgiebt.

Fassen wir der Übersicht wegen noch einmal kurz die Verhältnisse der Vagus-Hypoglossus-Gruppe (Fig. 5) ins Auge, so entstehen aus sämmtlichen sensiblen und motorischen Wurzeln zusammen vier große peripherische Nervenstämme, von denen drei rein sensibel, einer motorisch, resp. gemischt ist.

Der erste sensible ist der Branchialis I. (Glossopharyngeus). Er enthält die vordersten aus dem Acusticus-Ursprungsgebiet herkommenden Vaguswurzeln und besitzt zahlreiche eingelagerte Ganglienzellen. Ohne Verbindung mit dem Lateralis-Ganglion sendet er einen Zweig in den motorischen Hypoglossus.

Der zweite Ast des Vagus bildet den N. lateralis, in welchem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich die mittlere Portion der Vaguswurzeln durch ein spinalartiges Ganglion mit einem rücklaufenden Ast des (sensiblen) Facialis vereinigen. Keine Ganglienzellen im weiteren Verlauf.

Der dritte sensible Ast des Vagus ist der Pneumogastricus. Er umfasst die hinteren Vaguswurzeln, steht mit dem Lateralis durch das Ganglion desselben in direkter Verbindung und führt einzelne Ganglienzellen. Verbindung mit den Spinalnerven nach Art des Sympathicus.

Der Hypoglossus sendet erst einige kleine rein motorische Zweige nach oben, dann nimmt er ohne Berührung mit dem Lateralisganglion einen sensiblen Faserstrang aus dem ersten Branchialnerven in sich auf.

Überblicken wir zum Schluss die spinalartigen Hirnnerven in ihrer Gesammtheit, so kommen wir zu einem neuen, wichtigen Resultate, dass nämlich alle peripherischen sensiblen Bahnen dieser Nerven mit dem centralen Ursprungsgebiete des Acusticus in direkter oder indirekter Verbindung stehen, und dass wir demnach in dem vordersten dorsalen Abschnitte der Medulla oblongata, welcher zur Seite der größten Ausweitung der Fossa rhomboidalis liegt, das eigentliche Centrum aller dieser Nerven zu suchen haben. Für die rein motorischen Nerven *III* und *IV* besteht keine peripherische Verbindung mit dem Centrum, doch ist hier, wie ich a. a. O. gezeigt habe, eine centrale Verknüpfung mit dem Acusticusgebiet wahrscheinlich, nämlich für den Oculomotorius durch den Tractus oculomotorius (Langerhans), den ich Acusticus-Haubenbahn genannt habe, und für den Trochlearis durch das a. a. O. p. 270 erwähnte kleine Faserbündel, welches, aus dem Acusticusgebiet kommend, in das Ursprungsganglion des Nerven eindringt. Die Trigeminus-Gruppe ist central direkt durch den Kern der aufsteigenden Wurzel (a. a. O. p. 255, 256), peripherisch durch den Facialis und sein Ganglion mit dem Centralgebiete verknüpft. In der Vagus-Gruppe entspringt der Ramus branchialis I. direkt im Centralgebiet; Lateralis und Pneumogastricus sind durch den Facialisast peripherisch mit ihm verbunden, und der gemischte Nervus *XII* bezieht seine sensiblen Fasern direkt aus dem Branchialis I. Endlich sind auch die Spinalnerven durch die sympathische Verbindung mit dem Pneumogastricus in peripherischer Kommunikation mit dem Centrum.

Diesen Thatsachen entspricht auch in jeder Beziehung der feinere anatomische Bau des Centralgebietes, in welchem sich die verschiedenartigsten Elemente aus allen Theilen des Gehirns und Rückenmarks zu-

©Naturwissenschaftlich-Medizinischer Verein in Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

sammenfinden, um in ihm, im Gegensatz zu den anderen nach dem Typus des Rückenmarks gebauten Regionen der Oblongata, einen zwar wenig geordneten und geformten, aber doch mannigfachst differenzirten cerebralen Hirntheil zu schaffen (das Nähere hierüber vgl. a. a. O. p. 255, 260 ff.). Da im Gehirn Faserverbindungen zwischen der acustischen Centralregion der spinalartigen Nerven und dem Vorderhirn so gut wie gar nicht vorhanden sind, so ist von den höheren Wirbelthieren her der bekannte Analogieschluss berechtigt, dass die Funktionen dieser Nerven größtentheils auf Reflexbewegungen beruhen, und dass umgekehrt willkürliche, bewusste Thätigkeiten bei den Petromyzonten jedenfalls nur in sehr beschränktem Maße stattfinden können.

Göttingen, 24. December 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Fig. 1 und 2. Querschnitte durch den hinteren Theil der Medulla oblongata eines mit Osmiumsäure behandelten Gehirns. Zur Demonstration des Ursprunges der Vagusäste aus dem spinalartigen Vagusganglion. Vergr. 1 : 55.

Fig. 3 und 4. Querschnitte durch den vordersten Theil des Rückenmarks, um die Lage des Pneumogastricus und die Verschiebungen der Laterales zu zeigen.

Fig. 5. Schematische Darstellung des Ursprunges und der Verknüpfung der hinteren Hirnnerven in der Region der Spinalganglien.

Fig. 6. Dasselbe für die Familie des Trigeminus.

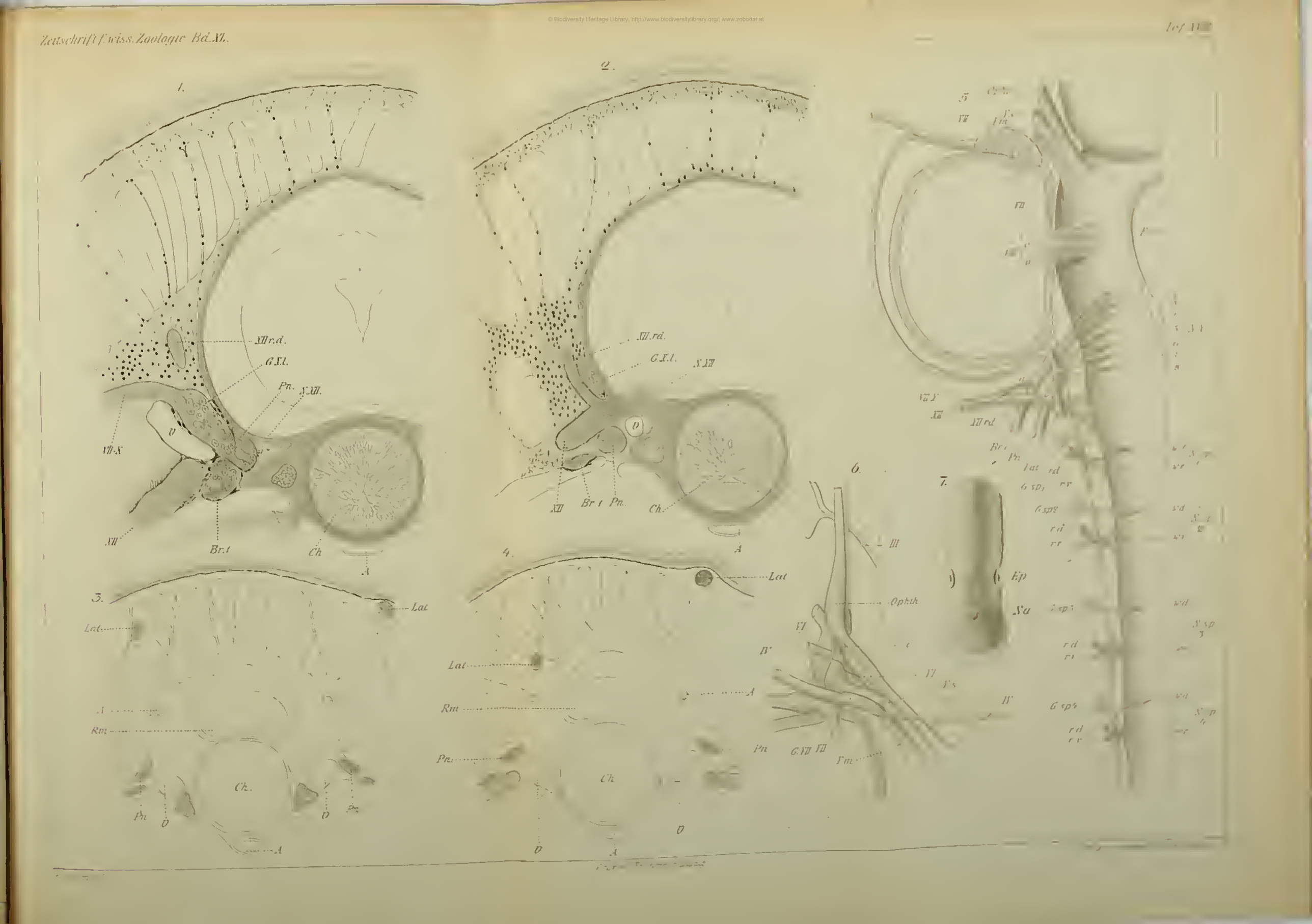
Fig. 7. Vorderkopf von Petromyzon Planeri vom Rücken gesehen. Vergr. 2.

Dabei bedeuten durchweg:

A, arterielles Gefäß;
a, sensible Bahn des Hypoglossus aus dem ersten Branchialnerven;
c, ein feiner Nervenfaden, der den Ophthalmicus mit dem unteren Knoten des Ganglion Gasseri und vielleicht auch mit dem dahinter liegenden Facialisganglion verbindet;
Br_1, erster Branchialnerv, Glossopharyngeus;
Ep, Stelle der Epiphyse;
G.V, ventraler Theil des Ganglion Gasseri;
G.VII, spinalartiges Facialisganglion;
G.X.l, spinalartiges Vagus-Lateralisganglion;
$G.sp_1$, $G.sp_2$ etc., Spinalganglion;
Lat, Ramus lateralis nervi vagi;
Na, Nase;
N.X, Vaguswurzeln;

N.XII, Hypoglossuswurzeln;
N.sp, Spinalnerv: *w.d*, dorsale Wurzel, *r.v*, ventraler Ast etc.;
Ophth, Ramus ophthalmicus nervi V;
Pn, Ramus pneumogastricus n. vagi;
Rm, Rückenmark;
v, Venen;
III, Oculomotorius;
IV, Trochlearis;
V.s, untere sensible } Trigeminuswurzel;
V.m, motorische } Trigeminuswurzel;
VI, Nervus abducens;
VII, N. facialis, *VII—X*, rücklaufender Facialisast;
VIII, Acusticus;
XII, Hypoglossus, *XII.r.d*, dorsale, rein motorische Äste desselben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Ahlborn Friedrich

Artikel/Article: über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon. 286-308