

# Das Gehirn von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*

mit besonderer Berücksichtigung  
der spinalartigen Hirnnerven <sup>1)</sup>

von

**Prof. R. Wiedersheim**

in Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel I.

---

Vorstehende Studien, die ich anfangs lediglich zur eigenen Belehrung über das Muskel- und Nervensystem der Cyclostomen unternahm, datiren vom letzten Frühjahr und waren schon bedeutend vorgeschritten, als ich die grosse Arbeit von Schneider: Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte d. Wirbelthiere, 1879 zu Gesicht bekam. Da die darin niedergelegten Resultate bezüglich der obigen Organsysteme von meinen eigenen, in diesem und jenem, wie mir scheint, nicht unwesentlichen Punkte, abweichen, so ging ich noch einmal an die Arbeit, wobei ich das Hauptgewicht auf einen Punkt legte, der geradezu zur brennenden Tagesfrage geworden ist, ich meine die Auflösung der Hirnnerven in spinalartige Elemente resp. die daraus resultirende Segmentirung des Schädels.

Auch Schneider hat sich mit dieser Frage beschäftigt, ohne jedoch, was nach meinen eigenen Erfahrungen allein zu einem befriedigenden Resultate führen kann, den *Ammocoetes* in erster Linie zur Untersuchung herbeizuziehen. Würde er dies gethan haben, so hätten seine Schlüsse da und dort den unsicheren

---

<sup>1)</sup> Diese Arbeit, deren Hauptresultate ich s. Z. im Zoologischen Anzeiger veröffentlicht habe, bringe ich hiermit zu einem vorläufigen Abschluss, da ich zur Beantwortung der am Schlusse derselben angeregten Fragen für die nächste Zeit keine Zeit zu erübrigen vermag.

Boden der Hypothese z. B. hinsichtlich der Deutung der Vagus- und Hypoglossus-Gruppe verlassen und wären entweder modificirt oder da und dort zu sicheren Behauptungen geworden.

Es liegt auf der Hand, dass wir im Larvenstadium des *Petromyzon* viel eher die ursprüngliche und daher einfachere Form des Wirbelthierleibes zu erblicken haben, als in dem geschlechtsreifen Thier, welches gerade hinsichtlich seines Schädelbaues tief greifende, mit seiner parasitischen Lebensweise im Zusammenhang stehende Veränderungen erfahren hat. So ist zum Beispiel der ganze, lange Platten-Apparat, welcher vom Nasenrohr bis zum Mundrand sich ausdehnt, sicherlich als secundär erworben aufzufassen und demnach in keiner Weise zum Vergleich mit irgend einem höheren Wirbelthierschädel herbeizuziehen. Dass damit auch die eigenthümlich gelagerte Nase mit ihrer dorsalwärts gerichteten Oeffnung in Verbindung zu bringen ist, scheint mir mehr als wahrscheinlich.

Bezüglich des letztgenannten Punktes — so wird man mir einwenden — verhält sich jedoch der Querder ganz gleich und es ist dies auch im Allgemeinen richtig, denn das Gesetz der Vererbung hat sich im Laufe der Entwicklung auch auf die Larvenform ausgedehnt, so dass sich gewisse Einrichtungen auch auf letztere übertragen haben und somit in beiden Entwicklungsstadien fixirt wurden.

Dass aber *Ammocoetes* hierin doch wieder die ursprünglicheren Verhältnisse bewahrt hat, beweist die von Calberla (Tageblatt der Münchner Natur-Forscher-Versammlung 1877) nachgewiesene paarige Anlage des Geruchsorgans.

Für diese einfachere und deshalb leichter zu beurtheilende Organisation des Querders spricht auch das Kopfskelet, das man geradezu als das Grundschema jedes Wirbelthierschädels auffassen kann. Dazu kommt das in seinem vorderen Drittel noch ganz häutige Wirbelrohr, an dem man keine andere als durch den Austritt der Spinalnerven angedeutete Segmentirung nachzuweisen im Stande ist; kurz, wir können füglich behaupten, dass, wenn man irgendwo die dem Wirbelthierleib zu Grunde liegenden, einfachsten Verhältnisse zu finden und sie als Schlüssel zur Beurtheilung aller übrigen Vertebraten benützen zu können hoffen darf, dies einzig und allein bei *Ammocoetes* zu erreichen ist.

Wie sehr dieser Satz speciell für das centrale Nervensystem mit den Kopfnerven gilt, hoffe ich später beweisen zu können und wende mich zunächst zur Beschreibung der Myomeren.

Diese — und das hat Schneider mit Recht betont — erstrecken sich am Kopf weit nach vorne bis zum Riechsack und der genannte Autor knüpft daran folgende Bemerkung, die sich auf *Petromyzon* bezieht und die ich wörtlich wiedergebe: „Die Seitenwände des Schädels verhalten sich ähnlich wie der Rückenmarkscanal, sie dienen zum Ansatz der Ligamente, entsprechen also, wie man gewöhnlich sagen würde, oberen Bogen. Ausser dem Vorderende setzen sich an den Schädel von *Petromyzon* drei Ligamente. Nehmen wir an, dass die oberen Bogen am Schädel wie in dem folgenden Theil der Wirbelsäule in den Ligamenten entstehen und betrachten wir den Knorpel am Vorderende ebenfalls als oberen Bogen, so setzen vier obere Bogen den Schädel von *Petromyzon* zusammen.“

Welch' hohen Werth für die Beurtheilung des Kopfes, bei der Frage nach seiner segmentalen Anlage, die Berücksichtigung der Muskulatur besitzt, hat also Schneider wohl erkannt und auch durch Balfour (*Development of Elasmobranch Fishes*, 1878) ist an Selachier-Embryonen klar genug darauf hingewiesen worden. Dennoch ist jener Satz in der ihm von Schneider gegebenen Fassung nicht wohl dazu geeignet, bei der sogenannten Wirbeltheorie des Schädels für sich allein als beweisendes Argument in's Feld geführt zu werden; hat es doch bis jetzt noch Niemand gewagt, den prächordalen (evertbralen) Schädelabschnitt irgend eines Wirbelthieres — und gerade um jenen handelt es sich fast ausschliesslich bei Aufstellung jener vier Bogen — nur auf Grund einer in segmentaler Weise angeordneten Muskulatur in wirbelähnliche Theile zu zerlegen. Es wurde vielmehr seit den Gegenbaur'schen Arbeiten, die bezüglich dieses Themas als bahnbrechend bezeichnet werden müssen, als durchaus nothwendig erachtet, die Kopfnerven in ihrem Ursprung und ihrer peripheren Verbreitung, sowie das Verhältniss der Chorda zur Schädelbasis als allein maassgebend zu betrachten <sup>1)</sup>. Von beidem aber ist bei jenen vier Kopfsegmenten nicht die Rede und erst bei Erwähnung des Vagus- und Hypoglossus-Austrittes liest man die Bemerkung, dass jene Stelle als aus „wenigstens fünf oberen Bogen“ zusammengesetzt sein müsse.

Man muss um so mehr auf der Hüt sein bei der Verwerthung eines einzigen Organsystems in obgenanntem Sinne, seit

---

<sup>1)</sup> Bei Selachier-Embryonen kommen noch die „Head-Cavities“ hinzu (Balfour).

v. Jhering (Das periph. Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Regionenbildung der Wirbelsäule) auf Grund der durch Balfour, Hensen und Marshall bekannt gewordenen Entwicklung der Spinalnerven als Auswüchse aus dem Rückenmark gezeigt hat, dass das Körpersegment der Wirbelthiere nicht ein „einheitliches Organ“ darstellt, sondern „die Combination eines aus dem Ektoderm stammenden Neuromeres mit dem aus dem Mesoderm stammenden Sclero- und Myomer, die unabhängig von einander entstehen und nicht immer in gleicher Weise zusammentreffen.“

Es wird sich also darum handeln, nachzuweisen, ob die Kopfnerven, als dem conservativsten Organsystem angehörend, bei den Cyclostomen mit der durch die Muskulatur manifestirten Metamerie parallel gehen, oder ob sie sich abweichend verhalten.

Ehe ich jedoch an die Beantwortung dieser Frage herantrete, muss ich noch erwähnen, zu welchen Resultaten ich hinsichtlich der Muskulatur von *Ammocoetes*, den ich auch hierfür, *Petromyzon* gegenüber, allein als maassgebend erachten kann, gelangt bin.

Um das ursprünglichste Verhalten zu eruiren, studirte ich zuerst die jüngsten Exemplare, die ich auftreiben konnte. Zieht man bei diesen, acht bis zehn Mm. langen Thierchen die Haut vorsichtig ab und färbt man die dadurch zum Vorschein kommende Muskulatur, so hebt sich zwischen derselben genau in der Mittellinie des Rückens ein langgestreckter, spindelförmiger Sack deutlich ab. Er endigt nach vorne mit einem kleinen Querwulst, an dessen Vordercircumferenz man die unpaare Nasenöffnung (Fig. 1. NO) erblickt. Nach hinten davon schwillt der Sack ganz allmählig an, um dann ziemlich rasch eine stielartige Verjüngung zu erfahren, die sich in Form eines schmalen bindegewebigen Septums auf dem Rücken des Thieres bis zum Schwanz erstreckt (H).

Jener „Querwulst“ entspricht der Nase, während der „spindelförmige Sack“ die äusserst dünne, absolut knorpel- und knochenlose Schädeldecke darstellt, durch die man bei passender Färbung und nachfolgender Aufhellung die einzelnen Hirntheile deutlich hindurchschimmern sieht. Letztere sind auch vorher schon, ohne dass jene Procedur nöthig wäre, an leichten, seitlichen Einschnürungen der bindegewebigen Hülle, in ihren Hauptumrissen wenigstens, zu erkennen. So entspricht die Stelle *a* auf Fig. 1 den Hemisphären und den damit verbundenen Riechlappen, *b* dem Zwischen- und Mittelhirn und endlich *c* dem Hinter- und Nachhirn.

Seitlich neben dieser häutigen, einem in der Längsaxe des Körpers verlaufenden *Ligamentum intermusculare* vergleichbaren Schädeldecke reihen sich nun, was Schneider (l. c.) von *Petromyzon* ganz richtig erwähnt, die centralen Abschnitte des Seitenrumpfmuskels resp. ihre Ligamente in regelmässiger Reihenfolge auf und zwar in der Zahl von acht bis neun, von vorne bis zu dem Punkt H Fig. 1 gerechnet. Letzterer entspricht etwa der hintersten Wurzel des Hypoglossus.

Die Richtung der Myomeren geht annähernd quer und nur die dorsalen Enden sind nach vorne und medianwärts gerichtet. Wie stark sich dies bei älteren Exemplaren ausgeprägt hat, lehrt ein Blick auf die Figur 2, auf welcher ich das Gehirn roth und die Ohrblasen blau eingezeichnet habe, um so auch hier das Verhältniss von beiden zur Muskulatur deutlich hervortreten zu lassen. Das regelmässige Verhältniss ist jedoch etwas gestört, indem linkerseits bei SM im sechsten Myomer ein Muskel eingeschaltet erscheint. Setzt man hier wieder die hinterste Hypoglossuswurzel bei H, so entfallen von dieser Stelle bis zum vordersten Myomer nur sieben Muskelsegmente. Zugleich sind sie über dem Gehirn in der Mittellinie fast vollkommen vereinigt und nur gegen den Nasensack divergiren sie etwas. Das Auge liegt hier, wie auch schon in den jüngsten Stadien in einem schmalen Schlitz des ersten Myomers, welches eine nach vorne offene Gabel erzeugt. Die untere Hälfte des späterhin durch das wachsende Auge bei *Petromyzon* sehr reducirten, gewissermaassen abgknickten Muskels strahlt nach vorne in die Mundplatte aus und, wäre letztere mit einem Kiefer-Apparat zu homologisiren, so könnte man daran denken, die Kaumuskulatur aus dem Seitenrumpfmuskel direkt abzuleiten.

Somit können wir also resumierend sagen: in den jüngsten Stadien von *Ammocoetes* fallen 8—9 Myomeren, bei älteren Exemplaren nur 7 Myomeren vom Nasensack bis zur hintersten Hypoglossuswurzel. Auf den ganzen Kopf inclusive Kiemenkorb kommen 14 dorsale und 11 ventrale Myomeren; die Zahlen entsprechen sich also nicht und dies beruht auf der starken Entwicklung der 4—5 vordersten ventralen Myomeren, während man sich die 6 hinteren ventralen direkt in die entsprechenden 6 hinteren dorsalen fortgesetzt denken kann.

Ich werde nun zuerst das Gehirn von *Ammocoetes* und *Petromyzon* einer kurzen Betrachtung unterwerfen, darauf die Gehirnnerven in ihrem Ursprung und ihrem Austritt aus dem

Schädel resp. dem Spinalcanal besprechen und endlich die gewonnenen Resultate übersichtlich zusammenstellen, um sie mit denjenigen anderer Arbeiter auf diesem Gebiete zu vergleichen.

Während das Gehirn von *Petromyzon fluviatilis* und *marinus* durch zahlreiche Bearbeiter eine fast erschöpfende Darstellung erfahren hat, ist dasjenige des kleinen Neunauges stets viel stiefmütterlicher behandelt worden. Nur Langerhans (Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*) hat es in morphologischer Beziehung etwas näher studirt, ohne jedoch, wie ich glaube, die unterscheidenden Merkmale gegenüber dem Flussneunauge genügend hervorzuheben. Diese bestehen nach meiner Erfahrung darin, dass sämtliche Theile viel mehr in die Breite entwickelt und in der Längsaxe des Kopfes viel näher zusammengedrückt sind. Dies prägt sich namentlich aus am Zwischenhirn (Fig. 5, 6 bei ZH) und dem Corpus bigeminum oder Mittelhirn (MH). Auch das Nachhirn und Hinterhirn (NH, HH) sind viel mehr in die Breite entwickelt und die Fossa rhomboidalis (Fr) nähert sich in ihrer Form fast einem von einem breiten Saum umrahmten, gleichseitigen Dreieck, auf dessen Grund der Sulcus centralis sichtbar wird. Bei *Petromyzon fluviatilis* öffnet sich nach den Abbildungen von Joh. Müller die Rautengrube mehr schlitzartig und nichts weist auf die Existenz jener saumartigen Einfassung hin. Sehr verschieden gestaltet sich auch beim kleinen Neunauge der Eingang zum dritten Ventrikel im Bereich des vorderen, dorsalen Umfanges des Mittelhirnes (E III). Er gleicht einem, von zarten Lippen eingerahmten, querliegenden Oval, in dessen Tiefe nach vorne zu eine breite Quer-Commissur (Commissura mollis?) erscheint. Im Gegensatz dazu bildet Joh. Müller bei *Petromyzon fluv.* einen vom Zwischenhirn ausgehenden und in das Corpus bigeminum spitzwinkelig einschneidenden Schlitz ab, der von dem von jenem Autor mit *c* bezeichneten, zwischen die beiden Hemisphären eingekeilten Markhügel, „oberer schnabelförmiger Fortsatz des unpaaren Lobus ventriculi tertii“ Joh. Müller's, weit entfernt ist. Bei *Petromyzon Planeri* berühren sich dagegen beide sehr enge und was die Zusammensetzung jener hügeligen Prominenz (P) betrifft, so unterscheide ich an ihr eine nach hinten sich mässig abrundende, nach vorne aber spitz auswachsende Papille. Von ihren beiden Seiten entspringen, ganz ähnlich wie beim grossen Flussneunauge zwei rundliche Arme (A), welche, mit dem unterliegenden Zwischenhirn enge verwachsend, spangenartig zwi-

schen die beiden Hemisphären nach vorne hineingreifen, um in der Mittellinie enge zusammenzustossen <sup>1)</sup>. Zwischen diesen Gebilden einer- und der zuerst geschilderten Papille andererseits bemerkt man einen Hohlraum, der die Form eines umgekehrten Herzens besitzt, ursprünglich aber gegen die Hirn-Oberfläche hin nicht geöffnet, sondern von einer zarten, transparenten Haut verschlossen ist. Dies geschieht in der Art, dass sich letztere, von der ganzen Circumferenz der Oeffnung entspringend kammartig gegen die Schädeldecke erhebt. Der so gebildete häutige Kegel ist von oben her durch eine weisse, kuchenartige Masse oder Scheibe abgeschlossen und in diesem in die Dura mater eingebetteten Gebilde erblicke ich die primitive Zirbeldrüse, während die unterliegenden Theile nur als Reste einer solchen aufzufassen sind. (Vergl. darüber auch meinen Aufsatz über *Protopterus*. Diese Zeitschrift Bd. XIV. N. F. VII.)

Es ist hier nicht der Ort, mich näher hierüber zu verbreiten und ich verweise deshalb auf meine Arbeit über die Gehirnnerven von *Rana esculenta* (in Ecker's Anatomie des Frosches), wo ich diesem Gehirntheil die vollste Aufmerksamkeit zugewendet habe. Nur dies will ich hier noch erwähnen, dass die ungeschwänzten Amphibien bezüglich dieses Punktes insofern ein viel ursprünglicheres Verhalten bewahrt haben, als bei ihnen, auch im erwachsenen Zustand noch Spuren der Zirbel als Ausdruck der von der Epidermis sich abschnürenden Markplatte nachzuweisen sind. (Vergl. auch Stieda's Arbeit über die „Stirndrüse“ des Frosches, Z. f. w. Z. XX, ferner Götte's Entw.-Gesch. der Unke, sowie Ehler's Aufsatz über die Zirbel der Plagiostomen, Z. f. w. Z. 1878.)

Ueber alle anderen Details am und im Gehirn der *Petromyzonten* vergl. Joh. Müller und Langerhans, deren ausgezeichnete Darstellung ich nichts beizufügen habe.

Wenn ich oben sagte, das Gehirn des kleinen Neunauges habe bisher eine etwas stiefmütterliche Behandlung erfahren, so gilt dies in noch weit höherem Grad von demjenigen des Querders, das meines Wissens bis jetzt nur einmal und zwar von Joh. Müller in sehr flüchtiger Weise berücksichtigt wurde. Der Grund davon ist wohl in der, der ausserordentlich kleinen Verhältnisse wegen, etwas schwierigeren Darstellung desselben zu suchen und dasselbe gilt auch für die Hirnnerven, welche von allen

---

<sup>1)</sup> Vielleicht sind diese Theile den Zirbelstielen der Säuger homolog.

Arbeitern auf diesem Gebiet entweder gar nicht berücksichtigt, oder ohne Weiteres mit denjenigen von *Petromyzon* in einen Topf zusammengeworfen wurden.

Vielleicht hat dieses die Autorität Joh. Müller's verschuldet, indem wir gleich beim Eingang zu seiner Beschreibung folgendem Passus begegnen: „Das Gehirn des *Ammocoetes branchialis* stimmt in den meisten Punkten mit dem der *Petromyzon* überein“ etc.

Dass dem nicht so ist, lehrt der erste Blick auf Figur 3 und 6, oder 4 und 5 meines Aufsatzes. Ja die Differenz zwischen beiden ist so gross, dass ein unbefangener Beobachter die beiden Gehirne unbedingt als zwei gänzlich verschiedenen Genera angehörig beurtheilen würde. Dort (*Petromyzon*) die kurze gedrungene Form mit reicher Entfaltung aller der charakteristischen Gehirn-Regionen (Fig. 5, 6), hier (Querder) der langgestreckte, nur einem fortentwickelten Rückenmark vergleichbare Typus (Fig. 3, 4), an welchem, wie das namentlich auf Figur 4 deutlich hervortritt, das weit geschlitzte, verlängerte Mark den grössten und wichtigsten Abschnitt darstellt. Ihm gegenüber erscheinen die übrigen Theile, vor Allem das Mittelhirn, gleichsam nur als untergeordnetere, im Dienst des Riech- und Sehorgans kaum erst ordentlich differenzirte, also als secundär erworbene Gebilde.

Alles dies bekundet eine ausserordentlich tiefe Stufe der Entwicklung, wie sie uns bei keinem anderen Wirbelthier mehr entgegentritt. Nur der *Amphioxus* macht eine Ausnahme, indem hier sogar das Gehirn auf einem noch niedrigeren, „der embryonalen Form der höheren Wirbelthiere ähnlichen Zustand stehen bleibt“ und zwar, „in Gestalt einer etwas erweiterten Fortsetzung des Rückenmarks, ohne weitere morphologische Umgestaltungen.“ (v. Mihalkovics, Entw.-Geschichte des Gehirns.)

Dieser Theil des Centralnervensystems von *Amphioxus* muss — darin stimme ich mit Mihalkovics vollkommen überein — als Homologon desjenigen Hirnabschnittes der höheren Wirbelthiere betrachtet werden, welcher über dem chordalen Theil der Schädelbasis liegt.

Wie bedeutend der homologe Hirnabschnitt bei *Ammocoetes* sich gestaltet, beweist die Figur 7, denn man erkennt, dass er sich zum praechordalen verhält wie 3 : 1.

Erwägt man nun, dass in diese auf demselben Substrat (Chorda) wie das Rückenmark sich aufbauende Region die Ursprünge fast sämtlicher Hirnnerven fallen, so werden wir auch

erwarten dürfen, die letzteren im Sinn von Spinalnerven hier leichter analysiren zu können, als bei höheren Vertebraten, wo die Verhältnisse durch weitergehende Entwicklungs- und Wachstumsverhältnisse modificirt und der ursprüngliche, wenn ich so sagen darf, medullare Typus des betreffenden Hirnabschnittes mehr oder weniger verwischt ist.

In wie weit diese Voraussetzung gerechtfertigt ist, wird aus dem Folgenden klar werden und ich will hier nur vorher noch darauf aufmerksam machen, wie die äusserlich schon sich manifestirende niedrige Stufe des Querder-Gehirns auch im Einklang steht mit dem Verhalten der Ventrikel. Diese stellen (Fig. 7) auf dem Sagittalschnitt ein aus dem *Canalis centralis medullae* sich entwickelndes System von Höhlen dar, welche unter sich in weitester Communication stehen und kaum ordentlich von einander abgesetzt sind.

Man kann drei Hauptabtheilungen unterscheiden, zwischen welchen sich zwei schwache Einschnürungen befinden.

Die hintere (Fig. 7. HH) entspricht dem Hinterhirn, die vordere (Ep) wird oben von der Zirbelgegend, unten von der hinteren Circumferenz des *Infundibulum* resp. des *Tuber cinereum* gebildet (Inf). Die nach vorne von letzterer gelegene Hirnhöhle (a) entspricht dem Seiten- und dritten Ventrikel der höheren Wirbelthiere; durch eine kleine Oeffnung (Fig. 7, \*) steht sie mit der Höhle des Riechlappens in Communication. Zwischen der vorderen und hinteren Einschnürung liegt der dorsalwärts weit ausgebauchte, dem *Aquaeductus Sylvii* entsprechende Ventrikel des Mittelhirns (b) und hinter diesem der bei *Ammocoetes* durch eine zarte Marklamelle (ML) noch verschlossene *Ventriculus quartus* (c). Auf ihm lagert ein auch bei *Petromyzon* von Anderen schon bemerkter, sonderbarer Körper (O), welcher von Carus und Joh. Müller für einen *Plexus chorioideus*, von Rathke für ein *Cerebellum* gehalten wurde, während sich Langerhans (l. c.) nicht genauer darüber äussert und ihm einfach als „Modification des ganzen, das *Cerebrum* umgebenden Gewebes“ bezeichnet. Ich selbst habe darüber keine genaueren Studien angestellt, doch will ich ausdrücklich betonen, dass die räthselhafte Bildung auch bei ungeschwänzten Amphibien (vergl. z. B. Götte, *Entwickl.-Geschichte der Unke*) wiederkehrt.

Entsprechend der weiten Ausdehnung der Ventrikel im Querdergehirn, sind die Wände desselben, namentlich die Decke und der Boden noch sehr dünn, was etwa dem Stadium der Gehirn-

entwicklung eines 10 Mm. langen Kaninchen-Embryos oder dem eines  $4\frac{1}{2}$  Tage bebrüteten Hühnchens entsprechen würde.

Ich habe mich, nachdem ich mit der bekannten 20% Salpetersäure-Lösung nur schlechte Resultate erreicht hatte, lange vergeblich bemüht, die ausserordentlich zarten Nerven von *Ammonoetes*, zumal in jungen Stadien, auf präparatorischem Weg zu klarer Darstellung zu bringen. Von der Dorsalseite aus das Gehirn blozulegen, erschien mir anfangs der einfachen Manipulation wegen als das Passendste und es ist auch, falls es sich um jenes allein handelt, diese Methode die empfehlenswertheste.

Will man jedoch die Ursprünge der Gehirnnerven studiren, so ist es rathsam, einen etwas complicirteren Weg einzuschlagen und von der Ventralseite aus in das Schädelinnere vorzudringen.

Um nun andere Untersucher vor den anfangs fast unvermeidlichen Misserfolgen zu bewahren, gebe ich hier eine ausführliche Schilderung der Präparations-Methode, die mich allein sicher zum Ziele geführt hat.

Man trennt den Kopf in der ganzen Ausdehnung des Kiemenkorbes vom Rumpf und zerlegt jenen durch einen Horizontalschnitt in eine dorsale und ventrale Hälfte. Letztere wird als unbrauchbar ganz bei Seite gelegt, während man die andere so weit von den Resten des Kiemenapparates befreit, bis die Chorda dorsalis als glänzend weisses Band deutlich zum Vorschein kommt. Es gelingt nun leicht, die Rückensaite so aus ihrer Scheide herauszuheben, dass letztere in ihrer dorsalen Circumferenz (unterhalb des Rückenmarkes) unversehrt erhalten bleibt. Weiter nach vorne zu im Bereich der Hörblasen tritt die Chorda unter allmäliger Verjüngung zwischen die Schädelbalken und reisst deshalb bei der obgenannten Procedur leicht ab. Man muss daher mit einer feinen Scheere nachhelfen und am besten schneidet man gleich so tief, dass der Durasack mit eröffnet wird. Dies ist nur in sehr geringer Ausdehnung nöthig, da auch die kleinste Oeffnung genügt, um jetzt die Spitze eines scharfen Messers in dieselbe einzuführen. Ist dies geschehen, so bohrt man die Branchen einer feinen Pincette in die beiden Hörkapseln, wodurch diese der Elasticität der Pincette folgend auseinandergetrieben und die zwischen ihnen liegenden Membranen, d. h. Chordascheide und Dura mater angespannt werden. Dies ist nöthig, um sie mit der Spitze des Messers ohne Verletzung des darüberliegenden Markes sicher durchtrennen zu können, und ist man einmal so weit gediehen, so ist das Schwierigste gethan.

Nun hüte man sich wohl, das Gehirn resp. Mark irgendwie unsanft zu berühren oder dasselbe gar herausheben und isoliren zu wollen; es würden dabei sämmtliche Nerven an ihrem Austritt abreißen und alle Mühe, über ihre topographischen Beziehungen ins Klare zu kommen, wäre vergeblich. Man beschränke sich daher vorläufig auf folgende Operation.

Die Schmittränder der Chordascheide und der Dura werden mit der Pincette gefasst und vorsichtig auseinander gezogen. Hat man auf diese Weise den Raum zwischen Mark und Markkanal eröffnet, so erblickt man auf dem dunkeln Hintergrund die strickleiterartig angeordneten Spinal-Nerven resp. weiter nach vorne im Bereich der Medulla oblongata die spinalartigen Hirnnerven. Dieselben sind, wie ich oben schon erwähnt habe, von ausserordentlicher Zartheit, so dass man sie selbst bei der stärksten Loupen-Vergrößerung nur sehr schwer in allen ihren Details zur Anschauung zu bringen vermag. Ganz unmöglich wird dies für eine grosse Anzahl derselben in dem Moment, wo man die Chordascheide und die Dura zu weit lateralwärts zieht und so zu viel Licht in den Rückenmarkscanal und die Schädelhöhle einfallen lässt; damit verschwindet der dunkle Hintergrund und sie heben sich gar nicht mehr oder doch nur sehr undeutlich von ihrer Umgebung ab und reißen wohl auch durch.

Beobachtet man nun aber in obgenanntem Sinn die nöthige Vorsicht, so lässt sich eine durchaus klare Vorstellung über ihren Ursprung aus der Medulla und dem Gehirn, sowie über ihren Austritt aus dem Rückenmarkskanal gewinnen. Was letzteren anbelangt, so lässt er sich durch folgende Procedur auf's Genaueste controliren. Man durchschneidet sämmtliche Nerven kurz vor ihrem Austritt in der Art, dass sie noch in Form von kurzen Stummeln an der Canalwand haften bleiben. Hierauf wird das Gehirn ganz entfernt und die Schädelkapsel auf eine Stunde in Pikrocarmin und dann noch auf ein Paar Sekunden in eine concentrirte Indulin-Lösung eingelegt. Ist dies geschehen, so heben sich die austretenden Nerven tief blau gefärbt von der lebhaft gelbrothen Umgebung ab und auch das feinste Fädchen macht hievon keine Ausnahme. Es lässt sich so leicht eruiren, durch wie viele Oeffnungen die Nerven austreten oder auch, wie viele sich in einem und demselben Loch zu stärkeren Bündeln vereinigen.

Doch ich wende mich nun zu dem eigentlichen Resultat meiner Untersuchungen und beginne mit den spinalartigen Hirnnerven von *Ammocoetes*.

Betrachtet man in obgenannter Weise die ventrale Fläche des Rückenmarkes, so wird man gewahr, wie die unteren (vorderen) und oberen (hinteren) Spinalnerven, wie bei *Petromyzon* (Fig. 5, u, o) in der bekannten alternirenden Weise die Medulla verlassen (Fig. 4, u, o). Die ventralen Wurzeln sind ungleich stärker als die dorsalen, sie entspringen nahe der Mittellinie mit einer wechselnden Zahl von Fasern, die sich bei manchen Exemplaren sogar auf beiden Seiten ungleich verhalten. So können z. B. rechterseits vier und linkerseits nur zwei existiren, oder kommen auch da und dort drei oder nur zwei vor. Dabei ist es die Regel, dass die weiter nach hinten liegenden immer die stärkeren, gewissermaassen die Hauptfasern sind. Die dorsalen Spinalnerven sind ausserordentlich fein und deshalb nur sehr schwer und zwar nur unter Anwendung der oben bekannt gegebenen Cautelen zu sehen.

Sie verlassen den häutigen Rückenmarkscanal von *Ammonoetes*, an welchem bekanntlich noch keine „oberen Bogen“ zur Entwicklung kommen, wie die unteren Nerven, durch besondere Oeffnungen. Diese sind entsprechend dem Nervenaustritt mehr nach oben gerückt, und zwar so, dass sie, durch eine ideale Linie verbunden, in demselben Niveau regelmässig hintereinanderliegen, ganz wie die mehr ventralwärts auftretenden Löcher für die motorischen Zweige. Eine Verbindung beider innerhalb des Rückenmarkscanales habe ich nirgends wahrgenommen.

Studirt man die Spinalnerven im vorderen Abschnitt des Rückenmarkes genauer, so sieht man, dass sie bis gegen den Beginn der Medulla oblongata hin keine wesentlichen Schwankungen in ihren gegenseitigen Abständen und Grösseverhältnissen darbieten. Dies wechselt jedoch, so wie wir im Bereich des verlängerten Markes angekommen sind. Hier begegnen wir nämlich einer aus acht Nerven bestehenden Gruppe, deren einzelne Bündel vier sehr starke ventrale und ebenso viele schwächere dorsale Wurzeln repräsentiren und somit ganz im Sinne der Spinalnerven angelegt sind (Fig. 4, o<sup>1</sup>, u<sup>1</sup>, o<sup>1</sup> u<sup>1</sup> u. s. w.). Jeder Ast verlässt auch in vollständiger Uebereinstimmung mit den letzteren den Spinalcanal durch eine besondere Oeffnung und alle diese Nerven zeigen überhaupt, abgesehen von der stärkeren Ausprägung ihrer ventralen Wurzeln, nur darin eine schwache Abweichung, dass sie in kürzeren Abständen von der Medulla entspringen, als die übrigen Spinalnerven.

Diese Nervengruppe entspricht, wie später bei der Beschrei-

bung von *Petromyzon* klar werden wird, dem Hypoglossus und vielleicht auch einem Theil des Accessorius der übrigen Wirbelthiere.

Gehen wir nun auf der Ventralseite der schon bedeutend an Umfang gewinnenden Medulla oblongata weiter nach vorne, so schauen wir uns hier vergeblich nach Nerven um, die im Sinne der unteren Spinalwurzeln entspringen, dagegen taucht eine förmliche Strickleiter von sieben Nervenfasern seitlich am verlängerten Mark auf. Diese liegen durch einen deutlich sichtbaren Zwischenraum von der Hypoglossus-Gruppe getrennt, zum grössten Theil in dem Winkel, den die mediale Circumferenz der Hörkapsel mit dem Seitenrand der Medulla oblongata erzeugt (Fig. 4, o<sup>2</sup>, u<sup>2</sup> u. s. w.).

Je weiter nach vorne, desto stärker werden die Stränge und jeder von ihnen verlässt durch eine besondere Oeffnung den Spinalcanal, resp. die ohne Grenze in diesen übergehende Schädelhöhle. Am meisten dorsalwärts gerückt erscheint der vorderste und zugleich mächtigste Nerv, in dem wir daher schon aus rein topographischen Gründen sensible Bahnen vermuthen dürfen, eine Annahme, die noch bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewinnt, wenn wir den Versuch machen, die gesammte grosse Nervengruppe im Sinn der Spinalnerven in ihre Elemente aufzulösen.

Wir haben zu dem Ende wieder von der Hypoglossus-Gruppe auszugehen und constatiren zunächst, dass der erste, auf die vorderste (motorische) Hypoglossus-Wurzel folgende Nerv seiner Lage und seinem Ursprung nach vollkommen mit einem dorsalen, also mit einem sensiblen Spinalnerven übereinstimmt.

Dies zugegeben, liegt der Gedanke nahe, im nächstvorderen Strang eine vordere (motorische) Wurzel, in dem darauf folgenden wieder eine sensible u. s. w. zu erblicken. Was allein gegen eine derartige Auffassung vorzubringen ist, ist der scheinbar abweichende Ursprung der motorischen Wurzeln, ein Umstand, der aber kaum ernstliches Bedenken erregen kann, wenn wir die schon aus der Langerhans'schen Arbeit hervorgehende Modification der centralen Elemente in Betracht ziehen und andererseits folgende zwei Punkte im Auge behalten.

Einmal tritt jeder Strang<sup>1)</sup> für sich durch ein besonderes Loch und dann liegen diese Löcher in ganz derselben Weise alter-

---

<sup>1)</sup> Die einzelnen Stränge entspringen genau wie die eigentlichen Spinalnerven zwei- oder mehrwurzelig, was ich auf der Abbildung jedoch nicht angegeben habe.

nirend wie die Austrittsstellen der Spinalnerven, so dass eine durch diese gezogene Linie auch jene trifft. Vergl. Fig. 4,  $u_0$ ,  $u^1o^1$ ,  $u^2o^2$ .

Ich kann, nachdem ich dies einmal sicher erkannt habe, nur annehmen, dass Schneider (l. c.), nach welchem bei *Ammocoetes* schon dieselben Nervenlöcher vorhanden sein sollen, wie bei *Petromyzon*, nur ganz alte Exemplare untersucht hat. Bei diesen sind nämlich die ursprünglichen Verhältnisse schon verwischt und nähern sich allerdings denjenigen von *Petromyzon*. Doch ich komme später noch einmal darauf zurück, nachdem wir zuvor die Frage beantwortet haben: wie gestaltet sich die Nerven-gruppierung bei *Petromyzon*, bleibt sie dieselbe, wie Schneider behauptet, oder gehen dabei Veränderungen vor?

Wir werden sehen, dass letzteres in ausgedehnter Weise der Fall ist und zwar einerseits in Folge der Entwicklungsvorgänge, welche am ganzen Gehirn Platz greifen (vergl. Fig. 3 und 6, 4 und 5), andererseits im Anschluss an die sich vergrössernde Ohrblase und der neu entstehenden oberen Bogen. Alles dieses zusammen bewirkt eine Art von Contraction nicht nur der bei *Ammocoetes* noch ausserordentlich langen *Medulla oblongata* (Fig. 3 bei NH), sondern auch aller davon entspringenden Nervenstränge.

Während wir bei allen Spinalnerven bis gegen die Hypoglossusgruppe hin keine Veränderungen zu constatiren vermögen, treten solche bei letzterer in folgender Weise auf.

Die am weitesten nach hinten gelegene (dorsale) Wurzel tritt constant zwischen dem ersten und zweiten Bogen (Fig. 5,  $o^1$  zwischen  $Bg^1$ ,  $Bg^2$ ) aus; während die beiden nächstfolgenden 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,  $u^1u^1$  in  $Bg^1$ ). Der hintere ist meist etwas stärker als sein vorderer Nachbar und beide entspringen zweiwurzellig, wobei jede Wurzel mit der andern erst in der Durchtrittsöffnung zur Vereinigung kommt. Wahrscheinlich entsprechen die beiden, den ersten oberen Bogen durchsetzenden Nervenfasern einer einzigen durch secundäres Wachstum stark vergrösserten motorischen Wurzel. Ich schliesse dies daraus, weil nach vorne davon noch drei untere Hypoglossus-Wurzeln übrig bleiben. Diese treten bei *Petromyzon* entweder ebenfalls noch getrennt, d. h. durch drei besondere Löcher aus, oder vereinigen sich die zwei hinteren zu einem starken pinselförmigen Geflecht Fig. 5 x, das die zwischen der Vordercircumferenz des ersten Bogens ( $Bg^1$ ) und dem hinteren Umfang der

Ohrkapsel ausgespannte Membran durch eine gemeinsame, grosse Oeffnung verlässt, ganz wie dies auch von Seiten des nächstfolgenden, vordersten Stranges ( $x^1$ ) der Fall ist.

Dieselbe Membran durchbricht auch — durch ein einziges Loch passirend — die bei *Petromyzon* aus sechs Fasern bestehende und zu einem einzigen starken Plexus vereinigte Vagusgruppe.

Man sieht, es lassen sich die Nerven von *Petromyzon* im Grossen und Ganzen auf diejenigen von *Ammocoetes* zurückführen, wenn auch Niemand verkennen wird, welche bedeutende Modificationen dieselben, zumal in topographischer Beziehung, erlitten haben. Ueber einen Punkt bin ich dabei nicht in's Reine gekommen; ich vermag nämlich trotz aller darauf verwandten Mühe nicht anzugeben, welchem Schicksal die drei vorderen dorsalen Wurzeln der Hypoglossus- und die erste dorsale der Vagusgruppe bei *Petromyzon* unterworfen sind. Ich konnte sie nämlich bei keinem einzigen Exemplar wieder auffinden und muss daher diese Frage offen lassen.

Mit Schneider kann ich mich nicht einverstanden erklären, wenn er den durch das hintere Loch des ersten Bogens passirenden Nerven für eine sensible Wurzel erklärt, er entspricht vielmehr nach seinem Ursprung durchaus einem motorischen Zweig wie ich dies oben auch dargestellt habe.

Dass die unteren (vorderen) und oberen (hinteren) Wurzeln nicht in einer und derselben Queraxe das Rückenmark verlassen, sondern ein alternirendes Verhalten zeigen, ist durch die Arbeiten von Freud (Sitz.-Bericht der Wiener Acad. Bd. 75) und Götte (Zool. Anzeiger I. Jahrg. Nr. 1) erwiesen. So macht der erstgenannte Autor darauf aufmerksam, dass sich hintere und vordere Wurzeln in frontaler Richtung nicht decken, sondern in der Art alterniren, dass sie „beim Durchtritt durch die Dura mater um eine Strecke gegen einander verschoben sind.“

Durch Götte erfährt man weiter, dass die sensible Wurzel ausserhalb der Dura mater ein grosszelliges Ganglion durchsetze und sich mit der nächsthinteren [soll, was v. Jhering (Das periph. Nervensystem der Wirbelthiere u. s. w.) mit Recht corrigirt hat, heissen: nächstvorderen] motorischen Wurzel an der Seite der Chorda vereinige. Götte macht auch auf den mehrwurzeligen Ursprung der Spinalnerven aufmerksam und zieht die anfangs einfachen, später aber ganz gleich sich verhaltenden, motorischen Nervenwurzeln der Haie zum Vergleiche heran, indem er mit Recht hervorhebt, dass eine solche Spaltung der Spinalnerven-

wurzeln auf eine Verschmelzung ursprünglich getrennter Wurzeln nicht zu beziehen sei.

Ueber die Wurzeln des Vagus und die Art seines Durchtritts treffen wir bei Schneider (l. c.) folgenden Passus: „Der Vagus tritt bei *Ammocoetes* und *Petromyzon* hinter der Ohrkapsel aus der Rückenmarksscheide heraus . . . . er besitzt etwa vier dorsale sensible, hinter einander (im Sinne der vergl. Anatomie) gelegene Wurzeln, welche durch zwei Oeffnungen den Rückenmarkscanal verlassen. Ich verweise dafür auf die schönen Abbildungen von Schlemm und d'Alton. Hinter demselben tritt eine schwächere ventrale motorische Wurzel aus, welche Schlemm und d'Alton als Hypoglossus bezeichnen. Die beiden Nerven verhalten sich wie die motorische und sensible Wurzel eines Spinalnerven.“

Man sieht, dass ich auch hierin wieder zu andern Resultaten gelangt bin, und ich möchte deshalb beinahe vermuthen, dass sich Schneider allzusehr auf die Angaben von Schlemm und d'Alton (Müller's Archiv 1838 und 1840) verlassen und hierüber zu wenig eigene Untersuchungen angestellt hat. Etwas Anderes wäre es, wenn *Petromyzon marinus* und *fluviatilis*, welche die genannten Forscher allein untersuchten, von *Petromyzon Planeri* bezüglich dieses Punktes Abweichungen zeigen würden. Wenn ich mich auch nicht sehr zu dieser Annahme hinneige, so dünkt mir dies doch nicht ganz unmöglich in Anbetracht der von Schlemm und d'Alton gelieferten deutlichen, mit sehr bestimmten Contouren gezeichneten Abbildungen, aus welchen Folgendes zu ersehen ist. Der Vagus hat Anfangs „deutlich zwei Wurzeln, eine vordere und eine hintere. Beide gehen an dem Gehirn eine kleine Strecke weit rückwärts und treten dann hinter der Gehörkapsel durch eine Oeffnung aus dem Schädel, sind aber noch im Durchtreten durch eine Haut von einander getrennt.“ Ueber die periphere Ausbreitung lauten die Angaben nicht minder bestimmt und ich habe denselben für das kleine Neunauge nichts Wesentliches beizufügen. Nur die Thatsache möchte ich nicht versäumen, hervorzuheben, dass aus der Verbindung der beiden unteren Aeste der Vaguswurzeln der gemeinsame Stamm für die gesammten Branchial- und Magennerven hervorgeht, wobei jeder Branchialsack seinen Nerven bekommt. Wer die Arbeit Gegenbaur's (l. c.) damit vergleicht, wird die Aehnlichkeit mit der betreffenden, zum Kiemenbogen-Apparat in Beziehung stehenden, Nervengruppe der Selachier nicht verkennen.

Was Schlemm und d'Alton einen dreiwurzeligen Hypoglossus nennen, kann, nach der Abbildung zu schliessen, nur einem einzigen, an seinem Ursprung pinselartig zerfaserten, motorischen Nerven von *Petromyzon Planeri* entsprechen.

Es scheint mir nicht sehr plausibel, dass sich beim grossen Neunauge dieser Nerv nur aus einem einzigen Nerven entwickeln soll, während beim kleinen mindestens vier solche in ihm enthalten sind.

Weiterhin erfährt man von den Obgenannten, dass der Hypoglossus durch eine eigene Oeffnung hinter dem Vagus aus der Schädelhöhle trete, um sich hierauf in zwei Portionen zu theilen, von denen die obere sich mit dem Seitennerven verbindet, die untere mit dem *N. glossopharyngeus*<sup>1)</sup> sich vereinigt.

P. Fürbringer (Jen. Zeitschr. Bd. IX, 1), dem wir eine ausgezeichnete Beschreibung der Muskulatur und des Nervensystems der Cyclostomen verdanken, hat gerade die Vagus- und Hypoglossusgruppe nicht in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen, so dass ich über seine Auffassung Nichts mitzutheilen im Stande bin. Was nun endlich die übrigen Hirnnerven anbelangt, so habe ich dieselben nur bei *Petromyzon* näher studirt und kann den Resultaten der früheren, sehr zahlreichen Forscher (Joh. Müller, Schlemm und d'Alton, Paul Fürbringer, Langerhans, Schneider) auf diesem Gebiet nur wenig Neues beifügen. Letzteres bezieht sich in erster Linie auf den *Acusticus* und *Facialis*, an welcher Gruppe ich zwei, mehr nach vorne liegende, ventrale und eine stärkere, mehr nach hinten gerückte, dorsale Wurzel unterscheide (Fig. 5, VII, VII<sup>1</sup>, VIII). Alle drei zusammen treten in die Hörblase und zwar finde ich bei manchen Exemplaren, dass die zwei ventralen Nerven durch ein besonderes, von dem benachbarten durch eine zarte Membran geschiedenes Loch passiren. Das Schicksal des einen Astes ist mir nicht klar geworden, der andere ist der Hörnerv. Der *Facialis* scheint, wie ich mit P. Fürbringer annehmen muss, rein sensibel zu sein; er durchbricht die Hörblase schräg nach unten und vorn und schickt dort hervorkommend einen rückläufigen Zweig zum *R. lateralis* des Vagus, mit dem er anastomosirt. Dies Verhalten erinnert ganz an die Anuren, wie ich es in der „Anatomie des Frosches“ von *Rana esculenta* genau geschildert habe.

---

<sup>1)</sup> Schlemm und d'Alton betrachten mit Recht den *Glossopharyngeus* als in der Vagusgruppe mit eingeschlossen.

P. Fürbringer erklärt, dass er auf Grund seiner Untersuchungen, ganz wie dies Gegenbaur früher schon ausgesprochen habe, den Facialis als dem hinteren Abschnitt der Trigeminiisgruppe zugehörig betrachte, „derart, dass für den Facialis ein gesonderter Bogen des Visceralskeletes als ursprüngliches Verbreitungsgebiet nicht nachgewiesen werden kann.“ Was bei andern Wirbelthieren vom Facialis (in motorischer Beziehung) geleistet wird, geschieht hier von Seiten der Trigeminiisgruppe, während andererseits hier der Facialis sensible Bahnen verfolgt, die sonst in das Trigeminiisgebiet fallen.“

Der Lage nach erinnert der accessorische Acusticus an den von Joh. Müller (l. c.) auf Taf. III, Fig. 3 u. 4 mit VI bezeichneten Abducens von *Petromyzon fluviatilis*. Dieser Nerv liegt jedoch bei dem kleinen Neunauge weiter nach vorne, dicht neben der unteren, motorischen Wurzel des Trigeminiis und manifestirt dadurch seine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe, wie sie Schwalbe (l. c.) und vor ihm schon Gegenbaur behauptet haben (Fig. 5, 6 bei VI).

Am Quintus unterscheidet man eine schwächere ventrale (motorische) und eine viel stärkere, dorsale (sensible) Wurzel (Fig. 6, Vm, Vs). Darin stimmen alle bisherigen Untersucher überein und ich selbst habe Nichts hinzuzufügen.

Eine Schilderung des peripheren Verlaufes dieses sowie der übrigen Hirnnerven kann ich mir, da hierin schon von Andern alles Mögliche geleistet ist, füglich ersparen. Nicht unerwähnt will ich jedoch lassen, dass der Trigeminiis + Abducens den Schädel durch drei schräg übereinander liegende Oeffnungen verlässt, welche durch bindegewebige Septa von einander getrennt sind. Was den Oculomotorius (Fig. 5, III) anbelangt, so entspringt er einwärts und etwas vorwärts von der Abducens-Trigeminiisgruppe an der Unterfläche des verlängerten Markes, genau da, wo letzteres in die *Pedunculi cerebri* auszustrahlen im Begriffe steht.

Die von Schwalbe (l. c.) neulich angeregte, interessante Frage, bezüglich einer dorsalen Oculomotorius-Wurzel hat keine Aussicht, von Seiten des *Petromyzonten*-Gehirnes eine Beantwortung zu erfahren, da wenigstens beim kleinen Neunauge keine Spur einer solchen nachweisbar ist. Seine periphere Ausbreitung habe ich nicht verfolgt.

Der vierte Hirnnerv, der Trochlearis (Fig. 6, IV), entspringt, wie dies schon Joh. Müller ganz richtig angibt und abbildet, seitlich und hinten vom Mittelhirn, umgreift die *Pedunculi cerebri*

und verlässt dann, wie es scheint, den Schädel durch dasselbe Loch, durch welches auch der Oculomotorius passirt. Nach Fürbringer (l. c.) würde er zugleich mit dem Trigemini und Abducens austreten, ich konnte mich jedoch hiervon nicht überzeugen.

Ob der Trochlearis „als eine abgelöste dorsale Wurzelportion des Trigemini“ oder als ein frei gewordener Theil der dorsalen Wurzel („Ciliarganglionstrang“) des Oculomotorius (Schwalbe l. c.) aufzufassen ist, lässt sich bei *Petromyzon* nicht mit Sicherheit entscheiden. Erwägt man jedoch die nahen Beziehungen zum Oculomotorius hinsichtlich seines Verlaufes, so dürfte man sich eher der letztgenannten Auffassung anschliessen.“ Ein genaues Studium der peripheren Ausbreitung würde vielleicht ein sichereres Urtheil erlauben.

Dass in dem vierten Hirnnerven, wie Schwalbe annimmt, sensible Elemente stecken, beweist schon die Art seines Ursprunges als dorsale Wurzel. Aber abgesehen davon konnte Schwalbe bei Selachiern einen zum Endocranium gehenden, unzweifelhaft sensiblen Ast dieses Nerven nachweisen.

Nach meinen eigenen Erfahrungen erzeugt der Trochlearis auch bei Amphibien, z. B. bei *Rana esculenta*, sensible Zweige an seiner Peripherie, welche zur Conjunctiva und zur Haut des oberen Augenlides gehen. Sie bilden nach Art und Stärke sehr variable Geflechte mit dem Ramus ophthalmicus des Trigemini, doch können auch die Beziehungen zu letzterem gänzlich fehlen.

Was endlich den Opticus und Olfactorius anbelangt, so kann ich bezüglich des ersteren die Angaben Rathke's und Langerhans' über die Existenz eines vollkommenen Chiasmata bestätigen (Fig. 5 bei Ch). Als Rückwärtsverlängerung desselben erscheinen zwei das Zwischenhirn spangenartig umgreifende, nach hinten und oben zum Mittelhirn emporlaufende, bandartige Faserzüge, die wohl mit nichts Anderem verglichen werden können, als mit dem Tractus nervorum opticorum der höheren Wirbelthiere. Sie treten ihrer ausserordentlichen Zartheit wegen erst durch Anwendung von Tinctionsmitteln hervor, und darin liegt wohl auch der Grund, dass sie von früheren Untersuchern, mit Ausnahme von Langerhans, der ihn auf Sagittalschnitten erkannte, übersehen worden sind.

Der Olfactorius (Fig. 3—6, I) entwickelt sich vorne und zugleich basalwärts an den stark ausgeprägten Riechlappen (Lol). Es ist mir nicht gelungen, an ihm eine ventrale und dorsale Portion zu entdecken, wie ich sie neulich von den Gymnophionen

(Anatomie der Gymnophionen) beschrieben und abgebildet habe und wie sie auch bei Amphibien (Götte: Entw.-Gesch. der Unke) vorkommt, nur dass hier beide Stränge jederseits zu einem einzigen verschmelzen.

---

Ich fasse nun die Resultate meiner Untersuchungen in Folgendem kurz zusammen.

Das Gehirn der Wirbelthiere ist als keine Bildung *sui generis*, sondern als fortentwickeltes, durch äussere Einflüsse transformirtes Rückenmark aufzufassen. Der Beweis hiefür liegt nicht allein in der Entwicklungsgeschichte der Vertebraten überhaupt, sondern auch in der Stammesentwicklung des Organs.

Den ursprünglichsten Typus repräsentirt der *Amphioxus*, dessen Hirn nur dem Hinterhirn und Nachhirn der übrigen Wirbelthiere entspricht. Die Grundlagen für die höheren Sinnesorgane sind noch nicht vorhanden.

Die im Vergleich zum *Amphioxus* schon ziemlich complicirte, im Sinn aller höheren Vertebraten angelegte Organisation des Querder-Gehirnes zwingt uns anzunehmen, dass eine lange Reihe von Zwischenformen bestanden haben muss, welche den allmäligen Uebergang zwischen beiden Thieren vermittelten. Gleichwohl aber ist die Entwicklungsstufe des *Ammocoetes*-Gehirns eine noch so niedrige, gewissermaassen embryonale, dass wir erwarten dürfen, an der Hand derselben eine sicherere Lösung principieller Fragen zu gewinnen, als dies bei höheren Formen der Fall ist. Bei letzteren praevaliren diejenigen Gehirnthteile, welche als Centren des Intellectes und der höheren Sinnesorgane unbedingt als secundär erworben aufzufassen und deshalb auf die ursprünglichen Verhältnisse nur schwer oder gar nicht reducirbar sind.

Der medullare Character ist mit einem Wort verwischt und es sind, wenn ich mich eines geologischen Ausdrucks bedienen darf, Verwerfungen eingetreten, welche sich im Gehirn des *Ammocoetes* theils noch gar nicht, theils nur schwach documentiren.

So stellt z. B. die *Medulla oblongata* weitaus den grössten Abschnitt dar, ja sie praevalirt so stark, dass sie sich bei ganz jungen Exemplaren zu der Summe aller übrigen Hirnregionen verhält wie 2:1 oder gar wie 3:1. Dem entsprechend traten also diejenigen Abschnitte, welche bei höheren Vertebraten

in ihrer späteren Entwicklung eine Hauptrolle spielen, wie z. B. die Hemisphären, das Zwischen- und Mittelhirn noch sehr in den Hintergrund.

Ein weiterer Beweis für den primitiven Character liegt in dem Umstand, dass die Spinalnerven ganz wie bei *Amphioxus* und Hai-Embryonen in alternirender Weise von der Medulla entspringen und ebenso die skeletogene Membran durchbohren. Damit stimmt auch, wenn man die von Langerhans an *Petromyzon Planeri* gewonnenen Resultate auf *Ammocoetes* übertragen darf, der histologische Bau; ja wir haben allen Grund anzunehmen, dass er sich am Querder-Gehirn als noch einfacher herausstellen wird, wofür schon ein Vergleich der makroskopischen Verhältnisse beider Entwicklungsformen und namentlich das Verhalten der spinalartigen Hirnnerven deutlich genug spricht.

Der *Hypoglossus* lässt sich auflösen in vier dorsale und ebenso viel ventrale, der *Vagus* + *Glossopharyngeus* in vier dorsale und drei ventrale Wurzeln. Fasst man den *Facialis* + *Acusticus*, den *Trigeminus* + *Abducens*, sowie endlich den *Oculomotorius* + *Trochlearis* als je einen Nerven (*Balfour*, *Schwalbe*) mit dorsaler und ventraler Wurzel auf, so kann man sagen, dass auf den Kopf des *Ammocoetes* elf Neuromeren in spinalem Sinn entfallen.

Diese Zahl übertrifft diejenige der Selachier, welche *Balfour* in maximo auf acht, *Gegenbaur* auf mindestens neun berechnet, um drei resp. um zwei. Dies darf uns im Hinblick auf die ungleich niedrigere Stellung des *Ammocoetes* im System nicht befremden, zumal da *Amphioxus* auf eine ursprünglich noch viel grössere Anzahl von Kopfsegmenten hinweist und auch nach *Balfour's* Beobachtungen der *Vagus* bei *Scyllium* u. A. mit mehr als zwölf wohl differenzirten Wurzeln entspringt, die sich erst secundär zu vier Strängen vereinigen.

In schroffem Gegensatz dazu steht die *Götte'sche* Ansicht, wornach der *Vagus* nur einem einzigen Nerven entsprechen soll.

Dem Mitgetheilten zu Folge ist der *Hypoglossus* nicht mehr im Sinn einer motorischen *Vagus*wurzel, sondern als ein für sich bestehender, aus ventralen und dorsalen<sup>1)</sup> Elementen sich aufbauender Nerven-

<sup>1)</sup> Bei den übrigen Wirbelthieren, ja wahrscheinlich schon bei *Petromyzon*, gehen diese verloren und nur die ventralen Wurzeln erhalten sich.

complex aufzufassen. Ebenso enthält auch der Vagus beiderlei Elemente.

Diese natürliche, a priori zu postulirende Auflösung in spinalartige Nerven mit oberer und unterer Wurzel gereichte mir zu um so grösserer Genugthuung, da ich mich nie vertraut machen konnte mit der Ansicht Balfour's<sup>1)</sup>, welcher in dem bei Hai-Embryonen nachgewiesenen dorsalen Ursprung sämtlicher spinalartigen Hirnnerven ein Ueberbleibsel des bei Amphioxus bestehenden Verhaltens erblickt. Bei letzterem existiren nämlich einzig und allein dorsale Spinalnerven, welche beiderlei Elemente, motorische und sensible in sich vereinigen. Demgemäss werden die vorderen oder ventralen Wurzeln der übrigen Vertebraten von dem genannten Forscher als erst „secundär erworben“ aufgefasst.

Ich kann mir nun nicht denken, wie gerade in einem so stark modificirten Organ, wie im Gehirn, jene primitiven Verhältnisse sich erhalten haben sollten. Wenn irgend wo — so sollte man doch meinen — eine Verschiebung der ursprünglichen Elemente stattfindet, so muss diese am ehesten hier erwartet werden. — Jedenfalls aber müssten wir, falls überhaupt eine Fortvererbung vom Amphioxus aus im obigen Sinn stattfindet, im Querdergehirn dieselbe zum Ausdruck kommen sehen. Hier ist aber Nichts davon nachzuweisen und so möchte ich die betreffenden Bildungen bei Selachiern als secundäre und nicht als ursprüngliche betrachten. Sie stellen meiner Auffassung nach schon eine dritte Entwicklungsphase dar; die erste ist jene des Amphioxus, wo nur dorsale Wurzeln figuriren, die zweite diejenige von Ammocoetes, wo schon ventrale Wurzeln aufgetreten sind, welche sich, mit den dorsalen in regelmässiger Weise bei ihrem Durchtritt durch die skeletogene Schicht alternirend, bis zum Acusticus und Facialis fortsetzen, die dritte Stufe endlich wird durch alle übrigen Wirbelthiere, von den Selachiern an, repräsentirt. Bei ihnen haben in Folge grösserer Differenzirung der centralen Herde auch die Nervenwurzeln insofern eine Modification ihres ursprünglichen Verhaltens erfahren, als sie schon gemischt aus der Medulla oblongata entspringen und so als aus

---

<sup>1)</sup> Schwalbe l. c. hat sich neuerdings Balfour hierin angeschlossen.

einer Concreescenz ventraler und dorsaler Elemente hervorgegangen betrachtet werden können.

Ich werde darin durch Rohon (Ueber den Ursprung des N. vagus bei Selachiern, Arb. d. zool. Inst. zu Wien, Heft I) noch wesentlich bestärkt, indem er nachweist, dass „die graue Masse des Nachhirns und Rückenmarks bei Selachiern einerseits an die Cyclostomen, andererseits an die höheren Vertebraten sich anschliesst“. „Es enthält die graue Masse des Selachier-Rückenmarkes in ihrer Zellsäule die einfachsten Zustände des Vorderhirnes, wie sie bei Cyclostomen vorkommen, in der reticulären Substanz und dem einfachen Hinterhirn die Uebergangsstufen zu den weiteren Differenzirungen, wie sie die höheren Vertebraten, beziehungsweise die Säuger aufweisen“.

An einer andern Stelle spricht es Rohon geradezu aus, dass „der Complex der hinteren Vaguswurzeln (Carl Gegenbaur's) ein gemischtes System von hinteren und vorderen Wurzeln repräsentirt, demnach auch zum Theil den vorderen, zum Theil den hinteren Spinalwurzeln entspricht“.

Zwei Punkte in den vorliegenden Untersuchungen harren noch der Erledigung: erstens, eine genaue histologische Bearbeitung des *Ammocoetes*-Gehirnes und zweitens eine erschöpfende Darstellung der peripheren Verbreitung sämtlicher Kopfnerven, vor Allem derjenigen des Vagus und Hypoglossus im Bereich des Kiemenapparates.

Für beide habe ich bis jetzt noch nicht die genügende Zeit gefunden und erst wenn diese Lücke ausgefüllt sein wird, kann das letzte Wort gesprochen werden.

---

## Erklärung der Tafel.

---

### Fig. 1—7.

- Fig. 1. Die Myomeren des Kopfes eines Querders von 8 M. Länge.  
„ 2. Die Myomeren des Kopfes eines ausgewachsenen Querders.  
„ 3. Dorsale Ansicht des Gehirns von Ammocoetes.  
„ 4. Ventrale Ansicht des Gehirns von Ammocoetes mit den Kopfnerven und den Gehörkapseln.  
„ 5. Ventrale Ansicht des Gehirnes von Petromyzon Planeri mit den Kopfnerven.  
„ 6. Dorsale Ansicht desselben Objectes.  
„ 7. Sagittalsehnitt durch den Kopf von Ammocoetes.

---

Ueber die näheren Bezeichnungen vergleiche den Text!

---

Alle Figuren sind unter starker Lupe gezeichnet.

---



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: [NF\\_7](#)

Autor(en)/Author(s): Wiedersheim Robert Ernst Eduard

Artikel/Article: [Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri mit besonderer Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. 1-24](#)