

## Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers.

Von

Dr. Fr. Ahlborn zu Göttingen.

---

Seit den Zeiten GOETHE'S und OKEN'S bildet die morphologische Bedeutung des Wirbelthierschädels eine der anziehendsten Fragen unserer Wissenschaft. Es ist bekannt, dass jene erste Wirbeltheorie des Schädels, die durch ihren großen Urheber so berühmt geworden ist, zunächst nur auf rein äußerliche Ähnlichkeit gewisser Theile des Säugerschädels mit den Wirbelknochen des Rückgrats gegründet war. Aber wie sehr man auch in der Zeit darauf bemüht war, im Einzelnen die Übereinstimmung der »Schädelwirbel« mit denen der Wirbelsäule anatomisch nachzuweisen und die Theorie eingehender auszuführen und durchzubilden, so konnte es nicht ausbleiben, dass die exakte Forschung schwerwiegende Einwände gegen die »Wirbeltheorie« zur Geltung brachte. Nachdem zuerst HUXLEY (*Elements of Comp. Anatomy*) seine Bedenken gegen diese Theorie ausgesprochen hatte, die sich über ein halbes Jahrhundert allgemeiner Anerkennung erfreute, wurde dieselbe alsbald durch die glänzende Segmentaltheorie GEGENBAUR'S in Schatten gestellt und nach kurzer Übergangszeit gänzlich verdrängt.

GEGENBAUR hob hervor, dass — dem damaligen Stande der Entwicklungsgeschichte entsprechend — kein Zustand irgend eines Schädels bekannt sei, in welchem derselbe aus einzelnen Wirbeln zusammengesetzt wäre, und dass gerade die frühesten Entwicklungsstadien des Schädels, in denen man, jener Theorie zufolge, eine wenn auch nur andeutungsweise bestehende Gliederung in Wirbelabschnitte erwarten müsse, den Schädel nur als ein Continuum zeigen. Erst mit dem Auftreten knöcherner Theile trete jene Art der Gliederung ein, die mit der Gliederung des Rückgrates in Wirbel verglichen werden könnte. Es sei daher ein sekundärer Vorgang, in welchem sich die sog. Schädelwirbel absondern, indess an der Wirbelsäule die Gliederung den pri-

mären knorpeligen Zustand betreffe. In der Thatsache des »zu allen Zeiten kontinuierlichen Primordialcraniums«, so wie in dem Umstande, dass man zum Ausbaue der »Wirbeltheorie« auch bloße Deckknochen in die Bildung einzelner »Wirbel« eingehen lassen müsse, erblickte GEGENBAUR mit Recht Zeugnisse für die Fehlerhaftigkeit derselben. Die geistreiche Grundidee jener Theorie, dass der Schädel ursprünglich aus einer bestimmten Anzahl von Rückenwirbeln hervorgegangen sei, wurde natürlich durch alle diese Einwürfe nicht berührt; es kam jetzt aber darauf an, sie in eine Form zu bringen, welche möglichst vollständig mit dem bekannt gewordenen morphologischen Verhalten des gesammten Kopfabschnittes im Einklang stand.

GEGENBAUR hat diese Aufgabe auf vergleichend-anatomischem Wege zu lösen versucht, indem er von dem Gedanken ausging, dass sich die wahre Anzahl der den Wirbeln entsprechenden Kopfsegmente aus den Metamerien der übrigen Organgruppen des Kopfes, speciell der Hirnnerven und der Respirationsorgane ermitteln lassen müsse.

Das Schlussverfahren GEGENBAUR's war hierbei folgendes: da im Bereich des Rumpfes allgemein eine derartige Leibessegmentirung besteht, dass je ein Wirbel mit einem Muskelsegment (resp. einer Rippe) und einem Spinalnervenpaar zusammengehört, so muss es nach jener Grundidee auch möglich sein, die Anzahl der Schädelsegmente zu ermitteln, wenn es gelingt, die Hirnnerven nach Art der Spinalnerven in metamere Paare zu zerlegen, oder andererseits — da es wirkliche Schädelwirbel nicht giebt — die den Muskelsegmenten resp. Rippen entsprechenden Bildungen des Kopfes zu erkennen. Beide Möglichkeiten waren in gleicher Weise zu berücksichtigen, und wenn beide zu übereinstimmenden Resultaten führten, war das Problem am besten gelöst. Thatsächlich ergab aber die praktische Durchführung, dass die von der Theorie geforderte Übereinstimmung nur innerhalb gewisser Grenzen zu erzielen war, und es ließ sich eine bestimmte Zahl der Kopfsegmente nicht angeben.

Der große Vorzug der Segmenttheorie GEGENBAUR's beruht offenbar darin, dass sie nicht ausschließlich auf die im Allgemeinen sekundären osteologischen Verhältnisse des Schädels gestützt ist, wie die alte Wirbeltheorie, sondern dass sie die schon frühzeitig auftretende Metamerie der Nerven und der Respirationsorgane zur Grundlage hat. Aber in diesem Vorzuge liegt auch zugleich ihre schwache Seite, und diese besteht in der nicht bewiesenen Annahme, dass die Metamerie der Hirnnerven und die Metamerie des Visceralskelettes dieselbe Segmentirung des Körpers zum Ausdruck brächten, wie im Rumpfe die Spinalnerven und die Rippen.

Die in der vorausgehenden Untersuchung über die Hirnnerven von *Petromyzon* mehrfach erwähnte Arbeit von R. WIEDERSHEIM war mir die erste Veranlassung, der Frage über die Bedeutung der Kopfmetamerien näher zu treten. Dabei war ich auf Grund des Verhaltens von *Petromyzon* zu einer Reihe interessanter Resultate gekommen, die mir zum Theil den Voraussetzungen der GEGENBAUR'schen Theorie zu widersprechen schienen, und andererseits den direkten anatomischen Nachweis einiger Schädelsegmente gestatten. So kam ich denn nach einer überaus anregenden Besprechung des Gegenstandes mit Herrn Professor EHLERS — dem ich auch hierfür wieder zu großem Danke verpflichtet bin — zu dem Entschluss, einmal unabhängig vorzugehen und zu untersuchen, 1) wie groß die Zahl der am Kopfe wirklich nachgewiesenen Segmente ist, und 2) wie weit die Voraussetzungen jener Theorie mit den seit ihrer Entstehung gemachten Erfahrungen bestätigt werden.

Die Hypothese GEGENBAUR's war dazu bestimmt, den Mangel eines entwicklungsgeschichtlichen Nachweises echter Urwirbel, d. h. primärer Metameren des Kopfmesoblasts zu ersetzen. Nach den übereinstimmenden Angaben der Embryologen stand es damals außer Zweifel, dass die ursprüngliche Segmentirung des dorsalen Mesoderms nur im Bereich des Rumpfes vorhanden sei, und dass diese Bildung in der Halsregion des Embryo beginnend allmählich gegen das hintere Körperende vorschreite. Im Kopfe sollte diese Mesomerie zu keiner Zeit vorhanden sein.

Sehr bedeutungsvoll waren daher die Angaben, welche in der Folgezeit das Vorhandensein ursprünglicher Mesomerien des Kopfes bestätigten. GÖRTE gebührt das Verdienst, in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke zuerst den Nachweis »echter Urwirbel des Kopfes« geführt zu haben. Dort heißt es auf p. 202 ff. etwa so: »Die wichtige Gliederung der mesodermalen Segmentplatten in die Segmente (Urwirbel) beginnt zur Zeit, wann die Cerebromedullarfurche im Kopfe entwickelt ist, in der Gegend des Hinterkopfes; von dort aus setzt sich die Theilung nach beiden Körperenden fort, erreicht aber das Kopfsende früher, als die Nähe des Schwanzendes. Die vier vordersten Segmente bestimmen die Ausdehnung und die Grenzen des Kopfes. Die drei hinteren Kopfsegmente liegen an jenem Abschnitt der Wirbelsaite, welcher als eine auch in der Richtung ununterbrochene Fortsetzung ihres Rumpfabschnittes die hintere Kopfhälfte bis zur Umbiegungsstelle durchzieht. Die vordere Kopfhälfte enthält das erste Segmentenpaar, welches ebenfalls als Fortsetzung der dorsalen Segmentbildung angesehen werden kann, da die Chorda mit einem vordersten stark verschmälerten und später vollkommen rudi-

mentären Ende, zur Zeit der ersten Embryonalperioden in der vorderen Kopfhälfte vorhanden ist.«

Bei *Petromyzon* gelangte ich selbst auf rein anatomischem Wege zu einem Resultate, welches wenigstens zum Theil mit diesem entwicklungsgeschichtlichen Befunde der Batrachier übereinstimmte. Den Anknüpfungspunkt bot mir eine Angabe von SCHNEIDER<sup>1</sup> über den Ausbreitungsbereich der vordersten Spinalnerven. Danach versorgt bei *Petromyzon* der erste Spinalnerv zwei Muskelsegmente, nämlich das vierte und fünfte; der zweite Spinalnerv geht an das sechste, nebenbei aber auch an das vorbergehende, fünfte, vielleicht auch noch an ein weiteres Myocomma, und erst der dritte Spinalnerv verbreitet sich, wie alle folgenden, nur über ein einziges Segment. Während also im ganzen hinteren Abschnitte des Rumpfes jedes Neuromer einem einzigen Segment der Leibeswand entspricht, finden wir bei den Neunaugen die bedeutungsvolle Ausnahme, dass die ersten beiden Spinalnerven nicht mit zwei, sondern mit drei Mesomeren korrespondiren, und dass speciell das erste Neuromer annähernd zwei Mesomeren entspricht, nämlich dem vierten und fünften.

Diese Thatsache führt nach verschiedenen Seiten hin zu sehr interessanten Schlüssen, von denen ich jedoch an dieser Stelle nur die folgenden erwähnen möchte. Zunächst geht daraus hervor, dass die ersten drei Myocommata nicht mehr von einem Spinalnerven, sondern nothwendig von einem Hirnnerven innervirt werden. In der That zeigt sich — was schon BORN (1826) beobachtete —, dass der noch unvermischt motorische Hypoglossus gleich nach seinem Austritt aus dem Spinalkanal drei (vgl. p. 305) kleine, den Ramis dorsal. der Spinalnerven entsprechende Nerven abzweigt, die sich in der dorsalen Muskulatur der drei vordersten Myomeren verbreiten. Die letzteren stimmen aber nach ihrer morphologischen Beschaffenheit vollständig mit den dahinter liegenden Rumpfmymomeren überein, und wir sind daher berechtigt, in ihnen den Ausdruck einer typischen Mesomerie zu erblicken. Am Hinterkopfe der *Petromyzonten* sind also Theile von drei echten Mesodermsegmenten dauernd erhalten<sup>2</sup>.

Das eigenartige Verhalten des ersten Spinalnerven von *Petromy-*

<sup>1</sup> Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879.

<sup>2</sup> Ich habe nicht feststellen können, ob die vorderen dorsalen Kopfmuskeln von *Petromyzon*, die anscheinend ebenfalls eine segmentale Struktur besitzen, den hinteren Myomeren homodynam sind, hierüber wird wahrscheinlich erst ein entwicklungsgeschichtlich begründetes Urtheil entscheiden können.

zon gestattet uns ferner, einen bedeutungsvollen Schluss nach den Amphibien hinüber zu ziehen. Von den Anuren heißt es nämlich, dass bei ihnen »der erste Spinalnerv fehlt«, oder dass der erste Halswirbel keinen Nerven hat. WIEDERSHEIM bezeichnet daher (Vergl. Anat. p. 327) mit FÜRBRINGER den vordersten Spinalnerven dieser Thiere als den zweiten der Reihe. Auch entwicklungsgeschichtlich steht fest (GÖTTE), »dass das erste Segment des Rumpfes keine Nervenanlage entwickelt. Nach dem oben angegebenen ganz analogen Befunde von Petromyzon können wir nun mit Sicherheit annehmen, dass der vorderste Spinalnerv der Anuren ursprünglich zwei Körpersegmente innervirt hat, und zwar nicht nur das Segment, in welchem er austritt, sondern auch das davorliegende Segment des ersten Halswirbels (denn der dritte Wirbel hat ja seinen eigenen Nerven). Danach sind also die ersten Spinalnerven der Petromyzonten und anuren Amphibien vollständig homolog, und der erste Halswirbel der Amphibien entspricht dem vierten Myocomma der Petromyzonten. Wenn aber dieses der Fall ist — und es liegt kein Grund vor daran zu zweifeln —, so müssen die drei ersten Myomeren von Petromyzon, die wir bereits als typische Kopfsegmente erkannt haben, den drei hinteren Schädelsegmenten der Anuren homolog sein, die GÖTTE nachgewiesen und als hintere Kopfhälfte zusammengefasst hat. Diese auffallende Übereinstimmung dokumentirt von Neuem die nahe systematische Verwandtschaft beider Thiergruppen, die ja auch sonst schon durch eine große Reihe charakteristischer Merkmale mit einander verbunden sind.

Hiernach liegt es nahe, den Vergleich des Kopfes von Petromyzon mit dem der Anuren weiter durchzuführen, zumal wir durch GÖTTE die Entwicklung des letzteren näher kennen gelernt haben. Natürlich kann sich dieser Vergleich hier nur auf die Segmentirung beziehen.

Bei Petromyzon liegt der weit größte Theil des Kopfes vor jenen drei hinteren Segmenten, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Entwicklungsgeschichte noch eine größere Zahl typischer Segmente nachweisen wird.

Bei den Amphibien dagegen ist wenigstens in den ersten Embryonalperioden dieser Theil nicht auffallend länger, als eins der hinteren Kopfsegmente. Aus diesem Grunde offenbar nimmt GÖTTE mit Bestimmtheit an, dass die vordere Kopfhälfte nur einem einzigen Körpersegment homolog sei; jedenfalls hat er auch thatsächlich nichts beobachtet, was auf eine weitere Gliederung hindeuten könnte. Dem ungeachtet kann ich seiner Deutung der vorderen Kopfhälfte als ein Segment nicht zustimmen; vielmehr glaube ich, dass wir es hier einstweilen mit einem

kryptomeren Segmentkomplex zu thun haben. Der Grund der äußerlichen Ähnlichkeit der vorderen Kopfhälfte mit einem hinteren Segmente scheint mir noch kein Beweis für die Homologie zu sein; denn wir müssen schon nach dem Verhalten von *Amphioxus* annehmen, dass die vorderen Körpersegmente in ähnlicher Weise wie die des Schwanzes kleiner werden. Außerdem ist es mindestens sehr unwahrscheinlich, dass ein Körperabschnitt, welcher den weit größten Theil des Gehirns, die Augen und das Geruchsorgan, ferner den ganzen Kieferapparat mit der Mundbucht so wie die mittleren Gesichtstheile enthielte, nur einem einzigen Körpersegment homodynam sein sollte. Für mich waren diese Gründe entscheidend, bevor ich wusste, dass es inzwischen gelungen war, bei den Haifischen das ganze Kopfmesoderm in eine größere Zahl primärer Segmente zu zerlegen, und ich halte die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, dass es nicht nur bei *Petromyzon*, sondern auch bei den Amphibien einer erneuten Forschung gelingen wird, weitere »echte Urwirbel des Kopfes« nachzuweisen.

Nach GÖTTE hat BALFOUR (Monogr. of Elasmobr. Fishes. p. 211 ff.) das Problem der Schädelsegmentirung an den Selachiern entwicklungs-geschichtlich zu lösen versucht. Er behandelt die Frage ganz im Sinne der GEGENBAUR'schen Theorie, indem er die Zahl der Kopfsegmente aus der Zahl und Lage der Hirnnerven so wie der Kiemenbogen zu erschließen sucht; andererseits hat er jedoch durch die bedeutungsvolle Entdeckung der Kopfhöhlen (Head-Cavities) den Weg für die definitive Entscheidung des Gegenstandes geebnet. BALFOUR zeigte, dass sich das Mesoderm im Kopfe, gerade so wie im Rumpfe, in eine Somatopleura und Splanchnopleura spaltet, und dass dadurch jederseits ein Hohlraum entsteht, welcher mit der primären Leibeshöhle des Rumpfes kommuniziert, und als direkte Fortsetzung derselben anzusehen ist. Es besteht jedoch nach BALFOUR ein wesentlicher Unterschied zwischen den Kopfhöhlen und der primären Leibeshöhle des Rumpfes. Die letztere erscheint schon sehr früh in ihrem dorsalen Abschnitt durch die primäre Körpersegmentirung in hinter einander liegende kammerartige Abschnitte getheilt, deren Hohlräume als Höhlen der Urwirbel ventralwärts offen sind und in die große gemeinsame Höhle des anstoßenden primär unsegmentirten Mesoderms (sekundäre Leibeshöhle) einmünden. Im Kopfe fehlt dagegen der dorsale, primär segmentirte Theil des Mesoderms (Urwirbelplatte, Segmentplatte a. A.), und die Kopfhöhle wird nur durch die primär unsegmentirten sog. Seitenplatten des Mittelblattes gebildet. Durch das Auftreten der vom Darm ausgehenden Kiemenspalten wird die Kopfhöhle in eine entsprechende Reihe metamer angeordneter Abtheilungen zerlegt, die

sekundären Kopfhöhlen<sup>1</sup>, aus denen sich im Wesentlichen die Bogen des Visceralskelettes entwickeln. Eine andere Metamerenbildung des Kopfes, besonders eine solche, die mit der Segmentirung des Rumpfes von vorn herein übereinstimmte, hat BALFOUR nicht beobachtet und er ist daher der Ansicht, dass jene visceralen Kopfhöhlen als Äquivalente der Muskelplatten anzusehen wären. Bis hierher stehen die Angaben BALFOUR's vollkommen mit der GEGENBAUR'schen Theorie im Einklang, denn sie scheinen zu bestätigen, dass die Metamerie der Kiemenorgane, die wir kurz als Branchiomerie bezeichnen, mit der Körpersegmentirung übereinstimme. Am Schluss seines Artikels »Mesoblast of the Head« macht BALFOUR jedoch die bedeutsame Bemerkung, dass am hinteren Theile des Kopfes eine scheinbare Ausnahme von jener Metamerie bestehe, indem hier zu einer bestimmten Zeit drei bis vier Muskelsegmente (longitudinale Muskeln) gebildet würden, von denen er nicht sagen könne, ob sie wirklich zum Kopfe gehörten, oder ob sie als Myomeren des Rumpfes sich bis zu einem gewissen Grade über den hinteren Kopftheil vorgeschoben (overlapped) hätten. Wir können nach dem oben besprochenen Verhalten von Petromyzon und den Amphibien schon jetzt vermuthen, dass diese Muskelsegmente des hinteren Haifischkopfes wirklich der Ausdruck einer echten Mesomerie des Kopfes sind, und dass sie den ersten drei Myomeren von Petromyzon, also den drei hinteren Schädelsegmenten (Urwirbeln) entsprechen. Weiter unten werden wir sehen, wie weit sich die Vermuthung bestätigt. BALFOUR's eigene Untersuchungen haben den Beweis nicht geliefert, dass die sekundären Kopfhöhlen resp. Kiemenbogen den primären Mesodermsegmenten homodynam sind, daher kann denn auch das von ihm aufgestellte Schema der Kopfsegmente noch nicht als bewiesen angesehen werden.

Durch BALFOUR's Entdeckung der Kopfhöhlen wurde MARSHALL<sup>2</sup> veranlasst, die Entwicklung derselben bei den Haifischen aufs Neue zu studiren und den von BALFOUR nur erschlossenen Zusammenhang der einzelnen Hirnnerven mit den Kopfhöhlen genauer festzustellen. Seine Untersuchungen bestätigen zunächst vollkommen die Angaben BALFOUR's über die erste Entwicklung der »Head Cavities«, weiterhin führen sie aber zu einer wichtigen Erweiterung unserer Kenntnisse. MARSHALL zeigt, dass der Kopfabschnitt des »Coeloms«, die primäre Kopfhöhle, zuerst nur in ihrer ventralen Partie durch die drei ersten Kiemenpalten gegliedert wird, während der dorsale Bezirk derselben in Kontinuität

<sup>1</sup> Nur der vorderste Theil der Kopfhöhle theilt sich später unabhängig von einer Kiemenpalte in die beiden ersten der acht Kopfhöhlen.

<sup>2</sup> MILNES MARSHALL, On the Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXI. 1881.

bleibt. Erst in der Zeit zwischen den Entwicklungsstadien *I* und *K* (BALFOUR) werden die Anlagen der drei ersten Kopfhöhlen auch in dem dorsalen Bereich vollständig von einander getrennt, und zwar erfolgt die Trennung in der dorsalen Verlängerungslinie der beiden ersten Kiemenpalten. Diese zuletzt auftretende Gliederung des dorsalen Theiles der primären Kopfhöhle betrachtet MARSHALL als eine typische Segmentation des Kopf-Mesoderms, welche nicht direkt durch die Visceralspalten veranlasst wird und der Segmentation der Urwirbel äquivalent ist. Eben so wie sich im Rumpfe die Höhlen der Urwirbel alsbald von der primären Leibeshöhle abschnüren, lösen sich auch die dorsalen Theile der Kopfhöhlen aus dem Verbande mit den visceralen Abschnitten. MARSHALL hat jedoch die Trennung der Kopfhöhlen in dorsale (Urwirbel) und ventrale Theile nur in den ersten drei Paaren beobachtet und kann den definitiven Beweis für die morphologische Gleichwerthigkeit der dorsalen Kopfhöhlenabschnitte mit den primären Mesomeren des Rumpfes nicht erbringen.

Von der größten Wichtigkeit für die morphologische Beurtheilung des Wirbelthierkopfes sind aber die Beobachtungen, welche neuerdings Dr. J. W. VAN WIJHE in seiner Arbeit »Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes«<sup>1</sup> niedergelegt hat. Der Autor bezeichnet seine Arbeit selbst als eine Erweiterung der Untersuchungen BALFOUR's und MARSHALL's. In Wirklichkeit ist sie aber viel mehr als eine bloße Erweiterung, denn die darin enthaltenen thatsächlichen Beobachtungen sind dazu angethan, der GEGENBAUR'schen Theorie dauernd den Boden unter den Füßen zu entziehen. Wenn die schließlichen Resultate der Arbeit dem nicht entsprechen, so liegt dies offenbar daran, dass VAN WIJHE noch ganz wie BALFOUR und MARSHALL unter dem Einfluss jener Theorie steht, und es dort, wo die Beobachtung dagegen spricht, vermeidet, diesen Widerspruch bestimmt zum Ausdruck zu bringen, während er die scheinbaren Übereinstimmungen besonders hervorzuheben für gut befindet. Ich bin natürlich weit davon entfernt, dem Autor hieraus irgend einen Vorwurf zu machen, und der weitere Verlauf dieser Untersuchungen wird zeigen, einen wie hohen Werth ich seiner Arbeit beilege.

An dieser Stelle interessirt uns zunächst eins der wichtigsten Resultate, zu welchen die Untersuchungen VAN WIJHE's geführt haben: es ist der positive Nachweis, dass die von der Branchiomerie unabhängige Mesomerie, die MARSHALL bereits im vordersten Kopftheile beobachtet hatte, sich über den ganzen

<sup>1</sup> Verhandelingen der K. Akad. der Wetenschappen. Bd. XXII. Amsterdam 1883.

Kopferstreckt und eine typische Segmentirung ist, welche entwicklungsgeschichtlich vollkommen mit der primären Metamerie der Mesoblastsomiten des Rumpfes übereinstimmt.

Wie im Rumpfe, so entstehen auch im Kopfe der Selachier die Somiten (primären Mesomeren, Urwirbel) nur aus dem dorsalen Abschnitt des primitiven Coeloms, und zwar in derselben Weise, wie dies schon GÖTTE für die Anuren angegeben hat (siehe p. 344), nämlich so, dass die Segmentirung in der Nackengegend beginnt und von da nicht nur nach hinten, sondern auch nach vorn fortschreitet. »Am Ende der Periode *II* und ganz im Anfang der *I* sind die hinteren Kopfsomiten schon gebildet, die vorderen aber noch nicht und höchstens durch Falten angedeutet. Wenn bald darauf das ganze dorsale Mesoderm des Kopfes in Somiten zerfallen ist, giebt es deren im Ganzen neun, die alle, mit Ausnahme des ersten, welches solid ist, eine Höhle umschließen.«

»Während der Anlage der vierten Kiementasche, und noch vor dem Auftreten der fünften, also in der ersten Hälfte des Stadiums *J* (das VAN WIJHE zwischen *I* und *II* einschob), entwickelt sich eine Masse embryonalen Bindegewebes — aus der Innenwand der Somiten. Diese zerfallen dadurch in ein Muskelsegment (Myotom) und ein Skelettsegment, besser: Bindschubstanzsegment (Sklerotom). Die Segmentation der Sklerotome geht aber im ganzen Körper (Haie!) fast sofort verloren.« Die primäre Mesomerie des Körpers ist daher auch im Schädel jetzt nur noch in der Metamerie der Myotome erhalten. »Nicht lange nach der Differenzirung der Somite in Myotome und Sklerotome trennen sich ihre Höhlen von der Leibeshöhle. . . Diese Trennung ist schon in der ersten Hälfte der Periode *J* auch für die Kopfsomiten, mit Ausnahme des zweiten vollzogen.«

Im weiteren Verlauf seiner Arbeit hat VAN WIJHE das spätere Schicksal der einzelnen Kopfmyotome eingehend verfolgt und die darüber vorhandenen Angaben MARSHALL's im Allgemeinen bestätigt und erweitert. Danach entwickeln sich aus dem vordersten Myotom des Selachierschädels die Augenmuskeln *Rect. super.*, *R. infer.* und *Obliquus inferior*; aus dem zweiten Myotom der *M. obliq. super.*, und aus dem dritten *M. rect. extern.* Aus dem vierten und fünften Myotom gehen keinerlei Muskeln hervor, beide verfallen frühzeitig einer vollständigen Degeneration. Das sechste Myotom ist das erste, welches embryonale Muskelfasern besitzt; diese sind noch im Stadium *P* sichtbar, sie bleiben aber auf einer rudimentären Stufe stehen und scheinen schließlich zu degeneriren. Das siebente bis neunte Myotom ist

viel besser entwickelt, und es gehen daraus die Muskeln hervor, welche vom Schädel zum Schultergürtel ziehen, so wie der vorderste Theil des Sterno-hyoideus.

Über das Schicksal der zeitweise gebildeten Skleromeren des Kopfes erfahren wir durch VAN WIJHE eben so wenig Bestimmtes, wie über das der Somiten *IV* und *V*; sie verschwinden, degeneriren. Offenbar lässt sich schon in diesen frühen Embryonalstadien nicht mehr verfolgen, was aus den Skleromeren wird, doch glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass sie im Kopfe bei fortschreitendem Wachsthum im Allgemeinen ihre ursprünglich scharfe Begrenzung aufgeben und so eine nicht mehr segmentirte Bindegewebsmasse bilden. Eben so, glaube ich, verwandeln sich auch die beiden ganzen Kopfsomiten, aus denen keine Muskeln hervorgehen, zunächst in indifferentes Bindegewebe, und dasselbe scheint auch theilweis mit dem sechsten Myotom der Fall zu sein, in welchem VAN WIJHE nur eine rudimentäre Muskelanlage wahrgenommen hat. Diese ganze kontinuierliche Bindegewebsmasse tritt nun — so vermüthe ich — gerade so wie die ersten drei Myomeren vollständig in den Dienst der Kopforgane, speciell des Gehirns und der drei höheren Sinnesorgane, indem es sich den Formen derselben oft bis in die feinsten Details anpasst und sie hüllend und stützend umgiebt. Die Bildung des Primordialcraniums würde sich auf diese Weise leicht erklären lassen.

Vergleichen wir die primäre Mesomerie des Haifischkopfes, wie wir sie jetzt durch VAN WIJHE kennen gelernt haben, mit dem, was wir von der Mesomerie des Kopfes der Amphibien und Petromyzonten wissen, so ergibt sich Folgendes. Die drei letzten Myotome der Selachier sind offenbar dieselben »three or four muscle-plates«, die BALFOUR sah, und von denen er nicht wusste, ob sie zum Kopfe oder zum Rumpfe gehörten. VAN WIJHE hat nachgewiesen, dass diese drei Myotome von dem dreiwurzlig entspringenden Nervus hypoglossus innervirt werden. Damit hat sich aber unsere oben (p. 345) ausgesprochene Vermüthung vollkommen bestätigt, wonach zwischen den drei hinteren Muskelsegmenten des Kopfes der Selachier, Petromyzonten und Amphibien eine komplette Homologie besteht. Ob auch das Verhalten der ersten Rumpfsegmente der Selachier bezüglich ihrer Innervation ein gleiches oder ähnliches ist wie bei den letztgenannten Thiergruppen, kann ich augenblicklich nicht angeben. Die vordere Kopfhälfte der Anuren, die GÖTTE einem einzigen Segment gleichwerthig erachtete (vgl. p. 343), entspricht, nach den Selachiern zu urtheilen, einem Komplex von sechs vorderen Segmenten; denn da sich dieselben Augenmuskeln, welche auch die Amphibien besitzen, bei den Selachiern aus den ersten drei Myotomen entwickeln,

so ist nicht anzunehmen, dass bei den Amphibien diese Muskeln aus einem Myotom entständen und noch dazu aus einem solchen, welches keinem der drei Augenmuskelsegmente der Haie homolog wäre. Dass es bei den Amphibien gelingen könnte, alle die neun Schädelsegmente (der Selachier) nachzuweisen, ist zwar nicht undenkbar, allein wir dürfen es bei der intensiven Untersuchungsart GÖRRE's nicht erwarten; GÖRRE würde die Segmente wahrscheinlich auch gesehen haben. Was nun soeben von den Amphibien gesagt ist, muss aber auch für alle übrigen Wirbelthiere gelten. Bei allen Cranioten finden wir jene typischen sechs Augenbewegungsmuskeln, die bei den Selachiern nachweislich aus den drei ersten Kopfmyotomen hervorgehen. Da nun nicht abzusehen ist, dass bei den höheren Vertebraten dieselben sehr charakteristischen Muskeln aus anderen, weiter hinten gelegenen Myotomen gebildet werden sollten, so ist es gerechtfertigt, die Augenmuskeln überall als die Abkömmlinge derselben drei vordersten Somiten anzusehen. Wir müssen daher annehmen, dass der Kopf der Wirbelthiere allgemein neun Mesodermsegmente enthält, die in demselben Maße wie die segmentale Muskulatur den spezifischen Kopforganen dienstbar wurden, und, indem sie schon früh ihre Selbständigkeit aufgaben, in allen ontogenetisch und phylogenetisch vorgeschrittenen Stadien nicht mehr als getrennte Segmente zu erkennen sind.

Durch diesen unmittelbaren entwicklungsgeschichtlichen Nachweis (VAN WIJHE) einer typischen und primären Mesomerie des ganzen Kopfes sind wir der Mühe enthoben, die Anzahl der Kopfsegmente indirekt zu bestimmen. Damit schwindet aber der ursprüngliche Zweck jener Theorie, welche dieses Problem auf vergleichend-anatomischem Wege zu lösen versuchte.

Wenn die Theorie GEGENBAUR's dennoch bis heute allgemeine Anerkennung gefunden hat, so ist dies darauf zurückzuführen, dass man sich mit ihrer hypothetischen Grundidee im Allgemeinen für einverstanden erklärte, nach welcher die Kiemenbogen und Hirnnerven dieselbe Segmentierung im Kopfe der Wirbelthiere zum Ausdruck bringen, wie die Rippen und Spinalnerven im Rumpfe.

Im Folgenden werde ich festzustellen versuchen, wie weit jene hypothetische Grundlage der GEGENBAUR'schen Theorie durch die Entwicklungsgeschichte und Anatomie bestätigt wird, und wie weit die primäre Mesomerie des Körpers sich zu einer durchgreifenden Segmentierung der Organe ausgestaltet.

Zuerst stelle ich die Frage: »Sind die Kiemenbogen den Rippen homodynam?«

Über die Natur der Metamerie der Rippen kann kein Zweifel bestehen. Diese Gebilde gehen aus demjenigen Theile des Mesoderms hervor, welcher, den Intermuscularligamenten entsprechend, auf der Grenze zwischen je zwei primären Mesoblastsomiten liegt. Sie können daher mit Recht als die Wiederholung, oder, um es genauer zu bezeichnen, als der sekundäre Ausdruck der primären Mesomerie angesehen werden. Die letztere erstreckt sich, wie wir wissen, ursprünglich nur auf einen dorsomedianen Abschnitt des Mesoderms (Segmentplatte), dehnt sich aber später lateralwärts und gegen die ventrale Körperseite aus, indem sie sich gleichsam auf Kosten der primär unsegmentirten Seitenplatten des Mesoderms erweitert.

Ein ganz anderes Verhalten erblicke ich in der Metamerie der Kiemenbogen. Die erste Anlage derselben ist in jenem vorderen Seitentheile des Mesoderms mit enthalten, welcher durch das Auftreten der primitiven Kiemenspalten in eine metamere Reihe von Abschnitten zerlegt wird. Diese Branchiomerie wird nicht geändert, wenn später die Somiten über die Seitenplatten herunterwuchern. In jedem von zwei Kiemenspalten eingeschlossenen Mesodermbalken entwickelt sich ein Kiemenbogen als Träger der in gleicher Weise metameren Respirationsorgane (Branchiomeren). Die Kiemenspalten, welche offenbar die Veranlassung dieser Metamerie sind, haben wir als typisch entodermale Bildungen anzusehen. Das Entoderm sendet durchaus unabhängig vom Mesoderm in bestimmten wechselnden Abständen Falten gegen das Ektoderm, indem es das dazwischen liegende Mittelblatt zur Seite drängt. Diese Falten gelangen in den Kiemenspalten — vielleicht unter Beihilfe des Ektoderms<sup>1</sup> — zum vollständigen Durchbruch nach außen.

Eine nähere Beziehung der Kiemenspalten zu bestimmten Kopfsegmenten ist von allen Autoren festzustellen versucht, welche entwicklungsgeschichtlich das Vorhandensein solcher Segmente nachgewiesen haben. Nach GÖTTE geht bei den Anuren die Segmentation des Mesoderms der Kiemenbildung voraus. Erst später erfolgt der Durchbruch der Kiemenspalten, und zwar für die ersten drei Paare genau auf der Grenze zwischen dem I. und II., resp. II. und III., resp. III. und IV. Kopfsegment seiner Zählung, während die beiden letzten Paare, das vierte und fünfte, ganz im Bereich des einen letzten Kopfsegmentes entstehen. GÖTTE hat, um eine causale Abhängigkeit der Kiemenspaltenbildung von den Segmenten wahrscheinlich zu machen, das mechanische Erklärungsprincip herangezogen: durch die Eindrücke, welche die gewölbten vordersten Mesomeren auf den beiden Deckblättern hervorrufen, soll die Lage der ersten drei Kiemenspalten a priori bestimmt

<sup>1</sup> Vgl. die entsprechende Angabe in v. KÖLLIKER'S Entwicklungsgeschichte.

sein. Wenn diese Auffassung auch mit der Entstehung der beiden letzten Kiemenpalten im Einklang stünde, so würde sie die segmentale Natur der Kiemenbogen im Sinne der Theorie GEGENBAUR's bis zu einem gewissen Grade darthun; so aber beweist gerade das Auftreten dieser letzten Kiemenpalten in einem Segmente, dass thatsächlich alle diese Faltenbildungen des Darmes nicht nothwendig an die Segmentgrenzen gebunden sind, und dass auch das Zusammentreffen der ersten drei Kiemenpalten mit den Scheidewänden der Mesomeren nicht durch die »Eindrücke« der letzteren bedingt sein kann. Die Ursache der Kiemenbildung ist jedenfalls nicht im Mesoderm, sondern im Entoderm zu suchen, wo die faltenförmigen Anlagen durch lokales Wachstum und erhöhte Zelltheilungsvorgänge entstehen.

Von größter Bedeutung für die Beurtheilung der Kiemenbogen sind die Verhältnisse bei den Selachiern, wie sie in letzter Instanz VAN WIJHE entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat. Zwar nimmt auch dieser Forscher in herkömmlicher Weise die segmentale Natur der Kiemenbogen an, allein man wird sich überzeugen, dass alle seine vorzüglichen Beobachtungen dagegen sprechen. Gleich im Anfang (p. 4) hebt er hervor, dass die Kiementaschen als Ausstülpungen der Seitenwand des Darmes unterhalb der unteren Grenze der Kopfsomiten (Urwirbel) entstehen, und dass daher die Höhlen der primitiven Visceralbogen nicht — wie BALFOUR glaubte — zu denen der Somiten, sondern zu dem ventralen Theile der Leibeshöhle gehören, welcher aus dem primär unsegmentirten Mesoderm der Seitenplatten gebildet wird. VAN WIJHE behandelt daher die Höhlen der Kopfsomiten getrennt von dem ventralen Kopfcoelom. Die vordersten Kiemenpalten entstehen vor der Abschnürung der inzwischen angelegten Kopfsomiten, aber sie liegen nicht genau in der Verlängerung der Segmentgrenzen und haben offenbar keine Beziehung zu den Somiten. Die hintersten Kiementaschen treten erst nach der Abschnürung der Somiten auf, und es kann daher die Höhle des vierten, fünften und sechsten Visceralbogens auch nie mit derjenigen eines Somiten in Verbindung stehen. Die Höhlen der primitiven Visceralbogen communiciren potentiell mit der Pericardialhöhle, sie sind also Theile der sekundären Leibeshöhle, die im Rumpfe zur definitiven wird.

Nach dem Vorhergehenden steht es entwicklungsgeschichtlich außer allem Zweifel, dass die Metamerie der Kiemenbogen, welche nach GEGENBAUR's Hypothese ein Ausdruck der primären Mesomerie des Schädels sein soll, thatsächlich nichts Anderes ist, als eine durch die primäre Branchiomerie des Darmes bedingte Gliede-

rung, welche von der Segmentirung des Mesoderms vollkommen unabhängig ist.

Dieses Resultat wird durch die folgenden vergleichenden Betrachtungen im vollen Maße bestätigt. — Nach den Darstellungen GÖTTE'S entsteht der Zungenbein- oder Hyoidbogen der Anuren aus dem zweiten, oder drittletzten Schädelsegment, welches, wie wir sahen, dem siebenten der Selachier komplet homolog ist. Bei diesem letzteren dagegen entsteht der Hyoidbogen nach BALFOUR aus der dritten Kopfhöhle, und nach den genaueren Untersuchungen von VAN WIJHE in der Verlängerung des dritten und vierten Myotoms, während die Verlängerung des siebenten Somiten erst die fünfte Visceralbogenhöhle (III. Kiemenbogen) umfasst. Hier zeigt sich also, dass homologe Branchiomerer in ganz verschiedenen Mesomeren liegen, und dass der Hyoidbogen der Anuren einem, und der der Selachier zwei Segmenten entspricht.

Noch viel auffallender zeigt sich die Selbständigkeit der Branchiomerie bei den Petromyzonten.

Hier ist voranzuschicken, dass die erste Kiemenöffnung der Petromyzonten der ersten primitiven Kiemenspalte der Selachier und Anuren nicht homolog ist. Ich schloss dies zunächst aus der Lage des als Hyoidbogen bezeichneten Knorpelstücks (vgl. die Abbildung bei JOH. MÜLLER und in WIEDERSHEIM'S Vergl. Anat. p. 122) und fand erst nachträglich die entwicklungsgeschichtliche Bestätigung in BALFOUR'S Handbuch der vergl. Embryologie (VETTER) p. 82. Dort wird zunächst ausgeführt, dass zwischen den einzelnen primitiven Kiementaschen der Petromyzonten Mesoblastsegmente liegen, welche dieselbe Natur und Beschaffenheit haben, wie die Wandungen der Kopfhöhlen im Selachierembryo, und gleich diesen eine centrale Höhlung umschließen. »Ein ähnliches Gebilde liegt hinter der letzten, und zwei ähnliche vor der ersten bleibenden Tasche.« — Auch im erwachsenen Thiere sind vor der ersten Kiementasche zwei ganz ähnliche Spangengebilde vorhanden, wie sie zwischen je zwei der folgenden Kiementaschen liegen. Die vorderste Knorpelspange ist das Hyoideum der Autoren, welches bei allen anderen Wirbelthieren vorn durch die erste (Hyomandibularspalte), hinten durch die zweite Kiemenspalte (Hyobranchialspalte) begrenzt wird. Halten wir also an der hergebrachten Bezeichnung der ersten Knorpelspange als Hyoidbogen fest, so müssen der ersten bleibenden Kiementasche der Petromyzonten ursprünglich noch die genannten zwei anderen vorausgegangen sein und sie selbst entspräche der III. primitiven Kiementasche der Selachier. Dies stimmt aber mit der Deutung, welche BALFOUR der ersten Dauerkieme gegeben hat, nicht überein, denn BALFOUR

bezeichnet die letztere als Hyobranchialspalte und drückt damit aus, dass schon die nächste, davor liegende Knorpelspanne der Hyoidbogen sei, und nicht, wie gewöhnlich angenommen, erst die folgende, vorderste. Die erste Kieme der Petromyzonten wäre dann der II. primitiven Kiementasche der Haie homolog.

Hiernach ist es also kontrovers, ob die erste Dauerkieme der Petromyzonten der II. oder der III. primitiven Kiementasche der Haie homolog ist. Ist sie nach BALFOUR der II. gleich, so haben wir das bisher als Hyoidbogen bezeichnete Knorpelstück richtiger als Mandibularbogen anzusehen, und erst die folgende Spange, welche der ersten Kieme voraufliegt, ist das Hyoideum. Wäre dagegen die erste Kieme gleich der III. der Haie, so würde die BALFOUR'sche Bezeichnung derselben als hyobranchiale Spalte unrichtig sein. Es lässt sich bis jetzt noch nicht definitiv darüber entscheiden, welche von beiden Möglichkeiten zutrifft. Von großem Interesse ist aber jedenfalls die Beobachtung von SCOTT, dass bei Embryonen von 4,8 mm (und darunter) eine Zeit lang noch eine vordere achte Kiementasche vorhanden ist, die jedoch bald wieder verschwindet und keine Branchialfalten entwickelt<sup>1</sup>. Wenn es demnach auch nicht undenkbar ist, dass es in einem besonders günstigen Moment gelingen möge, noch eine sehr rudimentäre vorderste (neunte) Kiementasche nachzuweisen, wie es die alte Deutung des Hyoidbogens erfordert, so scheint mir doch, so lange dieser Nachweis noch nicht erbracht ist, die Deutung BALFOUR's die richtige zu sein. Wir werden daher hinfort die erste Knorpelspanne des Visceralskeletts auch bei Petromyzon als Mandibularbogen, die zweite als Hyoid bezeichnen, und die erste Dauerkieme dieser Thiere mit der hyobranchialen Spalte der Selachier etc. homologisiren.

Führen wir nun den Vergleich durch, so liegt die Hyobranchialspalte von Petromyzon ähnlich wie bei den Anuren im Bereich des siebenten Kopfsegments, während dasselbe Organ bei den Selachiern (VAN WIJHE) unter dem hinteren Theile des vierten primitiven Urwirbels gelegen ist. Bei den Haifischen entstehen die ersten sechs Kiementaschen mit annähernd gleichen Abständen ungefähr ventral von den letzten acht Kopfsomiten; bei Petromyzon dagegen verbreiten sich die sieben Dauerkiemen eben so über den Abschnitt der drei letzten Myomeren des Kopfes und der neun ersten des Rumpfes, also annähernd

<sup>1</sup> Es ist auffallend, dass hier bei Petromyzon eine Reduktion der vordersten Kiementaschen eintritt. Es lässt sich das wohl durch die parasitäre Lebensweise dieser Thiere erklären und ist nicht zu verwechseln mit der normalen, von hinten nach vorn fortschreitenden Kiementaschenreduktion, wie wir sie sonst in der aufsteigenden Reihe der Wirbelthiere vorfinden.

über zwölf Körpersegmente. Dass man hier den primitiven Kiemenbogen keinen segmentalen Charakter zuschreiben kann, leuchtet ein, und wir müssen alle Versuche von vorn herein als gescheitert betrachten, welche dieses dennoch unter willkürlicher Annahme von entwicklungsgeschichtlich nicht nachgewiesenen Verschiebungen glaubhaft machen wollen. — Entfernt man an einem Petromyzon in der Kiemenregion das Integument und führt einen horizontalen Längsschnitt in der Höhe des Rückenmarks, so bekommt man ein übersichtliches Bild von dem Verlauf der Myomeren. Verfolgt man dann die einzelnen Muskelsegmente von der Achse des Körpers zur Seite, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass der Verlauf der Ligamenta intermuscularia im Allgemeinen nicht von den Kiemenpalten alterirt wird, und dass, den obigen Ausführungen entsprechend, keinerlei regelmäßige Wechselbeziehung zwischen den Körpersegmenten und den branchiomer Organen besteht. Wahrscheinlich sind auch hier — wie bei den Haien — die Kiemenanlagen bereits vorhanden, wenn die Myotome sich von den Somiten aus allmählich ventralwärts über die Seitenplatten ausdehnen.

Die Frage, ob die Kiemenbogen den Rippen homodynam seien, wie es die GEGENBAUR'sche Theorie voraussetzt, müssen wir demnach verneinend beantworten<sup>1</sup>. Die Rippen sind segmental, die Kiemenbogen nicht. Nach dem Verhalten der Ligamenta intermuscularia bei den Petromyzonten ist die Möglichkeit vorhanden, dass neben den branchiomer angeordneten Kiemenbogen gleichzeitig die segmentalen Rippen auftreten, wenn auch vielleicht nur in rudimentärem Zustande. Wir dürfen annehmen, dass die branchiomer Kiemenbogen Produkte der unsegmentirten Seitenplatten sind, während die Rippen den vergrößerten Segmenten ihre Entstehung verdanken.

Es bleibt uns jetzt noch die zweite Frage zu erörtern: »In wie fern besitzen die Hirn- und Spinalnerven eine segmentale Natur im Sinne der Theorie GEGENBAUR's?«

Die anatomische und histologische Übereinstimmung der Hirnnerven III. bis XII. mit den Spinalnerven führte zu der Vermuthung, dass ein ursprünglicher und fundamentaler Unterschied zwischen diesen beiden Abtheilungen des peripherischen Nervensystems nicht besteht. Besonders

<sup>1</sup> Nach dem Abschluss dieses Aufsatzes erschien von A. DOHRN im V. Bd. der Mitth. aus der zool. Station zu Neapel (p. 402 ff.) eine Reihe von Abhandlungen, welche zum Theil die Frage der Kopfsegmentirung sehr ausführlich behandeln. DOHRN kommt unter viel weiteren Gesichtspunkten u. A. ebenfalls zu dem Schluss, dass die Bogen des Visceralapparates nichts mit den Rippen zu thun haben, und auch sonst besitzen seine Resultate viel Übereinstimmendes mit den meinigen. Ich muss mich jedoch hier mit einem bloßen Hinweis auf die Arbeit DOHRN's begnügen.

finden sich in den spinalartigen Ganglien der erwähnten Hirnnerven ganz gleichartig gestaltete zellige Elemente wie in den Spinalganglien, und es ist eine auffallende Erscheinung, dass alle diese Nerven aus demjenigen Hirntheil hervorgehen, den wir schon nach dem Namen *Medulla oblongata* als eine Verlängerung des Rückenmarks ansehen. Ich habe früher gezeigt (a. a. O. p. 212 ff.), dass auch der *Oculomotorius*, den man bisher zum Mittelhirn rechnete, ein Nerv des Nachhirns ist, und für den *Trochlearis* ist dieser Nachweis entwicklungsgeschichtlich geführt worden. Die Nerven *Opticus* und *Olfactorius*, die an der vorderen Hirnhälfte (GÖTTE) entspringen, besitzen keine anatomisch mit den Spinalganglien übereinstimmende zellige Einlagerungen, und man hat sie bisher allgemein als nicht segmentale, oder den Segmenten voraufgehende Nerven den »spinalartigen« Nerven der *Oblongata* gegenüber gestellt.

Bei der verhältnismäßig großen Ähnlichkeit der spinalartigen Hirnnerven mit den Spinalnerven war es gerechtfertigt, wenn GEGENBAUR zur Begründung seiner Segmenttheorie die Annahme machte, dass die erwähnten Hirnnerven ursprünglich auch den am meisten in die Augen springenden Charakter der Spinalnerven besessen hätten, nämlich die mit den Mesodermsegmenten coincidirende, gleichzählige Metamerie. Auf Grund dieser Annahme folgerte GEGENBAUR, dass die spinalartigen Hirnnerven Komplexe segmentaler Neuomere seien, die durch Zusammenschieben und Verschmelzen ursprünglich getrennter Spinalnervenpaare entstanden wären. So wie die ursprünglich gleichartigen vorderen Körpersegmente allmählich eine höhere organologische Differenzirung und Ausgestaltung erfahren haben, muss die Verschmelzung der Neuomere unter gleichzeitiger höherer und funktionell spezifischer Entwicklung successive vor sich gegangen sein, und die ursprünglich nicht vom Rückenmark zu unterscheidende *Oblongata* wird — nach jener Annahme — in demselben Zeitmaß die Umwandlung ihres anatomischen Baues erfahren haben, durch welche sie uns jetzt vom Rückenmark verschieden erscheint.

Weiter unten werden wir sehen, wie weit sich diese Auffassung der spinalartigen Hirnnerven bestätigt hat. Wenn es mit ihrer Hilfe — wie GEGENBAUR hoffte — nicht gelang, die Zahl der Kopfsegmente zu bestimmen, so lag dies daran, dass es überhaupt nicht möglich zu sein scheint, diese Aufgabe auf vergleichend-anatomischem Wege zu lösen. GEGENBAUR selbst suchte die spinalartigen Nervenkomplexe des Nachhirns dadurch in ihre ursprünglichen Komponenten (Spinalnervenpaare) zu zerlegen, dass er die zu den Visceralbogen gehenden metameren Nervenstämme als die freien Enden der an den Wurzeln verschmolzenen

»Spinalnerven« betrachtete. Er stützte sich dabei auf die Annahme, dass die Kiemenbogen den Rippen homodynam wären; gerade so, wie im Rumpfe jeder Rippe ein Spinalnervenpaar entsprach, so musste dann auch jeder zu einem Visceralbogen gehende Nerv einem Spinalnerven gleich kommen. Durch den oben geführten Nachweis, dass die Visceralbogen als branchiomer gegliederte Organe von der segmentalen Mesomerie unabhängig sind und daher nicht mit den segmentalen Rippen verglichen werden können, ist jedoch zugleich bewiesen, dass auch die branchiomenen Nervenzweige nicht als segmentale Spinalnervenenden betrachtet werden dürfen; es konnten daher auf diese Weise die spinalartigen Hirnnerven nicht in segmentale Elemente zerlegt werden.

WIEDERSHEIM glaubte bei *Ammocoetes* die Vagus-Hypoglossusgruppe nach der Anzahl der Wurzeln in eine Reihe spinalartiger Nervenpaare auflösen zu können; allein da v. IHERING gezeigt hatte, dass schon am Rückenmark die Zahl der Wurzeln bei den einzelnen Spinalnerven schwanken konnte, so war auch auf diese Weise ein bestimmtes Resultat nicht zu erzielen, zumal sich herausstellte, dass gerade in dieser Nervengruppe solche Schwankungen nicht selten sind.

Wir wissen jetzt, nachdem durch VAN WIJHE die Zahl der primären Mesodermsegmente des Kopfes entwicklungsgeschichtlich bestimmt worden ist, dass alle früheren Versuche, diese Aufgabe von den spinalartigen Hirnnerven aus zu lösen, das Ziel nicht erreicht haben, weil mit der Reduktion der Kopfsomiten auch die spinalartigen Hirnnerven den segmentalen Charakter mehr und mehr verloren haben, den sie nach der Theorie GEGENBAUR's ursprünglich besaßen. Umgekehrt können wir nun aber prüfen, wie weit die erwähnten Hirnnerven bei den Cranioten noch jetzt an ihre frühere Segmentalität erinnern und welche Beziehungen zu den Kopfsomiten sie behalten haben. Unsere Kenntnis über diese Verhältnisse verdanken wir in erster Linie wiederum der Arbeit VAN WIJHE's. Danach innervirt der Hypoglossus die aus den letzten drei Somiten hervorgehenden Muskeln, die, wie ich oben gezeigt habe, den ersten drei Myomeren der Petromyzonten zu vergleichen sind. Die Augenmuskeln werden als Derivate der drei vordersten Kopfsomiten von eben so vielen Nerven (III., IV., VI.) motorisch innervirt, und es ist sowohl durch MARSHALL als durch VAN WIJHE festgestellt worden, dass der Oculomotorius nur zu den Muskeln des ersten Myotoms geht (*Musc. rect. sup., int., inf. und obl. inf.*), und eben so der Trochlearis zu dem des zweiten (*Musc. obl. sup.*), während auch der Abducens nur den Muskel des dritten Myotoms (*Musc. rect. ext.*) innervirt. Für die drei mittleren Kopfsegmente werden keine motorischen Nerven angegeben, weil dieselben sehr früh degeneriren und keine Muskeln bilden; da

jedoch zwischen den Augennerven und dem Hypoglossus noch der motorische Trigemini vorhanden ist, so könnte man annehmen, dass derselbe ursprünglich jenen drei Segmenten zugehört hat.

Die sensiblen Nerven der Oblongata haben fast gar keine Beziehungen zu den Mesodermsegmenten; sie verbreiten sich gleich wie der motorische Theil des Trigemini und der Hypoglossus der Hauptsache nach über den branchiomer gegliederten vorderen Theil der mesodermalen Seitenplatten und sind also nicht an bestimmte Somiten gebunden. Zwar hat VAN WIJHE versucht, die sensiblen Nerven so gut es ging auf die Kopfsomiten zu vertheilen, allein da er im Sinne GEGENBAUR'S die Branchiomerie mit der segmentalen Mesomerie gleichbedeutend oder übereinstimmend erachtet, so kann ich seine Entscheidungen, so weit sie darauf gegründet sind, nicht ohne Vorbehalt anerkennen. Es bleibt auch im Auge zu behalten, dass die gesammte Neuromerie sekundärer Natur ist; sie ist nur eine Wiederholung aller vor ihr entstandenen Metamerien des Körpers. Eine primäre Metamerie, wie sie z. B. im dorsalen Mesoderm vorliegt, ist weder im centralen, noch im peripherischen Nervensystem vorhanden, und wenn im Rumpfe die Neuromerie mit der primären Mesomerie übereinstimmt, so reicht diese Eigenschaft im Allgemeinen nur so weit, als die Nerven sich innerhalb des primär segmentirten Mesoderms befinden, und sie hört auf, wenn die Nerven in solche Organe eintreten, die außerhalb der Mesomeren liegen, oder die in einer anderen nicht segmentalen Metamerie entwickelt sind. Wenn man daher den Nachweis führen wollte, dass die Nerven der Medulla oblongata ursprünglich Spinalnerven gewesen, und dass das Nachhirn als ein vorderer Abschnitt des Rückenmarks zu betrachten sei, so würde man immer das größere Gewicht auf die oben erwähnten anatomischen und histologischen Übereinstimmungen zu legen haben, und erst in zweiter Linie die metameren Erscheinungen heranziehen können.

Im Ganzen genommen müssen wir daran festhalten, dass die Nerven der Medulla oblongata der cranioten Wirbelthiere im Allgemeinen einen segmentalen Charakter, wie die Spinalnerven, nicht besitzen. Zwar werden die Rudimente der Kopfsomiten von diesen Nerven mit versorgt, aber in demselben Maße, wie die segmentale Mesomerie des Kopfes durch die von ihr unabhängige Branchiomerie, so wie durch die Entwicklung der drei höheren Sinnesorgane und des Schädels reducirt erscheint, finden wir an Stelle der segmentalen Neuromerie eine complicirte dysmetamere Bildung, die nicht mehr in erster Linie die primäre Mesomerie wiederholt, sondern an eine Reihe anderer, vom Entoderm und Ektoderm abhängigen Bedingungen geknüpft ist.

Mit Rücksicht sowohl auf diese Verhältnisse, als besonders auf die

ausgedehnte Verbreitung und hohe funktionelle Entwicklung der spinalartigen Hirnnerven schwindet aber mehr und mehr die Kluft, welche sie bisher von den nichtsegmentalen beiden vorderen Hirnnerven trennte. Andererseits deuten auch die in neuerer Zeit bekannt gewordenen Beziehungen der letztgenannten Hirnnerven zu der Nervenleiste darauf hin, dass ein fundamentaler Unterschied zwischen ihnen und den hinteren, spinalartigen Hirnnerven nicht besteht, und dass wir vom ontogenetischen Standpunkte aus einer einheitlichen Auffassung aller vom Centralorgan ausgehenden Nerven entgegensehen dürfen.

Die Untersuchungen von MARSHALL und besonders von VAN WIJHE haben gezeigt, dass die Nervenleiste nicht ausschließlich am Rückenmark und an der Oblongata vorhanden ist, sondern dass sie sich in gleicher Weise am Rande der dorsalen Abschnürungslinie des ganzen, aus einheitlicher Anlage hervorgehenden Centralorgans nach vorn erstreckt und in die Ränder der vorderen Verschlussöffnung (Neuroporus) der Medullarrinne ausläuft. Diese Verschlussöffnung bleibt bei den Selachiern verhältnismäßig lange offen; sie liegt aber nicht dorsal, sondern in Folge der Hirnkrümmung scheinbar ventral, so dass sie durch die unteren Ränder der in der Vorwölbung begriffenen Augenblasen begrenzt wird (VAN WIJHE, l. c., Taf. IV, Fig. 27 §). Die Augenblasen biegen durch den verdickten Rand des Neuroporus direkt in die Epidermis um, und die Nervenleiste hängt mit dem verdickten Rande kontinuierlich zusammen. Nach dem Verschluss des Neuroporus zeigt sich zwar (VAN WIJHE), »dass die verdickte Stelle wenigstens zum Theil nicht zum Nervenrohr, sondern zur Haut gehört«, allein es ist hiernach anzunehmen, dass dann immer noch ein Theil der auslaufenden Nervenleiste in die Hirnwand übergeht, aus welcher die Augenblasen ihren Ursprung nehmen. Wenn man nun mit VAN WIJHE annehmen muss, dass der Opticus wegen der ventralen Lage der Verschlussöffnung ebenfalls nur scheinbar ventral liegt und im Grunde genommen wie jeder andere sensible Nerv dorsal entsteht, so ist doch sein Verhältnis zur Nervenleiste nicht derart, dass man ihn hinsichtlich seiner Entstehungsweise ohne Weiteres mit den hinter ihm liegenden sensiblen Nerven auf gleiche Stufe stellen kann.

Vielleicht könnte es mit Hilfe der His'schen Auffassung von der Entstehung der Nervenleiste aus einer »Zwischenfurche« gelingen, den Sehnerven noch etwas näher an die übrigen sensiblen Nerven heranzubringen. Wenn man sich nämlich einmal rein schematisch die Nervenleiste als eine vom Centralorgan ausgehende hohle Längsrinne vorstellen kann, so erscheinen sämtliche sensible Nervenanlagen (d. h. die Auswüchse der Nervenleiste) in der frühesten Periode potentiell

als blindsackförmige Ausstülpungen des Centralorgans, wie der Opticus de facto eine solche ist. Wenn sich diese Vorstellung rechtfertigen ließe, so würde die primitive Augenblase einer kolossalen hinteren Nervenwurzelanlage zu vergleichen sein; allein es bleibt wohl im Auge zu behalten — und dies ist besonders zu betonen —, dass die hinteren Nervenwurzeln aus der Nervenleiste selbst entstehen, während die Augenblasen aus einem Abschnitte der Hirnwand gebildet werden, der jedenfalls nur zum kleinsten Theile auf die auslaufende Nervenleiste bezogen werden kann.

Da der Opticus als dorsaler Nerv zur Seite des vorderen Neuroporus (scheinbar ventral) entsteht, so kommt VAN WIJHE zu dem interessanten Schluss, dass der Sehnerv genau genommen nicht der zweite, sondern der erste Hirnnerv ist. Der Olfactorius entsteht ursprünglich hinter dem Opticus, und zwar, wie die Untersuchungen von MARSHALL und VAN WIJHE wahrscheinlich gemacht haben, als ein dorsaler Nerv aus der Nervenleiste; er ist also seiner Entwicklung nach nicht verschieden von den sensiblen Nerven der Oblongata, und wenn er mit dem Opticus nicht einem bestimmten Körpersegmente zugezählt werden kann, so unterscheidet er sich in diesem sekundären Charakter nicht wesentlich von allen anderen sensiblen Nerven, die sich in erster Linie an nicht segmentirten Organen verbreiten, z. B. von Acusticus und Vagus.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Nerven I und II und den hinteren sensiblen Hirnnerven bleibt der Mangel spinalartiger Ganglien bei den ersteren. Es ist jedoch in Erwägung zu ziehen, ob die Ganglien der Bulbi olfact. (Rhinocephalon) und der Retina für die Nervi olfactorii und optici nicht dieselbe oder analoge Bedeutung haben, wie die spinalartigen Ganglien für die hinteren Hirnnerven, und ob nicht — bei allen sonstigen Verschiedenheiten — in dieser Beziehung alle vom Centralorgan ausgehenden sensiblen Nerven mit einander übereinstimmen.

**Resultate:** Durch den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis (VAN WIJHE) von neun primären Urwirbeln des Kopfes ist die Theorie GEGENBAUR's ihrer ursprünglichen Aufgabe enthoben, die Kopfsegmente indirekt zu bestimmen.

Die hypothetische Grundlage der GEGENBAUR'schen Theorie, dass die metameren Bogenbildungen des Visceralapparates dieselbe Segmentation im Kopfe zum Ausdruck bringen, wie die Rippen im Rumpfe, bestätigt sich nicht; denn die Branchiomerie geht unabhängig neben der primären Mesomerie einher und erstreckt sich über die primär unsegmentirten mesodermalen Seitenplatten nicht nur des Kopfes, sondern auch eines vorderen Rumpfabschnittes.

Dem Nervensystem liegt keine primäre Segmentation zu Grunde. Die Neuromerie erstreckt sich daher nur auf das peripherische Nervensystem als eine sekundäre Wiederholung aller vor ihr am Körper entstandenen Metamerie-Erscheinungen; sie ist segmental, wenn die Nerven in erster Linie in den Leibessegmenten verbreitet sind, nicht segmental, wenn sie z. B. in den branchiomerer Organen zum Vorschein kommt.

Wenn die Annahme berechtigt ist, dass die neun rudimentären Kopfsegmente bei den Vorfahren der cranioten Wirbelthiere jemals in derselben Weise wie die Rumpsegmente entwickelt waren, und wenn dann gleichzeitig die Oblongata eine ganz gleichförmige Fortsetzung des Rückenmarks war, so kann man nach Analogie schließen, dass ursprünglich am Nachhirn neun Spinalnervenpaare vorhanden waren, von denen noch jetzt selbständige motorische Wurzeln der ersten drei Paare in den Nerven III, IV und VI vorhanden sind. Im Allgemeinen können wir aber die sog. spinalartigen Hirnnerven der Cranioten — wie sie jetzt vorliegen — nach ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung und mit Rücksicht auf den sekundären Charakter der Neuromerie nicht mehr mit segmentalen Spinalnervenpaaren vergleichen.

Die beiden ersten Hirnnerven scheinen nach ihrer Entstehung und Verbindung mit der Nervenleiste mehr mit den übrigen dorsalen Nerven übereinzustimmen, als man bisher annehmen konnte.

Göttingen, den 4. Januar 1884.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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 die Segmentation des Wirbelthierkörpers 309-330](#)