DER TRIGEMINO-FACIALIS-KOMPLEX VON LOTA VULGARIS

VON

DR. N. GORONOWITSCH
PUSCHKINO, RUSSLAND.

MIT TAFEL I UND II.

Die vorliegende Arbeit versucht, die von Mayser (5) in seinen grundlegenden Untersuchungen festgestellten Komponenten der proximalen Kranialnerven der Knochenfische mit den von mir bei *Acipenser ruthenus* beschriebenen zu vergleichen. Für eine sichere Lösung dieser Aufgabe schien mir vor Allem (6. S. 428) eine erneute Untersuchung des peripherischen Verhaltens der Nervenstämme des Trigemino-Facialis-Komplexes bei Knochenfischen nothwendig. Indem ich jetzt diese Lücke für *Lota* und *Esox* erfüllt zu haben glaube, kann ich die im Laufe des phyletischen Entwickelungsprocesses bei Knochenfischen erworbenen Einrichtungen von Standpunkten, welche uns das relativ primitive Verhalten des Knorpelganoiden liefert, zu beurtheilen versuchen.

Für eine vergleichend-anatomische Arbeit dieser Art ist eine in's Detail greifende Untersuchung der Histologie der Oblongata nicht von grosser Bedeutung. Daher ist auch die histologische Untersuchung der Oblongata von *Lota* in vorliegender Arbeit nur so weit geführt, als eine sichere Identificirung der Hauptbahnen der Nervenkomponenten bei *Lota*, Cyprinoiden (Mayser) und *Acipenser* es für nothwendig erwies. Dem entsprechend ist auch die Technik auf die für die Untersuchung der Markfaserbahnen so vorzügliche Methode von Weigert und die von mir früher geübte Karmintinktion beschränkt worden. Die Weigert'sche Färbungsmethode erlaubte mir, meine früheren Angaben über die Kranialnerven von *Acipenser* in wichtigen Punkten zu erweitern und zu verbessern. Der Kürze wegen werde ich in Folgendem die nach Weigert bearbeiteten als H. Serien, die Karminserien als C. Serien bezeichnen.

Die Wahl von *Lota* als Untersuchungsobjekt ist durch manche Vortheile, welche diese von Mayser nicht untersuchte Form für die Präparation der peripheren Nerven aufweist, bestimmt. Die breite Schädelhöhle und die weiche Konsistenz mancher Schädelknochen von *Lota* erleichtern besonders die Präparation der intrakranialen Strecke des Nervenkomplexes.

I. Ergänzende Untersuchungen über die Kranialnerven von Acipenser ruthenus.

Eine anatomische Beschreibung der Oblongata von *Acipenser ruthenus* ist in meiner früheren Arbeit (6, S. 429) gegeben. Hier sollen nur diejenigen Verhältnisse, welche zur Erläuterung des Folgenden dienen können, hervorgehoben werden. Die Oblongata von *Acipenser* unterscheidet sich von der Oblongata eines Knochenfisches hauptsächlich durch die ausserordentliche Länge der Rautengrube. Es ist dies ein sehr primitiver Charakter, welcher an das uns aus der Arbeit von Gegenbaur (2) bekannte Verhalten der Oblongata von *Hexanchus* erinnert. Ferner sind am Boden des Ventriculus IV bei dem Knorpelganoiden und bei *Hexanchus* keine unpaarigen Gebilde wie etwa der Lobus impar einiger Knochenfische ausgebildet. Bekanntlich fehlt auch der Lobus impar bei *Amia* sowie einigen Knochenfischen, z. B. bei *Esox*. Dadurch dokumentirt sich dieser Lobus als eine sekundäre Einrichtung (14, S. 35). Die durch eine Reihe von mehr oder weniger deutlich segmental angeordneten Anschwellungen markirten Lobi vagales von *Acipenser* vervollständigen die Aehnlichkeit der Oblongata der Knorpelganoiden mit der der Notidaniden auffallend.

Der Mittellinie der Rautengrube entsprechend, verlaufen die bilateral symmetrischen hinteren Längsbündel. Auf der Höhe des Austritts des N. Facialis angelangt, senden diese Bündel seitliche Abzweigungen ab, welche die Wand der Oblongata durchziehen und als motorische Wurzeln des Facialis austreten. Lateral von den hinteren Längsbündeln verlaufen zwei tiefe Längsrinnen, welche von mir als Vorderhornrinnen bezeichnet wurden (vergl. Fig. 4, 6, 7, 13 und 14 *Vr*, die hinteren Längsbündel *Hl*).

Diese Rinnen sind wichtige Gebilde für die Ermittelung der Lage des Vorderhornes. Der Anfang der Rinnen liegt in der Uebergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata; sie durchziehen proximalwärts die ganze Strecke der Oblongata, in welcher die motorischen Centra der segmentalen Kranialnerven zu treffen sind. Die Rinnen schneiden tief in die graue Substanz der Vorderhörner ein. Durch dieselben wird demnach die Lage des Vorderhornes genau markirt. An den Stellen der Oblongata, an welchen die graue Substanz der Vorderhörner durch Längs- und Bogenfaserbahnen in zerstreute Inselchen zertheilt ist, kann man dennoch ganz genau erkennen, welche motorischen Zellen dem Vorderhorngebiete und welche den lateralen, von mir als „Zwischenzellen" bezeichneten Gruppen angehören (6, S. 502). Alle motorischen Zellen, welche ventral von der Vorderhornrinne liegen, sind gewiss Vorderhornzellen. Die Präcision, mit welcher man in der Oblongata von *Acipenser* die Gebilde des Vorderhornes erkennen kann, erlaubte mir, die Vorderhornfasern der Kopfnerven in meiner früheren Arbeit nachzuweisen.

In den distalen Abschnitten der Rautengrube bilden die Lobi vagales leistenförmige Vorsprünge, welche in die Höhle des Ventriculus IV ragen (Fig. 14 *Lvg*). Hier bestehen die Lobi aus grauer Substanz. Proximalwärts von der Austrittsstelle

des Glossopharyngeus aber wird die graue Substanz allmählich durch Längsfaserbahnen verdrängt. Diese Bahnen bilden zwei Stränge, welche mit einer absteigenden Cerebellumbahn lateral umbiegen und als dorsale Wurzeln des Facialis austreten (Fig. 4 *Frd*). Die graue Substanz der Lobi vagales ist als Centrum, aus welchem die Hauptkomponenten der sensorischen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und, wie wir weiter sehen werden, auch anderer Nerven sich sammeln, zu betrachten. Demnach bezeichet der Terminus Lobi vagales die volle Bedeutung dieser grauen Substanzgebilde nicht. In den distalen Abschnitten der Rautengrube sind die Lobi die am meisten dorsal liegenden Gebilde der Oblongata; proximal werden sie allmählich durch je ein System von Längsfaserbahnen, durch die von mir genannten dorsolateralen Stränge (Fig. 14 *Dl*), überdeckt. Weiter proximal werden letztere durch die Cerebellarleisten dorsal überlagert. Diese Leisten sind als distalwärts in das Gebiet des Nachhirnes sich fortsetzende Gebilde des Cerebellums zu betrachten. Die Struktur der Cerebellarleisten ist die des Rindengewebes des Cerebellums (6, S. 537). In den proximalsten Abschnitten der Oblongata schliesslich (Fig. 4) erscheinen dorsal von den Cerebellarleisten (*Cl*) paarige Gebilde von grauer Substanz (*Lt*), aus welchen die Fasern der dorsalen Wurzeln des Trigeminus II sich sammeln; es sind die Lobi Trigemini.

Die segmentalen Kranialnerven von *Acipenser* bestehen aus diskreten dorsalen feinfaserigen und ventralen dickfaserigen Wurzeln (vergl. 6. Taf. XVII Fig. 9). Um die Uebersicht der homodynamen Bestandtheile der Wurzeln zu erleichtern, ist es demnach möglich, mit der Beschreibung der Komponenten aller dorsalen Wurzeln anzufangen. In den distalen Querschnittsebenen der Oblongata, wo die Lobi vagales noch völlig aus grauer Substanz bestehen, zeigen die Bogenfasern folgende Verhältnisse (Fig. 14 *Bf*):

Der Verlauf der Bogenfasern ist bei Knorpelganoiden nicht auf eine bestimmte Stelle der Raphe ant. wie bei Knochenfischen (Commissura Ac. Mauthneri) limitirt; sie durchziehen die Raphe in zerstreuten Bündeln in beliebigen Höhen derselben, aber ventral von den hinteren Längsbündeln.

a) Einige Bündel dieser Fasern erscheinen plötzlich zwischen den Längsfaserbahnen der Vorderstränge, welche unmittelbar ventral von den hinteren Längsbündeln verlaufen. Diese Bündel durchkreuzen die Raphe ant. und ziehen dorsalwärts zum Lobus vagi. In die graue Substanz des Lobus angelangt, zerstreuen sich die Bündel in einzelne Fasern (Fig. 14 *Bf'*). Diese Kategorie von Bogenfasern entsteht durch eine medianwärts gerichtete Umbiegung von Längsfaserbahnen.

b) Einige Bündel durchziehen den Lobus Vagi und gesellen sich direkt zu den austretenden Fasern der dorsalen Wurzel des Nerven. Auf H.-Serien ist dies leicht nachzuweisen.

c) Oefter durchziehen die Bündel den Lobus vagi und verlaufen zu den Längsbahnen des dorso-lateralen Stranges.

d) Auf C.-Serien konstatire ich, dass einige Komponenten der Bogenfasern aus der Substanz des Vorderhornes kommen und die Raphe durchkreuzen.

e) Die Bogenfasern, welche die ventralen Abschnitte der Raphe durchkreuzen, entstehen durch eine medianwärts gerichtete Umbiegung von feinen Längsfaserbahnen der ventro-medialen Abschnitte der Vorderstränge. Weiter steigen diese Bündel dorsalwärts, indem sie meistens in den peripherischen Schichten der Oblongata verlaufen. Diese Bündel gesellen sich zu den Längsbahnen des Dorsolateralstranges sowie zu dem ventral von Letzterem verlaufenden Systeme γ (vergl. Fig. 14 γ).

Im Lobus vagi entstehen zwei Sorten von Fasern[1]). Die meisten konvergiren aus allen Abschnitten des Lobus und gruppiren sich allmählich in Bündel. Aus der Vereinigung solcher Bündel bildet sich die Hauptmasse der sensorischen Wurzel des Nerven (Fig. 14).

Eine andere Gruppe von Fasern (Fig. 14 *A*) wendet sich dorso-lateral und verläuft zum Dorsolateralstrang; zu dieser letzteren Gruppe rechne ich auch solche Fasern, welche ventro-lateral zu System γ verlaufen. In den Austrittsebenen des Vagus sind diese Fasern selten zu treffen. Die dorsale Wurzel des Vagus wird also aus folgenden Komponenten gebildet:

a) aus Fasern, welche aus der grauen Substanz der Lobi vagales sich sammeln,

b) aus Bogenfasern, welche die Raphe durchziehen. Sie bilden ein viel geringeres Kontingent der dorsalen Wurzel. Mit meinen Untersuchungsmethoden konnte ich die centralen Ursprungsstätten dieser Fasern nicht genauer ermitteln.

Im Gebiete des Glossopharyngeus sind das Verhalten der Bogenfasern, sowie die Bestandtheile der dorsalen Wurzel des Nerven dieselben wie beim Vagus.

Proximalwärts von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus findet man auf Querschnitten des Lobus vagi eine immer mehr wachsende Anzahl von Längsfasergruppen, welche inselartig in der grauen Substanz des Lobus zerstreut liegen. Diese Markfaserbahnen ersetzen proximalwärts die graue Substanz fast vollständig. Ein Rest derselben bleibt jedoch im Centrum des Längssystems bis zu den Austrittsebenen des Facialis erhalten (Fig. 4 *Lvg.*). Die betreffenden Längsfaserbahnen bilden das Hauptkontingent der dorsalen Wurzel des Facialis. Auf gut orientirten horizontalen H.-Serien sieht man, dass die Faserbündel des Facialis (*r. d.*) aus den proximalen Abschnitten der grauen Substanz der Lobi vagales sich sammeln. In ihrem proximalen Verlaufe bilden sie paarige Längsfaserstränge, in welchen die einzelnen Bündel schraubenförmig durch einander gewunden sind.

In den Querschnittsebenen der proximalen Abschnitte der Lobi vagales ist das Verhalten der Bogenfasern dasselbe wie in den distalen. Es ist leicht nachzuweisen, dass die medialen Gruppen dieser Fasern zum Längsfasersystem des Facialis (*r. d.*) verlaufen. Ein Theil dieser Fasern ist sicher ungekreuzt und kommt aus der grauen Substanz des Vorderhornes (C.-Serien vergl. 6. S. 505). Weitere Untersuchungen

---

1) Es wäre richtiger, die Beschreibung des Verlaufes der centripetalen Bahnen von der Peripherie aus zu beginnen. Um den Vergleich meiner Angaben mit den Angaben anderer Arbeiten nicht unnöthig zu erschweren, behalte ich jedoch die ältere Beschreibungsweise bei.

zeigten mir, dass meine vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht, ein Theil der Fasern des Facialis (*r. d.*) komme aus einer Gruppe von Zellen *Az* (6. S. 506.), unrichtig ist. Einen Theil seiner Fasern bekommt der Facialis (*r. d.*) durch ein absteigendes System, welches, wie von mir richtig angegeben, aus dem Cerebellum kommt, Höchst wahrscheinlich sind diese auf- und absteigenden Systeme der sensorischen Wurzeln der Kranialnerven von *Acipenser* ein Ausdruck der Bifurkation der in die Oblongata eintretenden sensorischen Fasern. Dies konnte jedoch nicht sicher ermittelt werden.

Die dorsale Wurzel des Facialis besteht also aus folgenden Komponenten:

a) aus Fasern, welche aus den proximalen Abschnitten der Lobi vagales sich sammeln,

b) aus medialen Gruppen von Bogenfasern, von denen ein Theil ungekreuzt ist.

c) aus einem absteigenden System, welches aus dem Cerebellum kommt.

Die dorsale Wurzel des Trigeminus II sammelt sich hauptsächlich aus der grauen Substanz des Lobus trigemini. Die Struktur dieses Lobus ist derjenigen der Lobi vagales sehr ähnlich. Man trifft hier öfters mittelgrosse Ganglienzellen an (Fig. 4). Ich bezweifle, dass die Fortsätze dieser Zellen direkt in die Nervenfasern übergehen (Vergl. 16, S. 512). Die graue Substanz des Lobus trigemini und die des Lobus vagi sind vollkommen von einander abgetrennt; zwischen beiden liegen die distalen Abschnitte der Cerebellarleisten (Fig. 4 *CL*). Beide Gebilde können demnach bei Knorpelganoiden als vollkommen von einander gesonderte Centra aufgefasst werden. Der sogenannte Lobus impar trigemini der Cyprinoiden steht dagegen bekanntlich in innigster Verbindung mit den Lobi vagales. Der Lobus impar der Cyprinoiden ist demnach als eine Differenzirung der grauen Substanz der proximalsten Abschnitte der Lobi vagales zu betrachten.

Die Lobi vagi et trigemini von *Acipenser* sind durch Faserbahnen *bft*, welche medial von den Cerebellarleisten verlaufen, verbunden. Ein Theil dieser Bahnen bildet sich aus medialen Bogenfasern, ein anderer Theil aus Fasern, welche unzweifelhaft aus den Lobi vagales kommen. In den proximalen Querschnittsebenen, wo die Lobi vagales eine faserige Struktur haben (Facialis r. d.), kann man öfters beobachten, wie einige dieser Faserbündel in der Richtung der Cerebellarleisten abbiegen und zu den medial von den Leisten verlaufenden Bahnen sich gesellen. Auf H. Serien finde ich, dass ein Theil der Bahnen *bft* in Längsbündel, welche ventral vom Lobus trigemini verlaufen, sich gruppirt. Manche dieser Längsbündel treten mit der dorsalen Wurzel des Trigeminus II aus, andere zerstreuen sich in der Substanz des Lobus, wie es für einen Theil der Bogenfasern, welche zum Lobus vagi verlaufen, oben beschrieben ward. In den Querschnittsebenen des austretenden Nerven ist auf H. Serien leicht ein direkter Uebergang von Faserbahnen *bft* in die austretende Wurzel nachzuweisen. Ein Theil der Fasern *bft* wird durch Zellen Purkinje's aus der ventralen und dorsalen Gruppe unterbrochen, was schon früher von mir beschrieben wurde (6, S. 512 u. 537). Ich vermuthe, dass die peripherischen Ausläufer einiger von diesen Zellen direkt zu den austretenden Nervenfasern sich

gesellen. Dies ist an den Fortsätzen von zwei dorsalen Zellen auf Fig. 4 *Pzd* zu sehen. Viel klarer sind ähnliche Verhältnisse bei der Bildung der dorsalen Wurzel des Trigeminus I ausgesprochen. Die meisten Zellen von Purkinje senden ihre reich verzweigten Fortsätze in die Cerebellarleisten.

Die dorsale Wurzel des Trigeminus II besteht also:

a) aus Fasern, welche aus der grauen Substanz des Lobus trigemini sich sammeln,

a') höchst wahrscheinlich aus Fasern, welche aus den proximalen Abschnitten der Lobi vagales kommen,

b) aus medialen Bogenfasern,

c) aus besonderen, durch Zellen unterbrochenen Bahnen.

Auf H. Serien finde ich, dass das Hauptkontingent der dorsalen Wurzel des Trigeminus I durch einen Theil des Systems γ geliefert wird. Der dorsolaterale Strang wird, wie oben bemerkt, zum Theil aus Bogenfasern gebildet, welche die Substanz der Lobi vagi durchkreuzen. Ein grösseres Kontingent dieser Bahn bilden die peripher in der Oblongatawand verlaufenden Bogenfaserbündel. Ein Theil dieser Letzteren gesellt sich auch zu dem ventral verlaufenden System γ (Fig. 14). Ein noch grösseres Kontingent bekommt der Dorsolateralstrang durch die Fasern *A*, welche aus der Substanz des Lobus sich sammeln. Das System γ wird schon in der Uebergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata durch seinen histologischen Charakter von den umgebenden Längsbahnen der Seitenstränge different. In diesen distalen Querschnittsebenen wird es zum Theil durch die Bogenfasern dieser Gegend gebildet, höchst wahrscheinlich aber auch durch Fasern, welche ungekreuzt aus dem Vorderhorne kommen. Proximal gesellen sich zum System γ noch Fasern, welche aus dem Lobus vagi stammen (vergl. Fig. 14; die Fasern unmittelbar ventral von *Vgd*). In den Austrittsebenen des Vagus ist das System γ durch die dorsal-lateral ziehenden Bündel des Nerven vom Dorsolateralstrange getrennt. Stellenweise kann man einen Uebergang von Faserbündeln aus dem ventralen in das dorsale System konstatiren. Proximal von der Glossopharyngeus-Region geschieht dieser Uebergang von Fasern in grossen Massen.

Daraus erklärt sich, dass trotz der konstanten Zufuhr von Elementen durch die Bogenfasern sowie durch die aus den faserigen Abschnitten des Lobus vagi kommenden Bündel die Querschnittsfläche des Systems γ proximal nicht wächst. Die Schnittfläche des Dorsolateralstranges wächst dagegen sehr rasch. Die Zufuhr von Faserbündeln aus dem faserigen Abschnitte des Lobus vagi hört in den Querschnittsebenen des Austrittes des Nervus lateralis auf. Proximalwärts besteht der laterale Abschnitt des Systems γ aus mehreren breiten, von den umgebenen Bahnen gut histologisch charakterisirten Bündeln (Fig. 4). Dadurch, dass der mediale Abschnitt des Systems γ viele marklose Fasern enthält, wird er von den umgebenden Bahnen weniger different. In den Ebenen des Austrittes des Trigeminus I bildet der laterale Abschnitt des Systems γ das Hauptkontingent der dorsalen Wurzel des Nerven. Ein Theil der Bündel des lateralen und der ganze mediale Abschnitt (Fig. 7 γ, γ) ver-

laufen, wie von mir früher angegeben, zum Cerebellum (6, S. 508 u. 542). Das Verhalten des Dorsolateralstranges zum N. l. lateralis und Acusticus ist von mir früher beschrieben worden (6, S. 10).

Die dorsale Wurzel des Trigeminus I wird noch durch eine aus dem Cerebellum kommende Faserbahn verstärkt (6, S. 513). Einen dritten Komponenten bilden die Bogenfasern, welche direkt unter dem Ependymepithel des Ventriculus IV verlaufen (Fig. 7). Es handelt sich um sehr feine Fasern; auf C. Serien finde ich, dass ein Theil derselben ungekreuzt aus dem Vorderhorne kommt. Einige dieser Fasern sind unzweifelhaft durch Zellen unterbrochen (vergl. *Pz* 2, *Pz* 1). Der distale Fortsatz der spindelförmigen Zelle richtet sich dabei gegen die Austrittsstelle des Nerven (vergl. *Pz* 1). Analoge, durch spindelförmige Zellen unterbrochene Bahnen fand ich, wie oben erwähnt, an der dorsalen Wurzel des Trigeminus II.

Die dorsale Wurzel des Trigeminus I besteht also:

a) aus dem grössten Theile des lateralen Abschnittes des Systems γ. Dieser Komponent zeigt analoge centrale Ursprungsstätten wie die sub a und a_1 notirten Komponenten des Trigeminus II r. dors. Ein Theil der Bahnen des Systems γ sammelt sich nämlich aus der grauen Substanz des Lobus vagi;

b) aus medialen Bogenfaserbahnen;

c) aus einem vom Cerebellum absteigenden Systeme;

d) aus durch Zellen unterbrochenen Fasern.

Die motorischen Wurzeln des Vagus und Glossopharyngeus zeigen ein identisches centrales Verhalten. Einige Fasern, welche in den dorsolateralen Abschnitten der hinteren Längsbündel verlaufen, wenden sich ventralwärts und bilden Gruppen von Längsfasern, welche in der grauen Substanz des Vorderhornes eine Strecke weit proximalwärts ziehen (vgl. Fig. 14; die Inselchen von Längsfasern im Vorderhorne). In verschiedenen Querschnittebenen des Austritts des Vagus und Glossopharyngeus wenden sich diese Bündel dorsolateral und gesellen sich zu den austretenden motorischen Faserbahnen der betreffenden Nerven. Oefter sieht man, wie die Fasern der hinteren Längsbündel die Rinne des Vorderhornes umkreisen und direkt, ohne eine aufsteigende Bahn zu bilden, zur ventralen Wurzel gelangen (Fig. 14 u. 6). Durch die beschriebenen Fasern wird das Hauptkontingent der motorischen Wurzeln gebildet. Ein vollkommen analoges Verhalten zu den hinteren Längsbündeln resp. zu den dorsomedial verlaufenden Längsbahnen der Vorderstränge zeigen die motorischen Wurzeln der Spinalnerven bei *Acipenser* (6, S. 493 mediale Fasern) sowie bei den Knochenfischen (vgl. Haller 13, S. 85).

Ein anderer wichtiger Komponent der motorischen Wurzeln wird durch Fortsätze der motorischen Zellen gebildet. In meiner früheren Arbeit (6, S. 503) sagte ich: „Die Fortsätze der motorischen Zellen des Vorderhornes sind bis zu den Bündeln dieser Fasern sicher zu verfolgen."

Die Richtung der Fortsätze der Zellen des Vorderhornes ist eine dreifache (Fig. 6 *C. ant*). Ein Theil derselben ist gegen die hinteren Längsbündel gerichtet, wo sie

ohne Zweifel in Längsbahnen sich umwandeln. Letzteres kann man aus den motorischen, aufsteigenden Bahnen des Facialis nachweisen. Ein anderer Theil der Fortsätze verliert sich in den Verzweigungen der grauen Substanz der Vorderhörner. In den Austrittsebenen der motorischen Bündel sieht man endlich, dass manche Fortsätze der grossen Zellen des Vorderhornes sich zu den austretenden Bündeln gesellen, wie es für zwei Zellen des Vorderhornes auf Fig. 6 dargestellt ist.

Die motorischen Centren des Vagus und Glossopharyngeus sowie anderer Kranialnerven bleiben nicht auf die ventralliegenden Gebilde des Vorderhornes beschränkt. Man findet auch Gruppen von offenbar motorischen Zellen, welche dorsal von der Vorderhornrinne liegen (Fig. 6 *Zz*). Diese Zellen hatte ich schon früher beschrieben und nannte dieselben ‚Zwischenzellen' (l. cit. S. 502). Diese Zellengruppen erscheinen in der Uebergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata, wo sie im Cervixtheile des Cornu ant. gelagert sind. In proximalen Schnittebenen steigen sie allmählich dorsal und entfernen sich dadurch von den Gebilden des eigentlichen Vorderhornes. Da die Zwischenzellen in distalen Abschnitten der Oblongata von *Acipenser* offenbar zu den Elementen des Vorderhornes zu rechnen sind, so sehe ich keinen Grund ein, dass dieselben als specifisch verschieden von den Vorderzellen zu betrachten seien. Die Fortsätze der Zwischenzellen sind zum Theil direkt dorsalwärts gerichtet und verlieren sich unter den sehr feinen marklosen Bahnen, welche unter dem Epithel des IV. Ventr. zum Lobus vagi verlaufen. Ein anderer Theil der Fortsätze gesellt sich zu den austretenden motorischen Fasern des Vagus und Glossopharyngeus. Ein dickes Bündel von marklosen Fasern, welches durch die Fortsätze der Zwischenzellen gebildet ist, verläuft lateral (Fig. 6 *Fz*). Ich konnte dieses Bündel stellenweise bis zur Peripherie der Oblongata verfolgen, wo es plötzlich verschwindet. Wahrscheinlich wandelt sich das Bündel in Längsbahnen um. Ich vermochte jedoch hierüber keine sichere Beobachtung zu gewinnen.

Auf wenig differenzirten Weigert'schen Präparaten bleibt dieses Bündel von marklosen, lateralen Fortsätzen genügend gefärbt, um nachgewiesen zu werden. Solche lateral gerichtete Bündel von Fortsätzen der motorischen Zellen trifft man nur in den Querschnittebenen des Austrittes eines motorischen Nerven (Fig. 9 *Lota Fz.*). Die motorischen Wurzeln des Vagus und Glossopharyngeus werden also aus folgenden Komponenten gebildet:

a) aus den nervösen Fortsätzen der Vorderhornzellen,

a,) aus den Fortsätzen der Zwischenzellen,

b) aus Fasern, welche durch die hinteren Längsbündel geliefert werden. Diese Fasern werden wahrscheinlich in distalen Ebenen durch die Fortsätze der motorischen Zellen der Vorderhörner dem hinteren Längsbündel zugeführt. Die Fortsätze wandeln sich dabei in aufsteigende Bahnen um, welche nach kürzerem oder längerem Verlaufe zu den austretenden motorischen Wurzeln sich gesellen. Für die motorische aufsteigende Bahn des Facialis der Fische ist ein solches Verhalten längst bekannt. Dieser Komponent, welcher für alle segmentalen Kranialnerven von *Acipenser*

nachzuweisen ist, entspricht vollkommen den medialen Fasergruppen der motorischen Spinalnerven (6, S. 493).

Das centrale Verhalten der motorischen Wurzeln des Facialis wurde schon früher von mir beschrieben und in Bezug auf die Vorderhornfasern dabei Folgendes hervorgehoben (l. cit. S. 498): „Mitunter findet man, dass die Fortsätze der motorischen Zellen bis zu den Fasern des Facialis zu verfolgen sind". Die ventrale Wurzel des Nerven wird durch eine aufsteigende Bahn, welche mit dem hinteren Längsbündel proximalwärts verläuft, gebildet. Die Fasern der Wurzel sind etwas feiner als die Fasern des hinteren Längsbündels. An der Austrittsstelle des Nerven angelangt, wenden sich die Fasern lateral, durchziehen die Vorderhornrinne dieser Gegend und treten als dickfaserige ventrale Wurzel des Facialis aus (Fig. 4 *Frv*). Nicht alle Fasern der Wurzel werden durch die Fortsätze der Vorderhornzellen geliefert; ein Theil derselben wird von den in den Vordersträngen dieser Gegend zerstreut liegenden Zellen abgegeben. Einen anderen Theil bilden die in der grauen Substanz des Vorderhornes verlaufenden Längsbahnen, welche in verschiedenen Querschnittebenen dorsal umbiegen und der aufsteigenden Facialis-Bahn (*Frv.*) sich zugesellen.

Die Bildung der motorischen Wurzel des Trigeminus II wurde in meiner früheren Arbeit z. Th. unrichtig, z. Th. sehr unvollständig geschildert. Die diesem Nerven von mir zugeschriebene, vom Cerebellum absteigende Bahn (l. cit. S. 512) gehört, wie ich mich auf H-Serien überzeugt habe, dem Acusticus an, welcher unmittelbar distal vom Trigeminus II und Facialis aus der Oblongata entspringt. Eine erneute Studie der ventralen Wurzel des Trigeminus II ergab mir Folgendes:

a) ein Theil der Fasern entsteht, was früher richtig von mir angegeben ist, aus den Zellen (Fig. 4 *C. T. IIm.*). Da diese Zellen motorische Fortsätze senden, so müssen dieselben offenbar zu der Kategorie der Zwischenzellen gerechnet werden und können nicht, was ich früher irrthümlich und zwar hauptsächlich wegen ihres Verhaltens zum Acusticus glaubte, eine besondere Stellung einnehmen. Infolge des sehr komplicirten Bildes der Schnitte dieser Gegend gelang es mir nicht, die Fortsätze der Vorderhornzellen bis zu den Bündeln, welche mit dem Nerven entstehen, zu verfolgen;

b) ferner wird ein Theil des Trigeminus II (*r. v.*) durch die Gruppen der Längsfaserbahnen (*M.* Fig. 4), welche in distalen Ebenen von dem hinteren Längsbündel sich abzweigen, geliefert. Dies ist am leichtesten auf horizontalen H-Serien zu bestätigen. Als ein analoger Komponent sind auch die Fasern *B.* zu betrachten. Sie ziehen aus der grauen Substanz des Vorderhornes dorsalwärts und verlaufen in der Richtung der austretenden Bündel. Höchst wahrscheinlich sind auch diese Fasern als Abkömmlinge der hinteren Längsbündel zu betrachten.

c) Einen grossen Theil von Fasern bekommt der motorische Trigeminus II durch die Längsbahnen, welche in den medialen Abschnitten der dorsolateralen Stränge verlaufen. Die Herkunft dieser Bahnen konnte ich nicht ermitteln. Ich bemerke hier nur, dass diese Bahnen durch die Dicke ihrer Fasern vom System γ sehr scharf sich unterscheiden. Strong (23, S. 168 u. f.) kritisirt meine Auffassung

der ventralen Wurzel des Trigeminus II und findet, dass ich keine genügenden Gründe gehabt hätte, um diesen Nerven als einen motorischen zu betrachten. Meine früheren sehr unvollständigen Angaben über die Zusammensetzung des Nerven konnten, was ich zugestehe, zu dieser Kritik Veranlassung geben. Ich muss jedoch bemerken, dass die von mir gegebene Beschreibung des Trigeminus II von *Acipenser* mit der Auffassung, wir hätten es hier mit einem rein sensorischen Nerven wie etwa mit einem N. l. lateralis zu thun, sich schwerlich verträgt. Der Nerv besteht aus einer dorsalen feinfaserigen und ventralen dickfaserigen Wurzel (vgl. Fig. 4 *Tr. II d.* u. *Tr. II v.*) und besitzt ein selbständiges Ganglion (l. cit. S. 511). Dies sind Merkmale eines spinalartigen Segmentalnerven. Uebrigens glaube ich jetzt erwiesen zu haben, dass die ventrale Wurzel des Trigeminus II eine motorische ist. Entscheidend dürften hier die Komponenten, welche durch die hinteren Längsbündel geliefert werden, sowie der Nachweis eines motorischen Centrums sein.

Die ventrale Wurzel des Trigeminus I bekommt einen Theil ihrer Bahnen durch die Fortsätze der Vorderhornzellen. Die motorischen Zellen, welche diese Bahnen liefern, liegen in mehr distalen Querschnittebenen als die Austrittsstelle des Nerven. Auf Querschnitten sind daher die centralen Verhältnisse der motorischen Bahn nicht so leicht zu demonstriren. Auf schräg-horizontalen C-Serien finde ich, dass der Nerv besteht aus:

a) dicken Fasern, welche aus der grauen Substanz des Vorderhornes kommen. Ein Theil dieser Fasern, wie aus Fig. 7 *vhz* ersichtlich, wird sicher durch die Fortsätze der Vorderhornzellen geliefert;

a,) aus Fasern, welche durch die Fortsätze der Zwischenzellen *Zz* gebildet werden. An einigen dieser Zellen sieht man einen starken Fortsatz in der Richtung der austretenden Fasern des Nerven verlaufen (*Tr. I r. v.*); der andere Fortsatz wendet sich lateral. Die Gruppen der lateralen Fortsätze bilden, wie oben beim Vagus erwähnt, ein Bündel markloser Fasern, welches fast bis zur Peripherie der Oblongata zu verfolgen ist;

b) einen grossen Theil seiner Bahnen bekommt der Trigeminus I (*r. v.*) durch die Fasern (Fig. 7 *B.*), welche in distalen Querschnittebenen von den hinteren Längsbündeln sich auszweigen und in zerstreuten Bündeln (*f, f1, f2*) proximalwärts ziehen. Ein Theil dieser Bündel gesellt sich zu den austretenden Fasern des Nerven; die übrigen verlaufen proximalwärts. Ich konnte nichts Sicheres über die weiteren Schicksale letzterer ermitteln.

Die segmentalen Kranialnerven von *Acipenser* haben, was ich in meiner früheren Arbeit genügend hervorgehoben habe, ihren primitiven Charakter völlig erhalten (l. cit. S. 467, 479). Jeder dieser fünf Nerven besteht, wie die Spinalnerven, aus einer dorsalen, feinfaserigen und einer ventralen, dickfaserigen Wurzel. Die dorsalen Wurzeln tragen Ganglien. Der Trigeminus besteht, einer von Gegenbaur geäusserten Ansicht entsprechend, aus zwei segmentalen Nerven. Die dorsalen Wurzeln dieser beiden Trigemini sind, wie wir oben gesehen haben, durch ihre centralen Verhält-

nisse sogar mehr von einander verschieden, als die dorsalen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis. Der Trigeminus II besitzt für seine dorsale Wurzel ein besonderes Centrum von grauer Substanz, den Lobus trigemini. Dadurch wird der Nerv von dem nächsten distalen Nerven, dem Facialis, different.

Trotz dieser Sonderung der dorsalen Gebilde der grauen Substanz finden wir jedoch bei den dorsalen Wurzeln der Kranialnerven dasselbe Verhalten wie bei den dorsalen Spinalnervenwurzeln. Die sensorischen Bahnen beider verbreiten sich über einen grossen Rayon der Oblongata. Die dorsalen Wurzeln aller segmentalen Kranialnerven zeigen mehr oder weniger ausgesprochene Beziehungen zur grauen Substanz der Lobi vagales. Diese Lobi, welche als eigentliche Centren des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis auftreten, sind auch als Ursprungsquellen eines Theiles der sensorischen Bahnen des Trigeminus II zu betrachten. Diese Bahnen habe ich oben sub a) beschrieben. Für den Trigeminus I ist eine Verbindung mit den Lobi vagales durch das aufsteigende System γ gegeben (Aufsteigende Trigeminus-Bahn).

Ein Vergleich der von mir aufgezählten Komponenten der dorsalen Wurzeln zeigt eine gewisse Differenz der Bestandtheile bei den proximalen und distalen Nerven. Freilich sind diese Untersuchungen mit gewissen Schwierigkeiten verbunden und man kann niemals auf eine absolute Vollständigkeit derselben rechnen.

Die ventralen Wurzeln des Trigeminus I, II und des Facialis sind auch durch ihre centrale Ursprungsstätte von einander different. Dies beweist auch, dass wir den Trigeminus II als einen selbständigen segmentalen Nerv und nicht etwa als ein Derivat des Trigeminus I oder Facialis betrachten dürfen.

Die motorischen Wurzeln aller segmentalen Nerven von *Acipenser* bekommen einen Theil ihrer Bahnen von den hinteren Längsbündeln (sub b). Identisch verhalten sich auch die ventralen Wurzeln der Spinalnerven. Ferner habe ich für die ventralen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis in meiner früheren Arbeit angegeben, dass ein Theil ihrer Fasern durch die Fortsätze der motorischen Zellen der Vorderhörner geliefert wird. In dieser Beziehung besteht also kein Unterschied zwischen den Kranial- und Spinalnerven. In vorliegender Arbeit konnte ich dasselbe Verhalten zu den motorischen Zellen der Vorderhörner auch für die Fasern des Trigeminus I nachweisen. Gleichzeitig mit meiner Arbeit (6) erschienen die Untersuchungen von His (15 a b) über die Kranialnerven von menschlichen Embryonen. Was die thatsächlichen Befunde betrifft, so stimmen im Allgemeinen unsere Arbeiten mit einander überein. His hat aber beim Embryo des am meisten entwickelten Säugethieres nicht den Austritt der motorischen Fasern des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis aus dem Vorderhorn nachweisen können. In Folge dessen ist auch seine Auffassung des segmentalen Werthes der Kranialnerven von der meinigen eine abweichende geworden. His glaubt, zwischen den segmentalen Kranial- und Spinalnerven bestehe der Unterschied, dass die ventralen Wurzeln der ersteren aus dem Seitenhorne (Zwischenzellen?), die ventralen Wurzeln der letzteren dagegen aus dem Vorderhorne kommen. Der einzige „Kranial-

nerv", welcher mit den Spinalnerven in dieser Beziehung übereinstimmen solle, sei der Hypoglossus, welcher als ein „Vorderhornnerv" zu bezeichnen sei.

Als Grundsatz der Methodik vergleichend-anatomischer Forschung gilt die Regel, dass wir als Ausgangspunkt für die Beurtheilung indifferenter Organisationsverhältnisse (Homodynamie der Kopfnerven) die primitivste uns zugängliche Form wählen müssen. Daher bringen, wie ich glaube, die Resultate einer Acipenser-Untersuchung besseres Material für die Lehre über die Homodynamie der Kranial- und Spinalnerven als eine Untersuchung an menschlichen Embryonen. Uebrigens sind in einer späteren Arbeit von Zimmermann (16) speciell für die Embryonen der Säuger (Mensch, Kaninchen) Vorderhornfasern für den Vagus und Glossopharyngeus nachgewiesen worden. Die Theorie der Seitenhornnerven stimmt demnach mit den thatsächlichen Befunden nicht überein.

Was die theoretischen Grundlagen betrifft, welche zu einer Widerlegung des „Seitenhornnerven"-Theorie dienen können, so sei hier auf die Erörterungen von Gegenbaur über den Hypoglossus (18, S. 61), welchen His als Vorderhorn-Kranialnerv betrachtet, hingewiesen. Ferner erwähne ich die kritischen Bemerkungen aus einer posthumen Arbeit von Sagemehl (17, S. 534, 540), wo unter Anderem folgender Passus besonders hervorzuheben ist: „Man kann den Vorgang, wie die Wurzeln des Hypoglossus allmählich unter den Vagus gelangen, auch in der Ontogenie der Säugethiere verfolgen, und verweise ich in dieser Hinsicht auf die von Froriep (19) gegebenen Abbildungen. Aus dieser Thatsache scheint hervorzugehen, dass die Lage des Hypoglossuskernes und der Wurzeln dieser Nerven zum Vagus eine sekundäre, im Laufe der Phylogenie erworbene ist" etc. — Es sind dies eben sekundär im Laufe der Phylogenie erworbene Einrichtungen, welche His irre geleitet haben. Im primitiven Zustande sind alle segmentalen kranialen und spinalen Nerven Vorderhornnerven, und der Hypoglossus ist durchaus kein kranialer Nerv.

II. Zur vergleichenden Anatomie der Oblongata von Acipenser ruthenus und Lota vulgaris.

Für die vergleichende Anatomie ist die Lösung der Frage von der Homodynamie der Kranial- und Spinalnerven an die Untersuchung der Kranialnerven eng gebunden. Daher findet man auch in den meisten Arbeiten, welche über die Kranialnerven handeln, mehr oder weniger glückliche Beiträge zur Lösung dieser Aufgabe. In einer Arbeit von Mayser (5), welche in jeder Hinsicht für unsere Kenntnisse der Anatomie des Gehirnes der Knochenfische als grundlegend zu betrachten ist, wird nebenbei diese Frage berührt. Nun sind aber die Knochenfische kein geeignetes Material, um uns einen indifferenten Zustand der Kopfnerven, den Zustand, wo dieselben den Typus der Spinalnerven noch völlig oder zum Theil erhalten haben, zu

zeigen. Als Endglieder des Evolutionsprocesses im Stamme der Fische zeigen die Teleostier, wie sich nachweisen lässt, tiefgreifende Umwandlungen der Kranialnerven, welche einen Vergleich mit Spinalnerven so gut wie ausschliessen. Erst wenn man diese umgeänderten Einrichtungen auf einen primitiven Typus, etwa eines Knorpelganoiden bezieht, wird es möglich, die Spuren des primitiven Zustandes auch bei Knochenfischen noch zu erkennen und ein Urtheil über die möglichen Ursachen der stattgefundenen Umwandelungen sich zu bilden.

Der spinale Typus, d. h. die Zusammensetzung eines Kopfnerven aus einer dorsalen, ein Ganglion tragenden und einer ventralen Wurzel, ist bei Acipenser für fünf Nerven, Vagus, Glossopharyngeus, Facialis, Trigeminus I und II vollkommen realisirt. Mit vollem Rechte sind daher diese Nerven als spinalartige oder als segmentale aufzufassen[1]). Alle übrigen, rein sensorischen oder rein motorischen Kopfnerven sind bei dem jetzigen Zustande unserer Kenntnisse nicht mit Spinalnerven zu vergleichen. Von einer anatomischen Untersuchung der Kranialnerven von *Heptanchus* ist vielleicht noch eine Aufklärung der Augenmuskelnerven zu erwarten.

Alle segmentalen Kranialnerven der Knochenfische, den Facialis ausgenommen, haben keine diskreten Wurzeln; sie entspringen als senso-motorische Stämme. Man trifft mitunter, dass die motorische Wurzel eines Nerven in den Stamm des nächstfolgenden Nerven gerathen kann. Die grössten Variationen beobachtet man, wie seit Stannius (3, S. 11 u. f.) bekannt, an den Stämmen des Trigemino-Facialis-Komplexes. Es ist, wie wir sehen werden, völlig irrthümlich, die Stämme, durch welche die Nerven aus der Oblongata bei Knochenfischen entspringen, Wurzeln zu nennen. Bei verschiedenen Formen kann ein und derselbe Nerv verschieden entspringen. So entspringt der Trigeminus II von *Lota* mit zwei Stämmen: der ventrale ist gemischt, der dorsale rein sensorisch. Bei *Esox* entspringt derselbe Nerv mit einem einheitlichen, gemischten Stamme. Durch alle diese sekundären Einrichtungen ist der primitive Typus der Kranialnerven bei den Knochenfischen völlig umgestaltet. Darin liegt auch die Ursache dafür, dass die für histologische Angaben so vorzügliche Arbeit von Mayser nicht Vieles für die Frage von der Homodynamie der Kranial- und Spinalnerven, ausser einer Bestätigung von dem, was für den Vagus seit Rohon (20) bekannt wurde, liefern konnte.

Die Anwendung des Terminus „Wurzel" ist bei Mayser, wie ich finde, eine willkürliche. Dieser Terminus sollte bei Kranialnerven nur in demselben Sinne wie bei den Spinalnerven Anwendung finden. Auf Fig. 13 z. B. sind Tr. I *r d* u. Tr. II *r v* wirkliche Wurzeln des Trigeminus I von *Acipenser*, weil *r d* die Summe der sensorischen und *r v* die Summe der motorischen Komponenten oder Bahnen des Nerven

1) In letzter Zeit wurde mittelst der Golgi'schen Technik ein gemischter Charakter der dorsalen Spinalwurzeln nachgewiesen (v. Lenhossek, 21). Einige motorische Fasern treten mit den dorsalen Wurzeln aus. Dieses Verhalten wird sich vielleicht auch für die Kranialnerven einer primitiven Form nachweisen lassen. Speciell für die Frage über die Homodymanie der Kranial- und Spinalnerven wäre aber dieser Nachweis nicht von grosser Bedeutung. Die Bestandtheile der dorsalen Wurzeln der Kranial- und Spinalnerven werden dabei als gemischte, die ventrale wird als rein motorische zu betrachten sein. Die in histologischer Hinsicht wichtige Entdeckung von v. Lenhossék und Cajal beeinträchtigt nur in gewissem Sinne den Bell'schen Lehrsatz.

darstellen. Mayser folgt zum Theil der Terminologie seiner Vorgänger und benutzt den Terminus Wurzel, wo es sich blos um eine Bahn oder einen Nervenkomponenten handelt.

Bei rein sensibeln Nerven, Opticus und Acusticus, werden ferner die Stämme, mit welchen diese Nerven vom Gehirn entspringen, auch „Wurzeln" genannt (5, S. 309, 339). Der Trigeminus, welchen Mayser als einheitlichen Nerven betrachtet, besteht aus folgenden „Wurzeln": a) aufsteigende Wurzel, b) absteigende Wurzel, c) dorsal gekniete Wurzel, d) transversale Wurzel. Als Homologon des Facialis ist nur die ventral gekniete Wurzel des Quintus aufgefasst (l. c. S. 304), wahrscheinlich weil der Facialis der Säugethiere ausschliesslich oder vorwiegend als motorischer Nerv auftritt. Aus der aufgezählten Reihe können bei Knochenfischen, wie später erörtert, nur die „ventral gekniete" Wurzel des Quintus, sowie die „dorsal gekniete" als ächte Wurzeln aufgefasst werden. Beide zusammen sind ein Homologon des zweiwurzeligen Facialis, i. e. des dritten segmentalen Nerven von *Acipenser*. Bei Knochenfischen treffen wir schon einen dysmetameren Zustand der Kranialnerven. Dieser Zustand dokumentirt sich in den oben erwähnten, bedeutenden Variationen der Stämme des Trigemino-Facialis-Komplexes. Auf Grund einiger Angaben (Ewart) glaube ich, dass auch bei höheren Selachiern eine Dysmetamerie der proximalen Kranialnerven nachzuweisen ist, und dass wir folglich nur von einer Untersuchung der Notidaniden Weiteres über den primitiven Zustand der Kranialnerven erwarten dürfen.

Die Oblongata von *Lota* ist von der dorsalen Seite auf Fig. 3 dargestellt. Die membranöse Decke ist abgetragen. Die Rautengrube (V) erscheint auffallend kurz. Das Epithel des Canalis centralis reicht jedoch in der Region der Gebilde *Lglph* (Lobi Glossopharyngei) bis zur dorsalen Mittellinie. Hier aber ist die Höhle des Ventr. IV durch die starke Entfaltung der grauen Substanzgebilde seitlich stark verengt und in Folge dessen spaltförmig.

In der Uebergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata erscheint auf Querschnitten allmählich die graue Substanz der Lobi vagales, welche bei *Lota* sich direkt in die medialen Abschnitte der Hinterhörner fortsetzt. Die lateralen Abschnitte der grauen Substanz der Hinterhörner setzen sich in die Oblongata fort, wo man dieselben lateral von den Lobi vagales bis zu den Querschnittsebenen der Gebilde *L. F.* (Lobi Facialis) verfolgen kann.

Die Lobi vagales sind eng an einander gelagert und stehen im innigsten Konnexe durch eine Reihe von Faserbündeln (Fig. 8). Die dorsalste Schicht dieser Faserkreuzungen ist als Commissura infima Halleri bekannt. Ich finde das Homologon dieser dorsal gekreuzten Bahnen in den Querschnittebenen der Calami scriptorii von *Acipenser*, wo dieselben die distalsten Abschnitte der Lobi vagales mit einander verbinden. Die meisten dieser Bahnen sind bei *Acipenser* marklos.

In der Strecke der Lobi vagales, welche auf Fig. 3 distal vom Gebilde *Lvg. imp.* liegen, trifft man diese Faserkreuzungen überall an. Zwischen den einzelnen Bündeln findet man Spalten und Höhlen, welche mit Epithel ausgekleidet und von

Bindegewebe erfüllt sind (Fig. 8). Dies sind Reste des ursprünglich vollkommen paarigen Zustandes der Lobi vagales. Der theilweise verschmolzene Zustand der Lobi, welchen wir auf Fig. 8 sehen, ist offenbar in Folge der allmählich in proximaler Richtung stattgefundenen Entfaltung der Commissura Halleri entstanden. Bei *Acipenser* ist diese Kommissur, wie bemerkt, nur auf das Gebiet des Calamus scriptorius eingeschränkt.

In den proximalen Abschnitten (*Lvg. imp.*) sind die Lobi vagales von *Lota*, wie Stieda angiebt (22, S. 28), vollkommen mit einander verschmolzen. In den mittleren Abschnitten derselben finde ich kein Epithel oder Bindegewebsschichten mehr; die graue Substanz ist vollkommen homogen. Ventral vom unpaarigen Lobus verläuft der Canalis centralis. Dieser unpaarige Abschnitt der Lobi liegt unmittelbar distal von den Austrittsebenen des Vagus, vgl. Schema (Fig. 2 *Vg*).

Die graue Substanz der Lobi geht kontinuirlich in die proximal liegenden paarigen Gebilde (*L. F.* und *Lglph.*) über. Die medialen Gebilde (*Lglph.*) sind die Ursprungsstätten der sensorischen Bahnen des Glossopharyngeus, sowie eines Theiles der Vagus-Bahnen, und können demnach als Lobi Glossopharyngei bezeichnet werden (vgl. Fig. 2 *Glph.* u. *Vg.*, Fig. 15 *Lglph.*). Aus den lateralen Gebilden *L. F.* sammeln sich die sensorischen Bahnen des Facialis (Fig. 15 *Fr. d*) und bilden dorsal-medial gelagerte Faserstränge, welche proximalwärts verlaufen (Fig. 2 *Fr. d*); *L. F.* sind also als Lobi Facialis aufzufassen. Die Lobi Facialis und Glossopharyngei sind durch eine Neurogliaschicht von einander abgetrennt. Diese Schichte ist nur stellenweise durch vereinzelte Nervenfaserzüge gekreuzt; sonst enthält dieselbe keine nervösen Elemente. Die Lobi Facialis sind bedeutend stärker als die Lobi Glossopharyngei entwickelt und reichen, wie aus Fig. 15 *L. F.* ersichtlich, weiter proximalwärts als die Letzteren. Die Querschnittebene der Fig. 15 trifft das vordere Endgebiet der Lobi Glossopharyngei.

Hier möchte ich nebenbei die Aufmerksamkeit der Histologen auf ein für das Studium der Neuroglia besonders günstiges Objekt lenken. An manchen Stellen der Oblongata von *Lota*, z. B. ventro-medial von den Lobi vagales (Fig. 8 *N*) und proximal von den vordersten Abschnitten der Lobi Glossopharyngei (Fig. 15 *N*), ventral von der distalen Kommissur der Cerebellarleisten (Fig. 3 *Ng*), trifft man grosse Strecken von isolirter Neuroglia an. An solchen Stellen kann man mit den gewöhnlichen Färbungsmethoden, sogar auch ohne Färbung (an differenzirten Weigert'schen Präparaten), die Neurogliaelemente, u. a. auch die merkwürdigen Spinnenzellen in ihren natürlichen Verhältnissen beobachten. Diese Stellen zeigen Bilder, welche glauben lassen, dass alle nervösen Elemente aus dem Neurogliagerüste sorgfältig ausgepinselt wären. Bei anderen von mir untersuchten Fischen fand ich nichts Aehnliches.

Proximal von den Lobi glossopharyngei verläuft quer durch die dorsale Mittellinie die Kommissur der Cerebellarleisten (Fig. 3 *Ng*). Durch diese Kommissur wird der Canalis centralis wieder ventralwärts abgedrängt. Der hintere Abschnitt der Kommissur enthält keine nervösen Elemente und besteht dorsal aus kompaktem Stützsubstanzgewebe, welches ventral allmählich in lockere Neuroglia übergeht. Der vor-

dere Abschnitt besteht dagegen aus Nervengewebe, dessen Struktur vollkommen mit der Struktur der Cerebellarleisten, i. e. mit der Struktur des Rindengewebes des Cerebellums identisch ist. Querzüge von marklosen Bahnen sind reichlich im nervösen Abschnitte der Kommissur vorhanden. Ich konnte nichts Sicheres über diese Bahnen ermitteln. Proximal divergiren plötzlich die Cerebellarleisten von einander, und so eröffnet sich der breite vorderste Abschnitt des Ventriculus IV.

Auf Fig. 3 ist das Cerebellum bis auf die Stelle, an welcher die Leisten (*CL*) in ihre seitlichen Theile übergehen, abgetrennt, Dorsal von den proximalsten Abschnitten der Leisten finden wir bei *Lota* keine Differenzirung grauer Substanz, welche mit dem Lobus trigemini (Fig. 4 *Lt*) von *Acipenser* zu vergleichen wäre. — Durch die Untersuchung der Struktur der Oblongata von *Lota*, zu welcher ich nun übergehe, wird dieser Unterschied erklärt.

Die graue Substanz der Lobi vagales von *Lota* ist, wie oben bemerkt, eine Differenzirung der medialen Abschnitte der Hinterhörner. Lateral von der Raphe posterior wird die feinkörnige Grundsubstanz der Hinterhörner kompakter. Auf den proximalen Querschnittebenen wächst ihr Volum beträchtlich; der laterale Abschnitt des Hinterhornes wird dadurch von der Mittellinie abgedrängt. Mittelgrosse Ganglienzellen sind in den Lobi spärlich zerstreut. Die reichlich vorhandenen kleinen runden Kerne gehören offenbar den Neurogliazellen zu. Die distalen Abschnitte der Lobi liegen in den Austrittsebenen des N. spinalis I. Bei *Lota* besitzt dieser Nerv beide Wurzeln (Fig. 5 *Sp I + II*). Die Fasern der dorsalen Wurzel sammeln sich aus dem lateral abgedrängten Hinterhorne, aber auch aus den medialen Abschnitten der grauen Substanz, welche dem Lobus vagi angehört. Diese Beobachtung beweist eine gewisse Gleichwerthigkeit in der Bildung der dorsalen Wurzeln der distalen Kranial- und proximalen Spinalnerven. In den distalen Abschnitten der Lobi sammeln sich feine Markfasern. Ein Theil derselben verläuft dorso-lateral (Fig. 8 *a*) und ventro-lateral (*c*). Ein anderer Theil gruppirt sich in Bündel *b*, welche gegen die mediale Fläche des Lobus sich wenden, einen Theil dieser Fläche umkreisen, dann wieder lateral umbiegen und, durch die Substanz des Lobus verlaufend, dorso-lateralwärts ziehen. Aus den beschriebenen Fasern bilden sich in den proximalen Schnittebenen allmählich zwei Systeme von Längsbahnen. Ein System (*Sld*) verläuft dorsal von den Hinterhörnerresten, das andere ventral (*Slv*). Beide Systeme erscheinen als eine Fortsetzung der Hinter- und Seitenstränge der Rückenmarksregion in die Oblongata. Die Faserbahnen Beider erscheinen auf Querschnitten in einzelne grössere Bündel getheilt. Die Zahl dieser Abtheilungen variirt in verschiedenen Querschnittebenen beträchtlich. Man kann auch öfters einen Uebergang von grossen Fasermassen aus einer Abtheilung in die nächstliegende konstatiren. Auf C-Serien findet man, dass ein grosses Kontingent des ventralen Systems aus marklosen Fasern besteht. Letztere gelangen zum System aus den ventralen Abschnitten der Lobi vagales.

Ein grosser Theil der Bahnen beider Systeme besteht aus dorsal und ventral gekreuzten Fasern. Die dorsalen Faserkreuzungen geschehen, wie Mayser fand, in der Commissura Halleri (Fig. 8 *Com. inf. II.*) Die im Lobus der entgegengesetzten Seite

entstandenen Fasern durchziehen die Kommissur und gesellen sich zum System (*Sld*) der anderen Seite. Ich konnte das Verhalten mancher Bündel jedoch nicht ermitteln.

Ganz analoge Kreuzungen beobachtet man auf verschiedener Höhe der Raphe posterior. Es scheint mir danach unpassend, den Terminus Commissura Halleri nur auf die dorsalsten gekreuzten Bahnen anzuwenden Auf C-Serien findet man viele Kreuzungen von marklosen Bündeln.

Die ventralen Kreuzungen finden hauptsächlich in der Mauthner'schen Kommissur statt und sind am stärksten in den Austrittsebenen der Nerven entwickelt. Auf C-Serien ist leicht zu ermitteln, dass ein Theil der gekreuzten Fasern aus dem Vorderhorne der entgegengesetzten Seite kommt. Das Hauptkontingent bilden aber die Längsbahnen der Vorderstränge, welche gegen die Kommissur sich wenden. Der weitere Verlauf der gekreuzten ventralen Bahnen ist verschieden. Die meisten Bündel steigen lateral vom Lobus vagi hinauf und gesellen sich zu den dorsalen Abschnitten des Systems (*Sld*) Fig. 8 *d*). Auf C-Serien sieht man einen Theil der Bündelfasern sich medial wenden und in der Substanz des Lobus sich zerstreuen. Ein kleiner Theil der Bündel verläuft zum ventralen System (*Slv*. Fig. 8 *e*). In den distalen Abschnitten der Oblongata, aus welchen die Fig. 8 genommen ist, sind diese gekreuzten Bahnen schwach entwickelt. Viel deutlichere Bilder erhält man in den proximalen Querschnittebenen. In der Region, wo die Lobi vagales völlig mit einander verschmolzen sind (Fig. 3 *Lvg imp.*) erscheinen lateral vom Canalis centralis dichte Ansammlungen von motorischen Zellen (5, S. 298 Vaguskern von Stieda 22, S. 29). Diese Zellen liegen dorsal vom Vorderhorne, etwa wie Zwischenzellengruppen von *Acipenser*. Die Fortsätze dieser Zellen bilden einen Theil der motorischen Fasern des Vagus. Auf H-Serien sieht man, dass die gefärbten Markscheiden sehr nahe bis zu den Zellenkörpern reichen; der nervöse Fortsatz bekommt also eine Markscheide in der Nähe der Zelle. Eine andere Gruppe von Zellenfortsätzen bleibt wie bei *Acipenser* (Fig. 6, 7 *Fz*) marklos und bildet ein Faserbündel, welches, ventrolateral gerichtet, fast bis zur Oberfläche der Oblongata zu verfolgen ist. Ich konnte nicht ermitteln, ob ein Theil der motorischen Bündel des Vagus aus gekreuzten Fasern bestehe (5, S. 298).

Die motorischen Zellen der Vorderhörner sind in den Querschnittebenen des Vagus- und Glossopharyngeus-Austrittes reichlich vorhanden. Ich konnte jedoch die Fortsätze solcher Zellen nicht bis zu den austretenden motorischen Bündeln verfolgen. Die stark entwickelten Kreuzungen der Commissura Mauthneri erschwerten die Untersuchung der Verbindungen des Vorderhornes in dieser Region.

Unzweifelhaft liefern einen Theil der motorischen Bahnen des Vagus manche lateral sich wendende Fasern der hinteren Längsbündel.

Die feinfaserigen, sensorischen Komponenten des Vagus werden durch ein Faserbündel, welches aus den distalen Abschnitten des Lobus Glossopharyngei sich sammelt (vergl. Schema Fig. 2 *Vg*), ferner durch einen sehr grossen Theil der ventralen Bündel des Systems (Fig. 8 *Sdl*) gebildet. Dieser Komponent ist schon von Stieda beschrieben worden (22, S. 32).

Die sensorischen und motorischen Bündel verbinden sich schon vor dem Austritte des Nerven aus der Oblongata.

Der Vagus von *Lota* ist also folgendermaassen zusammengesetzt. Die sensorischen Bahnen bestehen:

a) aus Fasern, welche aus den distalen Abschnitten der Lobi Glossopharyngei sich sammeln. Bei *Acipenser* sind überhaupt noch keine Sonderungen der Lobi vagales in Lobi Glossopharyngei, Facialis und Vagales proprii vorhanden. Demnach herrscht bei dieser Form noch der völlig indifferente Zustand. Die Centra, aus welchen die sensorischen Bahnen der drei segmentalen Nerven sich sammeln, sind ungesonderte paarige Stränge von grauer Substanz, welche nur durch ihre Volumenverhältnisse von Hinterhornsäulen grauer Substanz sich unterscheiden. Bei Knochenfischen sind dagegen verschiedene Differenzirungen dieser grauen Substanzanlagen eingetreten, welche, wie wir gleich sehen werden, in verschiedenen Gruppen der Knochenfische sich verschieden verhalten können. Zu derselben Kategorie der Fasern rechne ich auch die ungekreuzten Bahnen des Systemes (*Sld*), welche in distalen Querschnittebenen aus den Lobi vagales sich sammeln.

b) Da ein Theil der Faserbahnen (*Sld*) in der Commissura Mauthneri sich kreuzt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass ein Theil der sensorischen Bahnen von *Lota*, ebenso wie bei *Acipenser*, ventral gekreuzt ist. Die Untersuchung der Zusammensetzung der sensorischen Wurzel des Vagus ist bei *Acipenser* durch die sehr lange Abgangslinie des Nerven von der Oblongata sehr erleichtert. Daher konnte ich dort die Komponenten des Nerven genauer als bei *Lota* ermitteln.

Das motorische Bündel besteht aus:

a[1]) Fasern, welche durch die Fortsätze der motorischen Zellen gebildet werden;

b) aus Fasern der hinteren Längsbündel.

Die Zusammensetzungen der motorischen Bündel des Vagus von *Lota* und *Acipenser* sind demnach, abgesehen von den „Vorderhornfasern" letzterer Form, identisch.

Die centralen Verhältnisse des Glossopharyngeus der Knochenfische sind erst von Mayser bestimmt ermittelt worden (l. c. S. 303).

Die Bildung der Nerven ist vollkommen derjenigen des Vagus ähnlich. Die sensorischen Bahnen sammeln sich aus den proximalen Abschnitten der Lobi Glossopharyngei. Durch die Fortsätze der motorischen Zellen bildet sich ein dickfaseriges Bündel, zu welchem sich noch Fasern aus den hinteren Längsbündeln gesellen. Die Fasern des Nerven verlaufen eine kurze Strecke proximal, was Mayser für die Cyprinoiden beschreibt. Das sensorische Bündel wendet sich, etwas früher als das motorische, zur Austrittsstelle. Auf proximalen Querschnitten trifft man daher das fast isolirte motorische Bündel (Fig. 15 *Glphm.*). Es ist mir nicht gelungen, mit Sicherheit zu bestimmen, ob der Glossopharyngeus einen Theil seiner Fasern aus dem aufsteigenden System (Fig. 8 *Sld*) empfängt.

Die Längsbahnen (*Sld* und *Slv*) sind proximal von der Austrittsstelle des Vagus

bedeutend schmäler. Die Reste der Hinterhörner, welche die beiden Bahnen in distalen Ebenen von einander trennen, schwinden allmählich. Dadurch vereinigen sich *Sld* und *Slv* mit einander. Sie bilden kompakte Faserstränge, welche in einzelne nicht scharf von einander getrennte Bündel gruppirt sind. Dadurch entstehen die wichtigen aufsteigenden Bahnen (Fig. 15) *A. Tr. I* — die aufsteigende Trigeminus-Bahn — und *Sek. V. Tr. B.*, die sekundäre Vagus-Trigeminus-Bahn. Die Zahl und Anordnung der Faserbündel beider Bahnen variirt in verschiedenen Querschnittebenen, wie ich bei *Lota* gefunden habe (vgl. Fig. 15 u. 9). Die zwei ventralen Bündel bestehen aus feineren markhaltigen und vielen marklosen Fasern. Proximal von der Austrittsstelle des Trigeminus I wenden sich diese Bündel, wie Mayser beschreibt, dorsal und verlaufen zum Rindenknoten des Cerebellums (5, S. 318). Die zwei ventralen Bündel sind also die sekundäre Vagus-Trigeminus-Bahn. Diesen Terminus finde ich nicht vollkommen passend, weil ausser den oben beschriebenen Fasern, welche aus der grauen Substanz der Lobi vagales stammen (Fig. 8 *c*), die ventralen Bündel (*Sek. V. Tr. B*) auch Fasern aus den Lobi Glossopharyngei und Facialis erhalten (Fig. 15). Die sekundäre Bahn enthält also Komponenten aus den Ursprungsstätten der dorsalen Wurzeln aller distalen segmentalen Nerven. Wie oben erwähnt, wird die Bahn zum Theil auch aus gekreuzten Fasern gebildet (Fig. 8 *c*).

Die drei dorsalen Bündel *A. Tr. I* enthalten dickere Fasern; in proximalen Ebenen verschmelzen sie mitunter zu zwei Bündeln. Durch die ganze Strecke, welche von den proximalen Abschnitten der Lobi vagales bis zu der Austrittsstelle des Glossopharyngeus reicht, bekommt die aufsteigende Trigeminus-Bahn einen beständigen Zufluss von Fasern, welche zum Theile aus den Lobi Glossopharyngei et Facialis sich sammeln (Fig. 15 *a*), zum Theil aber aus der Commissura Mauthneri kommen. Letztere sind demnach gekreuzt. In proximalen Querschnittebenen sind also die Verbindungen der aufsteigenden Trigeminus-Bahn dieselben wie die Verbindungen der Längsbahnen *Sld* und *Slv* der distalen Ebenen der Oblongata.

Bekanntlich bildet die aufsteigende Trigeminus-Bahn den wichtigsten Bestandtheil der sensorischen Fasern des vordersten Stammes des Trigeminus (vgl. Schema Fig. 2 *A. Tr. I*).

Das System γ von *Acipenser* entspricht offenbar der aufsteigenden Trigeminus- und sekundären V. Tr. Bahn von *Lota* zusammengenommen. Beide Bahnen von *Lota* bilden sich wie das System γ von *Acipenser* zum Theil aus Fasern, welche aus den Lobi Vago-Glossopharyngeo-Facialis sich sammeln, zum Theil aus gekreuzten Fasern. Analog dem System γ von *Acipenser* geht ferner ein Theil der Bahn von *Lota A. Tr. I* in den vordersten Stamm des Trigeminus über, der Rest (*Sek. V. T. B.*) verläuft zum Cerebellum. Die Homologie dieser Bahnen ist unzweifelhaft.

Der vorderste Stamm des Trigeminus von *Lota* (Fig. 5, *Tr. I*), mit welchem die Bahn *A Tr. I* austritt, ist also dem Trigeminus I von *Acipenser*, dessen dorsale Wurzel zum Theil durch das System γ gebildet wird, homolog. Diese Homologie ist eine komplete; denn sie wird auch durch das Verhalten der motorischen Bündel bestätigt.

Ferner ist hier der niedrige Zustand der histologischen Differenzirung der homologen Bahn von *Acipenser* hervorzuheben.

Das System γ der primitiven Form ist nicht wie bei *Lota* in histologisch differente Abschnitte *A. Tr. I* und *Sek. V. Tr. B* (Fig. 9) gesondert, sondern besteht aus gleichartigen Fasern (Fig. 14, 4). Erst das Schicksal seiner Komponenten in den Austrittsebenen des Trigeminus I zeigt, welche Faserbündel als aufsteigende Trigeminus- und welche als sekundäre V. Tr. Bahn aufzufassen sind.

An der Austrittsstelle des Trigeminus I von *Lota* gelangt zu den austretenden Fasern eine von Stieda (22—33) nachgewiesene absteigende Bahn, welche vom Cerebellum kommt. Dieser Bestandtheil verläuft dorsal vom Rindenknoten sowie von der Sek. V. Tr. Bahn; er ist vollkommen mit den oben sub. c aufgeführten Komponenten des Trigeminus I von *Acipenser* zu vergleichen.

Eine aufsteigende Bahn bildet sich in den proximalen Abschnitten der Lobi vagales (Fig. 15 *A*, *Tr. II*). Die Fasern der Bahn verlaufen dorsal vom System O, welches nicht zu den Komponenten der Kranialnerven zu rechnen ist. Die peripher gelagerte Faserschichte *A. Tr. II* entsteht zum Theil aus ventral von der Commissura Mauthneri gekreuzten Bahnen, zum Theil aber, was ich jedoch nicht mit voller Sicherheit nachweisen konnte, aus Fasern, welche aus der grauen Substanz der Lobi Glossopharyngei und Facialis kommen. Der ventrale Abschnitt von *A. Tr. II* gesellt sich zu den austretenden Fasern eines Nerven, welcher als Homologon des Trigeminus II von *Acipenser* sich nachweisen lässt. Das Verhalten des betreffenden Systems ist sehr der aufsteigenden Trigeminus I-Bahn ähnlich (vergl. Fig. 2), und kann daher als aufsteigende Bahn des Trigeminus II bezeichnet werden. Der dorsale Abschnitt von *A. Tr. II* gesellt sich zu den austretenden Fasern des Acusticus.

Die dorso-lateralen Fortsetzungen der Lobi vagales (Fig. 15 *LF*) sind von mir als Lobi Facialis bezeichnet worden. Aus der grauen Substanz dieser Gebilde sammeln sich die aufsteigenden Stränge der sensorischen Bahnen des Nerven des Hyoidbogens des Facialis. Ihre Entstehung aus einem bei *Lota* gesonderten Abschnitte der grauen Substanz der Lobi vagales, ihr aufsteigender Verlauf in den dorso-medialen Abschnitten der Oblongata (Fig. 15 *Frd*), sowie das weiter unten beschriebene periphere Verhalten, zeigen eine vollkommene Uebereinstimmung mit den aufsteigenden Faserbahnen der sensorischen Wurzel des Facialis von *Acipenser* (vgl. Fig. 4 *Frd* mit *Frd* der Fig. 9).

Mayser (l. c. S. 299) bezeichnet die betreffenden Faserbahnen „dorsal gekniete Quintuswurzel"; diese Deutung ist unrichtig. Zu Mayser's Zeit war nämlich das peripherische Verhalten dieser Bahnen bei einer primitiven Form, sowie bei Knochenfischen gänzlich unbekannt; in Folge dessen entstand obige Deutung. Die aufsteigenden sensorischen Bahnen des Facialis sammeln sich hauptsächlich, wie gesagt, aus der grauen Substanz der bei *Lota* paarigen Lobi Facialis. Dies ist am leichtesten auf horizontalen H. Serien nachzuweisen. Die zufliessenden Faserbahnen sammeln sich allmählich in den dorsal-medialen Abschnitten der Lobi (Fig. 15 *Frd*),

wo sie in einzelne Bündel gruppirte Faserstränge bilden. Einen Theil ihrer Fasern bekommen die Stränge aus den Lobi Glossopharyngei. Dies beweist eine trotz der stattgefundenen anatomischen Sonderung der Lobi noch zum Theil erhaltene Gleichwerthigkeit derselben. Dabei erinnere ich an das oben erwähnte Verhalten eines Theiles der sensorischen Vagus-Fasern zum Lobus Glossopharyngei, welches auch den Nachweis für eine gewisse Gleichwerthigkeit dieser Lobi mit den Lobi vagales bei *Lota* giebt. Vollkommen gleichwerthig und morphologisch von einander ungesondert sind, wie aus obiger Darstellung ersichtlich ist, die Ursprungsstätten der sensorischen Wurzeln der drei distalen Kranialnerven bei *Acipenser*.

Ein anderer Theil der Fasern des sensorischen Facialis ist gekreuzt und kommt aus der Commissura Mauthneri.

Die graue Substanz der Lobi Facialis wird in proximalen Querschnittebenen allmählich durch die Stränge der aufsteigenden Bahnen des Nerven ersetzt. Hier bilden dieselben bilateral-symmetrische, runde Bündel, welche, im Niveau der Austrittsstelle des Nerven angelangt, lateral umbiegen und, von den austretenden Fasermassen des Trigeminus II begleitet, aus der Oblongata austreten (Fig. 9, 2 *Frd*). Ich fand bei *Lota* keinen Komponenten der dorsalen Wurzel des Facialis, welcher mit der vom Cerebellum absteigenden (oben sub c aufgeführten) Bahn von *Acipenser* zu vergleichen wäre.

Die sensibeln Bahnen des Facialis der Cyprinoiden (dorsal gekniete Quintus-Wurzel autor.) sammeln sich aus dem sogenannten Tuberculum impar (5, S. 299). In Folge der unrichtigen Deutung dieser Bahnen als Trigeminus-Bahnen wird dieses unpaarige Gebilde grauer Substanz auch als Lobus Trigemini bezeichnet. Wie ich aus eigener Untersuchung von Gobio, Abramis, Tinca und Cyprinus erfahren habe, sind diese „dorsal geknieten Quintus-Wurzeln“ vollkommen den sensibeln Bahnen des Facialis von *Lota* und *Acipenser* homolog; ich schlage daher vor, das Tuberculum impar der Cyprinoiden in Lobus Facialis umzutaufen. Dabei ist aber zu bemerken, dass das Tuberculum impar der Oblongata von *Lota* (Fig. 3 *Lvg.* imp.) nicht dem gleichnamigen Gebilde der Cyprinoiden homolog ist. Ersteres ist der vorderste Abschnitt der grauen Substanz, aus welchem ein Theil der sensorischen Bahnen des Vagus sich sammelt. Letzteres ist dagegen das Centrum der sensorischen Bahnen des Facialis. Die Lobi Facialis von *Lota* sind, wie wir oben gesehen haben, paarige Gebilde (Fig. 15 *LF*).

Das motorische Bündel des Facialis von *Lota* bildet sich so, wie es Mayser für die Cyprinoiden beschrieb (5, S. 304 „ventral gekniete Wurzel des Quintus“). Die motorischen Zellen, deren Fortsätze sich in die Fasern des Facialis umwandeln, bilden auf jeder Seite der Oblongata je zwei sehr nahe und nicht scharf von einander getrennte Gruppen. Ihrer Lage nach gehören diese Zellengruppen offenbar zu den motorischen Zellen des Vorderhornes; sie liegen ventral von der Commissura Mauthneri und begeben sich zu den hinteren Längsbündeln, denen sie sich zugesellen. Von den Fasern dieser Bündel sind die des motorischen Facialis leicht

durch ihre etwas geringere Dicke und auch dadurch, dass sie einen gut abgegrenzten Strang bilden, zu unterscheiden.

Mit den hinteren Längsbündeln verlaufen die motorischen Facialisbahnen eine kurze Strecke proximalwärts (Fig. 2 *Fr. v.*), um dann plötzlich lateral sich zu wenden, die secundäre VT-Bahn zu durchziehen und als ventrale Wurzel des Facialis auszutreten (Fig. 5 *Fr. v.* Fig. 9). Das centrale Verhalten des motorischen Facialis von *Lota* und *Acipenser* ist also identisch.

In den Austrittsebenen des Acusticus, Trigeminus II und Facialis wird das histologische Bild der Oblongata sehr komplicirt. Der Schnitt Fig. 9 fällt etwas proximalwärts von der Austrittsstelle des Acusticus (*Ac*). In derselben Querschnittsebene wie der sensorische Facialis (*Fr. d*) treten auch die Bahnen des Trigeminus II aus der Oblongata (*Tr. II R* und *H*). Eine Gruppe von zerstreuten motorischen Zellen (*C. T. II m*) liegt medial von den aufsteigenden Bahnen *A. Tr. I* und *Sec. V. Tr. B.* Ein Theil der Fortsätze dieser Zellen (*F Z*) ist ventro-lateral gerichtet und bildet ein Bündel von marklosen Fasern, wie es für die Gruppen der motorischen Zellen des Vagus und Glossopharyngeus von *Lota* und *Acipenser* beschrieben ward (Fig. 6, 7, *F Z.*) Ein anderer Theil der Fortsätze gesellt sich zu den austretenden Fasern des Stammes *Tr. II H.* des Trigeminus II. Die Zellengruppe *C. T. II m* ist also das motorische Centrum des Trigeminus II und entspricht der Zellengruppe *C. T. II m* in Fig. 4 von *Acipenser*. Dies ist der von Stieda beschriebene hintere Trigeminus-Kern (22, S. 30).

Ferner bekommen beide Stämme des Trigeminus II ein Kontingent von gekreuzten Fasern aus der Commissura Mauthneri. Ventro-lateral von denselben verlaufen einige zerstreute Faserbündel (*k*). Diese kommen aus den hinteren Längsbündeln; ein Theil derselben gelangt zu den austretenden Fasern des Trigeminus II. Zum ventralen Stamme Trigeminus II *H.* gesellt sich ferner ein Theil der oben beschriebenen aufsteigenden Bahn (Fig. 15 *A. Tr. II*). Der dorsale Abschnitt derselben gehört zum Acusticus.

Das Hauptkontingent des dorsalen Stammes (Fig. 9 *Tr. II R.*) sammelt sich aus einem besonderen Centrum grauer Substanz, welches den Knochenfischen eigenthümlich ist. Das Gebilde liegt proximo-lateral von den proximalsten Abschnitten der Cerebellarleisten, wo dieselben umbiegend zum Cerebellum steigen (Pedunculi cerebelli autor.).

Auf den Pedunculi cerebelli von *Lota* sind flache und breite Vorsprünge vorhanden (Fig. 3 *Kg.*). Diese bestehen aus einer Lage von Körnergewebe von der Struktur, welche das Cerebellum zeigt. Unmittelbar ventral von diesen Gebilden liegen die betreffenden Centra. Die Struktur der Centren ist im Allgemeinen sehr der Struktur der Lobi trigemini von *Acipenser* ähnlich (Fig. 4 *Lt.*). In einem ziemlich lockeren feinkörnigen Grundsubstanzgewebe sind viele mittelgrosse Ganglienzellen zerstreut. In den proximalen Abschnitten des Ganglions erscheinen feine markhaltige Fasern, welche sich distal in Bündel gruppiren. Diese Bündel bilden das Hauptkontingent des Stammes (*Tr. II R.*); viele gelangen aber auch zum ventralen Stamme (*Tr. II H.*).

Zur Beurtheilnng der beschriebenen Centra von *Lota*, welche auch bei *Esox* dasselbe Verhalten zeigen, haben wir Folgendes zu bemerken:

1. Aus jedem Centrum sammelt sich ein sehr grosses Faserkontingent eines Nerven, welcher weder mit dem Facialis noch mit dem Trigeminus I (vergl. unten) von *Acipenser* zu vergleichen ist.

2. Die Struktur der Centra ist sehr der Struktur der Lobi trigemini von *Acipenser* ähnlich.

3. Bei *Acipenser* treffen wir ventro-lateral von den Pedunculi cerebelli keine Gebilde von grauer Substanz, welche den von *Lota* zu vergleichen wären.

4. Bei Knochenfischen dagegen finden wir dorsal von den Cerebellarleisten keine Gebilde, welche den Lobi trigemini von *Acipenser* zu vergleichen wären. Daraus ziehe ich den Schluss, dass die beschriebenen Centra von *Lota* den Lobi trigemini von *Acipenser* homolog sind. Bei den Knochenfischen sind diese Lobi proximo-lateral von den Cerebellarleisten verschoben, in Folge dessen fällt ihre Lage in die Querschnittebenen der Pedunculi cerebelli. Bei *Acipenser* liegen die Lobi unmittelbar distal von den Pedunculi cerebelli.

Diese Homologie wird noch durch folgendes Verhalten der Bogenfasern bestätigt. Es war oben beschrieben, dass der Lobus trigemini von *Acipenser* (Fig. 4) in gewissen Verbindungen mit der Bogenfaserbahn (*bft*), welche medial von den Cerebellarleisten verläuft, stehe. Diese Bogenfaserbündel liegen unter dem Ependymepithel und durchziehen in ihrem Verlaufe das Gewebe der Cerebellarleisten bei *Acipenser* nicht. Bei Knochenfischen ist, wie angenommen, eine proximo-lateralwärts gerichtete Verschiebung des Lobus trigemini zu Stande gekommen. Infolge dessen durchziehen die homologen Faserbahnen das Gewebe der Pedunculi cerebelli, indem sie einen kürzeren Weg zum Centrum einschlagen (vgl. Fig. 9 *bft*). Die meisten Bündel der Fasern (*bft*) verlaufen ventral vom Gewebe der Cerebellarleisten und bilden schief gegen den Lobus trigemini aufsteigende Bahnen. Bei diesen letzteren hat sich also das definitive Verhalten schon hergestellt.

Proximal vom Facialis und Trigeminus II entspringt mit einem senso-motorischen Stamme der Trigeminus I (Fig. 5 *Tr. I*). Wie oben erörtert, wird das Hauptkontingent der sensorischen Bahnen des Nerven durch die aufsteigende Trigeminus-Bahn (*A. Tr. I.*) geliefert. An der Austrittsstelle des Nerven gelangt zu dieser Bahn ein vom Cerebellum absteigendes System. Das motorische Bündel wird durch zwei sehr nahe an einander liegende Gruppen von motorischen Zellen geliefert. Das motorische Bündel, welches von der distalen Zellengruppe geliefert wird, durchzieht die proximale Zellengruppe und bekommt dabei einen Faserzufluss von derselben. Die beiden, sehr nahe an einander liegenden Zellengruppen sind offenbar der vordere Trigeminus-Kern von Stieda (22, S. 31). Das durchaus einheitliche motorische Bündel des Trigeminus I (Transversale Wurzel des Quintus von Mayser l. c. S. 305) wird noch durch Bahnen, welche aus dem hinteren Längsbündel kommen, verstärkt. Das so gebildete motorische Bündel schliesst sich noch intracerebral an die ventro-mediale

Seite des sensorischen Bündels an, und beide zusammen treten als einheitlicher Stamm aus der Oblongata (vergl. Fig. 2 *Tr. I rv.*)

Eine Uebersicht der Komponenten des Trigeminus-Facialis-Komplexes von *Lota* zeigt uns, dass der distalste Nerv des Komplexes, der Facialis, sowie der proximalste, der Trigeminus I, am vollständigsten mit den Verhältnissen derselben Nerven von *Acipenser* übereinstimmen.

Für den Facialis von *Lota* haben wir die folgenden Komponenten zu nennen. Die Elemente der dorsalen Wurzel werden geliefert:

a. durch Fasern, welche aus den proximalen gesonderten Abschnitten der grauen Substanz der Lobi vagales sich sammeln (Lobi faciales, z. Th. Lobi glossopharyngei) — dorsale gekniete Quintus-Wurzel (autor.);

b. durch gekreuzte Bahnen, welche aus der Commissura Mauthneri stammen, i. e. wie bei *Acipenser* durch Bogenfasern.

Einen vom Cerebellum absteigenden Komponenten konnte ich bei *Lota* nicht nachweisen. Ich glaube jedoch, dass trotz dieses Unterschiedes die Uebereinstimmung der übrigen Komponenten eine sichere Vergleichung der Bahn (Fig. 4 *Frd*) von *Acipenser* mit Fig. 2 und 9 *Frd* von *Lota* gestattet. Es kann kein Zweifel über die Homologie der motorischen Bahnen des Nerven von *Lota* (ventrale gekniete Wurzel des Quintus autor.) und von *Acipenser* bestehen. Ueberhaupt kann man für alle Nerven des Komplexes annehmen, dass die Komponenten der motorischen Bahnen von *Acipenser* und *Lota* mehr mit einander übereinstimmen als die der sensorischen. Dies kann auf dem bekannten, grösseren Konservatismus der motorischen Nerven im Vergleiche mit den sensorischen beruhen.

Der Vergleich der Komponenten des Trigeminus I von *Lota* und *Acipenser* bietet keine Schwierigkeiten.

Die aufsteigende Trigeminusbahn von *Lota* (Fig. 2, 9 *A Tr. I*) entspricht dem lateralen Abschnitte des Systems γ von *Acipenser* (Fig. 14), welcher einen Theil der dorsalen Wurzel des Trigeminus I bildet. Die sekundäre Vagus-Trigeminus-Bahn von *Lota* entspricht dem medialen Abschnitte des Systems γ von *Acipenser* der Fig. 13 γ. Beide Systeme zeigen dasselbe Verhalten zum Cerebellum. Ein vom Cerebellum absteigender Komponent der dorsalen Trigeminus I-Wurzel ist bei *Lota*, sowie bei *Acipenser* nachzuweisen. Die motorischen Bahnen, „transversale Quintus-Wurzeln" (autor.), sind bei *Lota* und *Acipenser* vollkommen identisch gebildet.

Der Vergleich des mittleren Nerven des Komplexes, des Trigeminus II, beider Formen ist mit grösseren Schwierigkeiten verbunden. Die Homologie wird jedoch durch die motorischen Bahnen, welche bei beiden Formen durch besondere motorische Centra sowie durch die hinteren Längsbündel geliefert werden, festgestellt. Die Bestandtheile der dorsalen Wurzel des Trigeminus II von *Lota* bestehen aus folgenden Bahnen:

a. aus Fasern, die aus einem Centrum grauer Substanz sich sammeln, welches dem Lobus trigemini von *Acipenser* zu vergleichen ist;

b. aus den in der Commissura Mauthneri gekreuzten Bahnen, welche mit den

oben sub b. für *Acipenser* giltigen Bogenfasern zu vergleichen sind. Den für *Acipenser* sub d. angegebenen Komponenten der dorsalen Wurzeln des Trigeminus I und II fand ich bei *Lota* nicht.

Die aufsteigende Bahn (Fig 2 und 15 *A. Tr. II*) von *Lota* ist kaum mit irgend einem Bestandtheile der dorsalen Wurzel des Trigeminus II von *Acipenser* zu vergleichen. Die Homologie der Stämme des Trigeminus II von *Lota* und *Acipenser* scheint mir jedoch durch das identische Verhalten der motorischen Bahnen, sowie durch den Nachweis eines mit dem Lobus Trigemini von *Acipenser* bei *Lota* vergleichbaren Centrums genügend gesichert.

III. Die Stämme des Trigemino-Facialis-Komplexes.

Der Trigeminus II von *Lota* entspringt, wie oben erwähnt, in derselben Querschnittebene wie der Facialis r. dorsalis mit zwei Stämmen: einem dorso-medialen *Tr. II R.* und einem ventro-lateralen *Tr. II H.* Etwas distal und ventral von diesen Nerven entspringt die schmale motorische Wurzel des Facialis (Fig. 5 *Frv.*) An die Wand der Oblongata eng angeschlossen, verläuft dieser Nerv eine kurze Strecke proximalwärts und ventral von den austretenden Fasern des Acusticus, dann wendet er sich lateral und gesellt sich zum ventralen Stamme des Trigeminus II (*Tr. II. H*). Die feinfaserige dorsale Wurzel des Facialis liegt ventro-medial von den Stämmen des Trigeminus II (Fig. 9, 5 *Frd.*).

Der Trigeminus I entspringt ventral und proximal von den übrigen Nerven des Komplexes Fig. 5 *Tr. I* mit einem Stamme. Das dickfaserige, motorische Bündel des Nerven ist dem Stamme ventro-medial eng angeschlossen. Auf nach Weigert gefärbten Serien sind die Fasern dieses Bündels jedoch leicht von den übrigen zu unterscheiden.

Etwas proximalwärts von den Austrittsebenen des Trigeminus I erscheint auf Querschnitten das Ganglion des Facialis (Fig. 10 *F*). Aus ihm entspringt der N. Weberi (*NWb*). Seine Fasern sind spiralförmig durch einander gewunden. Der Nerv umkreist ventral den zusammengesetzten Stamm (*Tr. II H.* + *Frv.*), von welchem er, wie auf der Figur dargestellt, einen dicken Konnektivast bekommt. Weiter distal gesellt sich zum N. Weberi ein zweites Konnektiv vom Trigeminus I. Der N. Weberi wird also durch Fasern aller segmentalen Nerven des Komplexes gebildet.

Von den ventralen Abschnitten des Facialis (*r. d.*) entspringt weiter distal eine variirende Zahl von Aesten (Fig. 12 *Pt*). Im weiterem Verlaufe bilden diese den Stamm des N. palatinus. In denselben Querschnittebenen sendet der Trigeminus II einen Ast ab, welcher dorso-medial verläuft. Es ist der N. ophthalmicus superficialis. In der Nähe des Austrittes der Nerven aus der Schädelhöhle (Fig. 12) trennen sich vom Trigeminus I sowie vom Facialis die Bündel Opr_1 und Opr_2. Diese Bündel

vereinigen sich distal zu einem einheitlichem Stamme, dem N. ophthalmicus profundus. Die beiden Nerven, N. ophth. profundus und superficialis, schliessen sich eng an einander, um in die Orbita zu verlaufen.

Gleich nach seinem Austritte aus der Schädelhöhle wendet sich der ganze Stamm des Trigeminus II (*Tr. II II*), sowie die diesem Stamme angeschlossene ventrale Wurzel des Facialis lateral (Fig. 12); zu diesen Nerven gesellt sich noch ein Theil der sensorischen Facialisfasern (*F*) und etwas weiter distal ein dicker Ast des Trigeminus I (*Tr. I*). Der aus diesen drei Komponenten gebildete Nerv ist der Ramus hyoideo-mandibularis (*R. H. m.* Fig. 5).

Es wäre wichtig, zu ermitteln, ob die motorischen Fasern des Trigeminus I zum R. hyoideo-mandibularis sich gesellen oder nicht. Durch direkte Beobachtung konnte ich leider den Uebergang der motorischen Fasern in den Ast nicht mit Sicherheit nachweisen. Die grossen Ganglienmassen, welche in den Bahnen des Nerven eingeschaltet sind, stören die Beobachtung sehr. Mir scheint aber doch ein Uebergang von motorischen Fasern aus folgendem Grunde sehr wahrscheinlich. Proximal von der Abgangsstelle des Astes zum R. hyoideo-mandibularis erfährt das motorische Bündel allmählich eine Umlagerung, Die in der proximalen Strecke des Trigeminus I medial gelagerten, motorischen Fasern ändern ihre Lage in der Nähe der Abgangsstelle des Astes zum R. hyoideo-mandibularis in eine laterale um. Diese Umlagerung begründet meine Annahme, dass ein Theil der motorischen Bahnen zum lateral sich abzweigenden Aste verlaufe.

Distal von der Abgangsstelle des R. hyoideo-mandibularis schliessen sich allmählich die Stämme des Trigeminus I und Facialis an einander (Fig. 11). Ehe aber eine komplete Fusion beider Nerven stattfindet, sendet der Trigeminus I den *Ram.* bezeichneten Ast ab. Es ist der Muskelast zum Adductor mandibulae. Zwei oder drei dorsale Bündel des Trigeminus I (Fig. 11 *Tr. I R.*) zweigen sich ferner ab und bilden einen einheitlichen Stamm, welcher ventro-lateral vom Stamme (*Tr. II R*) verläuft.

In der kranialen Verlaufsstrecke der beschriebenen Nerven sind zahlreiche Ganglienzellen eingelagert, welche auf H-Serien als hellrothbraune Flecke (*G*) erscheinen (Fig. 10—12).

Nach seinem Austritte aus der Schädelhöhle besteht der Nervenkomplex aus folgenden Aesten:

1. alle drei segmentalen Nerven des Komplexes bilden den Ram. hyoideo-mandibularis (*RIIm.* Fig. 12, 5);

2. dorso-medial verlaufen die beiden eng an einander gelagerten Ophthalmici (*Os*, *Opr.* Fig. 1, 5, 11);

3. ventro-lateral ziehen zwei eng an einander angeschlossene Stämme: a) der dorsale (Fig. 11, *Tr. II R.*), von welchem sich ein Ast (*Tr. II R'*) abzweigt, b) der ventrale (Fig. 11, *Tr. I R*). Diese Nerven verlaufen am Boden der Orbita nach vorn (Fig. 1 *Tr. II R.* rother Nerv, *Tr. I R* blauer Nerv). Beide zusammen bilden den N. maxillaris superior von Stannius (Fig. 5, *Mxs*). Richtiger wäre, wie weiterhin erörtert wird, nur den blauen Nerv als N. max. superior aufzufassen.

4) ventro-lateral verläuft ein Nerv, welcher aus den Fasern des Trigeminus I und Facialis besteht (Fig. 11, *F. Tr. I*). Es ist der N. maxillaris inferior, (Fig. 1 u. 5 *Mxi*).

5) Diesem Nerven eng angeschlossen verläuft der durch die Fasern des Trigeminus I gebildete Muskelast zum Adductor mandibulae (Fig. 11, *5 Ram*).

6) ventro--medial und dem Rande des Parasphenoids entlang zieht nach vorne der durch die sensiblen Fasern des Facialis gebildete N. palatinus (Fig. 1, 5, 11, 12 *Pt*).

Ich habe vier nach Weigert gefärbte und zwei mit Osmiumsäure geschwärzte Nervenkomplexe von *Lota* untersucht. Diese Serien zeigen einige unwesentliche Varianten. Auf einigen Serien z. B. entspringt der N. ad adduct. mandibulae etwas mehr distal von den vereinigten Stämmen des Trigeminus I und Facialis. Der Ast wird jedoch durch die dorso-laterale Portion der Fasern des Nervenstammes gebildet und gehört demnach ohne Zweifel dem Trigeminus I zu.

Die Untersuchung der Nervenstämme des Komplexes ergiebt also folgende Resultate:

Der motorische Facialis gesellt sich bei *Lota* nicht zu der ihm zugehörigen Wurzel, sondern zu einem senso-motorischen Stamme, welcher dem nächstfolgenden segmentalen Nerven, dem Trigeminus II, angehört. Beide zusammen liefern einen Komponenten des R. hyoideo-mandibularis, zu welchem noch Fasern aus der sensorischen Wurzel des Facialis und Trigeminus I sich hinzugesellen. Ein Zufluss der motorischen Fasern aus dem Trigeminus I ist wahrscheinlich.

Der N. Weberi besteht aus Fasern, welche durch alle drei Nerven des Komplexes geliefert werden.

Der N. ophthalmicus superfic. von *Lota* ist ein Ast des Trigeminus II. Der N. ophth. prof. besteht aus Fasern des Trigeminus I und Facialis.

Der N. palatinus ist ein Ast des Facialis.

Ausser *Lota* wurde von mir der Trigemino-Facialis-Komplex von *Esox* untersucht. Die Knochen erschweren hier die Präparation. Ich verfertigte daher einige Serien durch mit Osmiumsäure geschwärzte und in toto gefärbte Köpfe von 2 cm langen Thieren. Auf diesen Serien fand ich gleichfalls, dass der R. hyoideo-mandib. dieser Form durch alle drei segmentalen Nerven des Komplexes gebildet wird.

Der Ophthalmicus superficialis ist ein Ast des Trigeminus II, der Ophth. prof. wird durch den Trigeminus I geliefert. Ich konnte jedoch bei *Esox* nicht mit Sicherheit nachweisen, ob zu diesem Nerven ein Faserbündel des Facialis sich gesellte.

Beide Nn. ophth. sind eng an einander angeschlossen. In der hinteren Hälfte der Orbita kann man jedoch beide Nerven bei erwachsenen Fischen leicht von einander sondern.

Der N. palatinus gehört wie bei *Lota* ausschliesslich dem Facialis an; er entspringt in der Schädelhöhle und gelangt durch ein Loch des Petrosum in den

Augenmuskelkanal, wo er eine Strecke weit verläuft, bevor er die Orbitalregion erreicht.

Für die vorliegende Arbeit habe ich neue H.-Serien durch den Trigemino-Facialis-„Komplex" von *Acipenser* verfertigt. Die Untersuchung derselben bestätigte meine früheren Angaben (l. cit. S. 477 u. f.). Ein Vergleich dieser Angaben mit dem, was für *Lota* und *Esox* ermittelt wurde, ergiebt Folgendes:

Alle drei Nerven des Komplexes bestehen bei *Acipenser* aus dorsalen feinfaserigen, Ganglien tragenden und aus ventralen, dickfaserigen Wurzeln. In einiger Entfernung von der Wand der Oblongata vereinigen sich die entsprechenden Wurzeln und bilden gemischte Nervenstämme. Dieser primitive Charakter der Nerven des Komplexes ist also bei den Knochenfischen, bei welchen die Trigemini I und II als senso-motorische Komplexe entspringen, verwischt.

Der N. ophth. superf. ist wie bei Knochenfischen ein Ast des Trigeminus II. Der N. ophthalmicus profundus von *Acipenser* ist ausschliesslich ein Ast des Trigeminus I und ist demnach kein vollkommenes Homologon des gleichnamigen Nerven von *Lota*, welcher Elemente des Facialis enthält. Der R. oticus (7, S. 23) ist bei *Acipenser* ein Ast des Facialis und des Trigeminus II und kann demnach auch nicht mit dem N. ophthalmicus prof. der Knochenfische direkt verglichen werden.

Der R. hyoideo-mandibularis von *Acipenser* ist nur von Fasern der beiden hinteren (distalen) Nerven des Komplexes, Facialis und Trigeminus II, gebildet (l. c. 478 u. f. S. 481 u. Taf. XXIII, Fig. 82, *Hy*[1]). Bei Knochenfischen (*Lota*, *Esox*) bekommt dieser Nerv auch Fasern aus dem vordersten (proximalsten) Nerven des Komplexes, aus dem Trigeminus I.

Aus diesem Verhalten des Nerven bei Knochenfischen schliesse ich, dass der Suspensorial-Apparat (Hyomandibulare) dieser letzteren, im Vergleiche mit Ganoiden, nach vorne (oralwärts) verschoben ist und in Folge dessen in das Innervationsgebiet des nächstfolgenden vorderen segmentalen Nerven, Trigeminus I, gerathen sei.

Lota und *Esox* sind für eine allgemeine Beurtheilung der hier durch das Verhalten der Nerven nachgewiesenen Verschiebung des Suspensorial-Apparates bei höheren Fischen interessante Formen. Bei diesen mit grossen Rachen versehenen Raubfischen konnte man am wenigsten eine oralwärts gerichtete Verschiebung anzutreffen erwarten.

Zieht man die stark entwickelten Mundwerkzeuge und deren Muskulatur in Betracht, so sollte man eher an eine Verschiebung des Hyomandibulare in die Occipital-Region des Schädels denken.

Diese Verhältnisse werden aber bei Raubfischen nicht durch eine distalwärts gerichtete Verschiebung, sondern durch eine wirksamere Einrichtung ausgeglichen, nämlich durch die Ausdehnung der Hyomandibular-Gelenkfläche in die Occipital-

region, bis in das Gebiet des Os squamosum. Die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sind in einer Arbeit von Sagemehl durch eine Reihe von Characiniden-Schädeln näher illustrirt (9, S. 63). Diese Reihe beweist, dass bei Schlamm fressenden Formen (*Citharinus*) die Hyomandibular-Gelenkfläche sich in den vorderen Abschnitten der Postorbitalregion koncentrirt. Bei Raubformen dagegen dehnt sich diese Fläche weiter distal in die Occipitalregion des Schädels aus (*Erythrinus*). Auf Taf. II Fig. 2 (Sagemehl loc. cit.) ist die ventrale Fläche des Schädels von *Citharinus* dargestellt. Die überknorpelte Hyomandibular-Gelenkpfanne dieser Form ist auf das Petrosum und Postfrontale beschränkt. Bei der Raubform *Hydrocyon* (Fig. 13) dagegen greift die Gelenkpfanne auf das Gebiet des Squamosum über. Auf dem vorderen Abschnitte derselben erscheint die callöse Verdickung, welche, wie Sagemehl betont (l. cit. S. 64), eine so wichtige Rolle für die Bewegungsart am Gelenke bei Raubformen spielt. Bei den mit grossem Rachen versehenen *Erythrinus* (Taf. I, Fig. 2) sind diese Verhältnisse noch weiter vorgeschritten. Am Hyomandibulare der von mir untersuchten Raubformen treffen wir also zwei Einrichtungen, welche auf den ersten Blick zu entgegengesetzten funktionellen Bedingungen angepasst zu sein scheinen. Die für Raubfische vortheilhafte Ausdehnung der Hyomandibular-Gelenkfläche auf die Occipitalregion ist bei *Lota* und *Esox* scharf ausgesprochen. Die Innervation des Hyoidapparates beweist ausserdem eine Verschiebung dieses Apparates nach vorn. Wie lässt sich diese letztere Verschiebung erklären?

Bei Ganoiden und Knochenfischen wird bekanntlich das primitive Verhalten des Visceralapparates, bei welchem die Visceralbögen ihre Lage an der Basis Cranii bewahren, sekundär wieder erreicht (Vgl. Gegenbaur 1, S. 254 u. f. 2, S. 536). Die Kiemenbögen verschieben sich dabei nach vorne. Bei Ganoiden finden wir aber im Vergleiche mit Selachiern auch eine Verschiebung der vordersten Glieder des Visceralapparates. Das Cranio-Hyomandibular-Gelenk, welches bei Selachiern weit distal vom Postorbitalfortsatze liegt, wandert bei Knorpelganoiden oralwärts und liegt unmittelbar distalwärts vom Postorbital-Fortsatze (vgl. 10, S. 13). Bei Knochenfischen scheint die Verschiebung, wie die Innervation des Hyoidbogens zeigt, noch weiter zu gehen. Dasselbe Verhalten der Nerven konnte aber vielleicht ohne Verschiebung des Hyomandibulare zu Stande kommen? In Folge der starken Entwickelung der Muskulatur, welche die Insertionsfläche am vordersten Abschnitte des Hyomandibulare findet, konnte dieser Abschnitt, wie Sagemehl meint, sich allmählich stärker entwickeln, um schliesslich bis zum postorbitalen Fortsatze seine Gelenkfläche auszudehnen (8, S. 213). Dadurch konnten auch die vordersten Abschnitte des Hyomandibulare in das Innervationsgebiet des Trigeminus I gerathen, und das Verhalten der Nerven würde ohne die Annahme einer Wanderung des Skelettstückes seine Erklärung finden. Dieser Erklärungsversuch ist unzutreffend. Auf die Entwickelung der Muskulatur ist nicht die Ausdehnung der Hyomandibular-Gelenkfläche auf den Postorbitalfortsatz zurückzuführen. Dies lässt sich leicht anatomisch sowie ontogenetisch nachweisen. Eher ist die distale Ausdehnung des Knochens durch diesen Faktor zu erklären.

In typischen Fällen besteht das Hyomandibulare bekanntlich aus einem dickeren stumpfwinkelig gebogenen, axialen Theile und zwei lamellösen Flügeln. Der ventrale Rand des vorderen Flügels ist durch eine Nath mit dem Metapterygoid verbunden. Der dorsale Rand erreicht die Artikulation des Knochens mit dem Postfrontale nicht. Diese Artikulation ist durch das dorsale Endstück des axialen Theiles gebildet. Der dorsale Rand des hinteren Flügels artikulirt mit dem Squamosum und trägt auf seinem dorso-distalen Winkel den Processus opercularis. Der hintere Flügel dient als Insertionsfläche für das System der Mm. operculares und ist sehr wahrscheinlich zum Theil im Dienste dieser Muskulatur entstanden, Der vordere Flügel, welcher ohne Zweifel im Dienste des M. adductor mandibulae sich entfaltete, erreicht, wie gesagt, das Postfrontale nicht. Als primär für die Knochenfische ist die Artikulation des axialen Theiles des Hyomandibulare mit dem Postfrontale zu betrachten. Dies wird durch das Verhalten des stabförmigen, knorpeligen Hyomandibulare von Embryonen erwiesen.

Bei Forellen von 17 mm Länge, welche in starker Chromsäurelösung gehärtet wurden, kann man das Primordialcranium präpariren. Ein etwas späteres, für die betreffende Untersuchung noch passendes Stadium vom Lachse ist von Parker abgebildet worden (25, Taf. 4 Fig. 1). An dem betreffenden Cranium sieht man, dass das Hyomandibulare mit dem postorbitalen Fortsatze artikulirt. Eine Ausdehnung der Artikulation auf die Occipitalregion des Schädels fehlt noch in diesen früheren Stadien.

Aus dem Gesagten folgt, dass die Artikulation des Hyomandibulare bei Knochenfischen im Vergleiche mit Ganoiden noch weiter oralwärts verschoben ist. Bei letzteren artikulirt das Hyomandibulare noch hinter dem Postorbitalfortsatze. Durch diese Verschiebung glaube ich das Verhalten des R. hyoideo-mandibularis bei Knochenfischen erklären zu können.

Die Ursache der progressiven Verschiebung des Hyomandibulare in der Reihe der Ganoiden und Knochenfischen besteht zum Theil, wie ich glaube, in der Beseitigung eines der Faktoren, welcher nach Gegenbaur das ursprüngliche primitive Verhalten des Visceralapparats zum Cranium störte. Das halbknorpelige, massive Palatoquadratum der Knorpelganoiden wird durch den leichtgebauten, wenig Raum in Anspruch nehmenden knöchernen Kieferapparat der höheren Fische ersetzt. Dieser Apparat bekommt ferner eine terminale Lage, sowie Verbindungen mit den vordersten Abschnitten des Schädels. Dies sind genügende Bedingungen, um die Verschiebung des Hyomandibulare bei Knochenfischen zu erklären.

Andere und wichtigere Faktoren müssen aber bei Selachiern die viel stärker als bei höheren Fischen ausgesprochene Dislokation des Hyoidbogens zu Stande gebracht haben. Eine oralwärts gerichtete Dislokation wurde bekanntlich durch Gegenbaur schon unter den primitivsten Selachiern, bei den Notidaniden nachgewiesen (I. S. 39). Der Glossopharyngeus-Kanal bei *Heptanchus* liegt unter der Hyoidpfanne, bei *Hexanchus* hinter dieser Pfanne. Die Pfanne von *Hexanchus* liegt demnach mehr nach vorne als bei dem primitiveren Notidaniden. Eine Verschiebung ist also auch bei Formen mit massiven, knorpeligen Palatoquadrato-Mandibularbogen

nachzuweisen. Bei den höheren Selachiern, welche dieselben relativen Volumenverhältnisse des P. Q. Mandibularbogens aufweisen, geht die oralwärts gerichtete Verschiebung des Hyomandibulare noch weiter. Das Skelettstück wandert dabei fast über die ganze Labyrinthregion des Schädels.

Ohne Zweifel hat hier der Vorgang eine tiefe morphologische Bedeutung. Die progressive Entfaltung des prächordalen Abschnittes des Schädels, welche bei den jetzt lebenden niederen Selachiern nur noch verschiedene Evolutionsphasen darstellt, ist der Hauptfaktor, welcher die Dislokation des Hyoidbogens hier bedingt.

Bei den Notidaniden steht der prächordale Abschnitt noch auf der Stufe eines Fortsatzes der antero-dorsalen Ecke des archaischen chordalen Abschnittes des Schädels, welcher nach vorn durch die Basalecke abschliesst. Wie Gegenbaur lehrt, sind beide Abschnitte des Schädels der Notidaniden nicht nur morphologisch ungleichwerthig, weil nicht vergleichbar mit einander, sondern auch in ihren Beziehungen zu den Visceralbögen ungleich angepasst.

Durch die progressive Entwickelung des prächordalen Abschnittes kommt allmählich die Nivellirung der Basis cranii zu Stande. Dieser überaus wichtige Process der Cephalogenese lässt, wie Gegenbaur sich ausdrückt „eine Eigenthümlichkeit verschwinden, welche den Schädel in zwei ungleichwerthige Abschnitte zerlegte“ (Vergl. l. c. S. 801.) Der bei den Notidaniden relativ schwach entwickelte prächordale Abschnitt zeigt bei höheren Selachiern dieselbe Volumenentfaltung wie der archaische chordale Schädel. Der erreichte Zustand vollkommener Gleichwerthigkeit der beiden morphologisch so differenten Abschnitte des Schädels kann nicht ohne Einfluss auf den Visceralapparat bleiben.

Die wichtige funktionelle Bedeutung der terminalen Lage der Mundwerkzeuge ist ohne weitere Erörterungen klar. In Folge dieser funktionellen Bedingung verliert allmählich der Palatoquadrato-Mandibularbogen seine uralten Gelenkverbindungen mit dem postorbitalen Fortsatze des chordalen Schädels (1. S. 55, 186.) Die sekundären Verbindungen des Palato-basal-Gelenks entfalten sich dagegen weiter und werden zum Hauptträger des Mandibularapparates.

Durch diesen Vorgang wird schliesslich die alte Verbindung des Visceralbogens (Postorbitalfortsatz) vollständig durch das recentere Palato-basal-Gelenk, welches in funktioneller Beziehung viel günstiger gelagert ist, ersetzt. Schon unter den Notidaniden sind unzweifelhafte Merkmale dieses allmählichen Ersatzes von Gegenbaur nachgewiesen worden. (1 S. 52—53.) Bei der höheren Form (*Hexanchus*) ist die Palato-basal-Gelenkfläche stärker entwickelt, als bei der primitiveren Form (*Heptanchus*). Umgekehrt verhalten sich die uralten Gelenkverbindungen mit dem Postorbitalfortsatze.

Durch die Nivellirung der Basis cranii, welche infolge der progressiven Entwickelung des prächordalen Schädels zu Stande kommt, werden die Bahnen für die weitere Ausbildung der schon bei den Notidaniden angedeuteten Einrichtungen eröffnet. Die Gelenkverbindung des Palatoquadrato-Mandibularbogens mit dem postorbitalen

Fortsatze wird aufgehoben und, bei höheren Selachiern, durch den Bandapparat des Palato-basal-Fortsatzes ersetzt. Die Verbindung dieses Fortsatzes mit der Basis cranii finden wir aber nicht mehr auf der Basalecke im hinteren Abschnitte der Orbita, also wie bei den Notidaniden, sondern weiter oralwärts auf dem basalen Theil des prächordalen Schädels.

Unter den höheren Selachiern erreicht die Verbindung des Palato-basal-Fortsatzes verschiedene Grade oralwärts gerichteter Verschiebung. Bei Mustelus, Squatina etc. erreicht dieselbe sogar die hintere Grenze der Ethmoidalregion des Schädels. (Vergl. Gegenbaur.) Der Hyoidbogen, dessen proximales Stück bei höheren Fischen als Träger der hinteren Abschnitte des Palatoquadrato-Mandibularapparates dient, muss der Verschiebung dieses Apparates natürlich folgen. Infolge dessen treffen wir in den Endästen des Stammbaumes der Fische Formen an, bei welchen der postorbitale Fortsatz wieder wie bei den Notidaniden als Träger eines Visceralbogens auftritt, nicht aber wie bei diesen als der des ersten (Palatoquadrato-Mandibularbogens), sondern des zweiten (Hyoidbogens). Im primitiven Zustande gehören nach Gegenbaur alle Visceralbogen dem chordalen Abschnitte des Schädels zu und sind metamer angeordnet. Im Laufe der phyletischen Entwickelung gewinnt der vorderste Bogen Anschlüsse an den allmählich sich entfaltenden recenten prächordalen Abschnitt. Die ursprüngliche metamere Anordnung wird dadurch gestört. Der zweite Bogen (Hyoidbogen), der Verschiebung des vordersten folgend, geräth schliesslich in das ursprüngliche fremde Innervationsgebiet des vordersten segmentalen Nerven, des Trigeminus I, (Knochenfische). Es kommt eine metamere Umwandlung der Kranialnerven zu Stande. Durch dasselbe Verhalten der Nerven werden uns am evidentesten auch die Verschiebungen der peripheren Theile in der Spinalregion erkennbar. Die Innervation des Hyoidbogens bei Knorpelganoiden ist auch, wie ich fand, keine primitive; denn dieser Bogen wird durch zwei segmentale Nerven, Facialis und Trigeminus II, innervirt. Der Visceralast des Trigeminus II besteht in der stark entwickelten Anastomose zum R. hyoideo-mandibularis.

Ich halte die Frage nicht für spruchreif, ob der Palatoquadrato-Mandibularbogen der höheren Haie ursprünglich zum Innervationsgebiete des Trigeminus I oder des Trigeminus II gehörte. Manche Punkte in der Morphologie der Labialknorpel bei Haien, vor Allem aber das Verhalten der Visceralbögen zu den Kranialnerven bei *Heptanchus* sind als Voruntersuchungen für diese Frage unentbehrlich. Der ursprüngliche Visceralbogen des Innervationsgebietes des Trigeminus I konnte im Laufe der Phylogenie eine Reduktion erfahren und durch den nächstfolgenden hinteren ersetzt werden. Ein Beispiel solcher Reduktion haben wir bei den Holocephalen. Der ventrale Labialknorpel von *Callorhynchus*, welchen J. Müller so stark entwickelt findet, dass er denselben einen „zweiten Unterkiefer" nennt (26, S. 202), wird bei *Chimaera* in einen Bandapparat umgewandelt (vergl. Hubrecht, 27). Die physiologische Bedingung dieser Reduktion des vordersten Visceralbogens bei *Chimaera* ist dunkel.

Man könnte vielleicht annehmen, dass die merkwürdige meisselförmige Bezahnung der Holocephalen, welche Anschlüsse an die hinteren Theile der Mundwerkzeuge bekanntlich gewinnt, durch ihre kolossale Entwickelung die funktionelle Bedeutung des vordersten knorpeligen Bogens allmählich ersetzt. Dadurch könnte die Atrophie dieses funktionslosen Skelettstückes bedingt sein. Bis jetzt ist aber eine Reduktion des vordersten Visceralbogens nur für die Holocephalen nachzuweisen. Demnach ist, wie gesagt, von den oben erwähnten Voruntersuchungen erst eine Entscheidung zu erwarten, ob der Palatoquadrato-Mandibularbogen der höheren Haie ursprünglich dem Innervationsgebiete des Trigeminus I angehörte oder nicht.

Die Verschiebungdes Palatoquadrato-Mandibular- sowie des Hyoidbogens, welche durch die funktionellen Vortheile der terminalen Lage der Mundwerkzeuge hervorgerufen ward, ging gleichen Schrittes mit der progressiven Entfaltung des recenten prächordalen Abschnittes des Schädels. Beide Vorgänge sind innig mit einander verbunden und müssen als die Hauptmomente der Genese des Vorderkopfes der Wirbelthiere betrachtet werden. Die Struktur der Oblongata, sowie das Verhalten der peripheren Nerven werden auch durch diese Momente völlig beherrscht. Die langen aufsteigenden Bahnen der Komponenten der drei proximalen Nerven, welche dem Gebiete der sich verschiebenden Bogen angehören, sind als Resultat der Verschiebung dieser Bogen entstanden.

Dasselbe Moment sowie die allmähliche Entwickelung des prächordalen Abschnittes als eines nach vorn gerichteten Auswuchses bedingte die Entstehung des nach vorn strebenden Innervationsapparates der Rami rostrales, welche auch den drei vordersten Kranialnerven angehören.

In den grundlegenden Arbeiten von Stannius und Vetter (4) ist das peripherische Verhalten der Kopfnerven sehr vollständig studirt worden. Wenig Neues kann demnach eine Bearbeitung des Verlaufes der Hauptäste bringen. Beide Arbeiten betrachten aber den Trigeminus der Fische als einen einheitlichen Nerven. Es bleibt daher die Frage, welche Nerven wir dem System des Trigeminus I und welche dem des Trigeminus II zuschreiben müssen, noch offen. Für die Muskeläste ist diese Frage sehr wichtig. Der Vergleich der Kopfnerven von Knochenfischen und *Acipenser* ergiebt einige erwähnenswerthe Thatsachen. Eine vollständige Beschreibung der peripherischen Aeste des Trigemino-Facialis-Komplexes von *Lota*, welche die einzelnen Aeste auf bestimmte Segmentalnerven zurückführt, finde ich demnach für nothwendig. Alle Nerven des Komplexes von *Lota*, den N. Weberi ausgenommen, treten durch einen Nervenkanal in die Orbita aus. Die Austrittsöffnung ist durch das Alisphenoid, Orbitosphenoid und das membranöse Interorbitalseptum begrenzt. Dorsomedial eng an einander angeschlossen verlaufen die Nn. ophthalmici (Taf. I Fig. 1 *Os et pr*, Fig. 5). Fast durch die ganze Strecke des orbitalen Verlaufes sind sie leicht von einander zu trennen und senden folgende Aeste ab:

Vom O. superficialis geht ein Ast zu den Schleimkanälen der hinteren Knochen der suborbitalen Reihe.

Beide Nerven senden ein paar dicke Aeste in das dorsale Bindegewebspolster der Orbita, welche die Haut der supraorbitalen Gegend innerviren. Zwei oder drei terminale Abzweigungen verlieren sich auf der Oberfläche des Bulbus oculi. Das nähere Verhalten dieser letzteren zum Bulbus konnte ich nicht ermitteln. Bei Lupenvergrösserung fand ich an der Abgangsstelle dieser Nerven keine gangliöse Anschwellung (Nn. ciliares, 2, S. 503 für Barbus 12, S. 15). Einige Zweige innerviren die Schleimkanäle des Frontale.

Im vordersten Drittel der Orbita sendet der O. profundus einen Ast zu den Schleimkanälen des Antorbitale.

Weiter distal sind die Nerven durch Faseraustausch untrennbar mit einander verbunden und verlaufen in die Ethmoidalregion, wo sie in einen medialen und lateralen Ast zerfallen. Beide Aeste umkreisen das Geruchsorgan, indem sie der bindegewebigen Kapsel des Organs Zweige abgeben.

Eine vergleichende Besprechung der Nn. ophthalmici von *Acipenser* ist oben angeführt.

Das sicherste Kriterium zur Feststellung der Homologie der peripheren Nerven ist der Vergleich der centralen Ursprungsstätten ihrer Bahnen. Von diesem Standpunkte aus versuchte ich hier die peripheren Nerven von *Lota* und *Acipenser*, welche zum Systeme des N. maxillaris superior gehören, zu vergleichen.

Drei Nerven von *Acipenser* sind als Nn. rostrales zu bezeichnen[1]: Die zwei Aeste der beiden Nn. rostrales externi des Trigeminus und ein Ast des Nn. rostralis internus des Facialis.

Die Nn. rostrales externi verlaufen, eng an einander angeschlossen, lateral vom Vorsprunge der Basis cranii zur basalen Fläche des Rostrum (6, S. 482, Taf. XXIII). Stannius hielt diese zwei Nerven für einen Nervus rostri externus, v. Wijhe trennte beide Nerven und fasste den ventralen als N. maxillaris superior, den dorsalen als N. rostralis (buccalis) (7, S. 232) auf.

Ohne die Richtigkeit der Auffassung von v. Wijhe zu bestreiten, bemerke ich, dass diese Nerven bei Knorpelganoiden einen Zustand völliger Indifferenz zeigen. Beide verhalten sich absolut identisch und verlaufen zur basalen Fläche des Rostrum, indem sie zur vorderen Hautfalte des protraktilen Mundapparates und zu den Bartfäden Aeste senden. Auf Grund dieser Indifferenz beider Nerven finde ich es vortheilhaft, speciell für Knorpelganoiden den Terminus Nn. rostrales für beide Nerven beizubehalten. Der N. rostralis (v. Wijhe) ist ein Ast des Trigeminus II und kann demnach als N. rostralis trigemini II bezeichnet werden (6, Taf. XXIII, rother Nerv). Der N. maxillaris sup. (v. Wijhe) ist ein Ast des Trigeminus I, ist also ein N. rostralis trigemini I (l. c. blauer Nerv).

Bei *Lota* werden der Nerv Fig. 1, *Tr. II R.* als Ast des Trigeminus II dem N. rostralis *Tr. II* von *Acipenser* und der Ast des Trigeminus I *Tr. I R.* dem N. rostralis *Tr. I* von *Acipenser* homolog zu erachten sein.

---

1) Der für diese Nerven unzutreffende Terminus „Nn. buccales" wäre besser zu vermeiden.

Beide Aeste von *Lota*, welche ich auch bei *Esox* und *Gobio* fand, verhalten sich aber sehr different von einander; demnach dürfte der dorsale (rothe) Nerv als N. rostralis, der ventrale (blaue) Nerv jedoch als N. maxillaris superior mit vollem Rechte bezeichnet werden.

Die Nerven verlaufen auf der Aponeurose des Bodens der Orbita von der Masse des M. adductor mandibulae bedeckt nach vorne und senden folgende Aeste ab:

Auf der Höhe der hinteren Suborbitalia sendet der N. rostralis Tr. II R. einen Ast ab, welcher den M. adductor mandibulae durchbohrt und die Haut hinter dem Maxillare innervirt. Vgl. Querschnitt (Fig. 11, *Tr. II*, R_1). Einen analogen Ast sendet der N. maxill. sup. (Tr. I R_1) ab. Distal auf der Höhe des Palatinum trennt sich der N. rostralis, wo er mit einem Aste des N. maxill. sup. zu den vorderen Knochen der suborbitalen Reihe verläuft, um die Schleimkanäle dieser Knochen zu innerviren Fig. 1 (3, S. 42, Ast 1). Der N. maxill. sup. kreuzt dorsal das Palatinum, sendet einen Muskelast zum Adductor mandib. und zerfällt in zwei Aeste. Ein lateraler Ast umkreist mit einem vorderen und hinteren Endzweige das Maxillare Fig. 1 (vgl. über die Homologien dieses Astes 3, S. 43 und 2, S. 509). Ein medialer Ast kreuzt dorsal den seitlichen Theil des Vomer und sendet einen Ast zu einem bei *Lota* eigenthümlich von der Masse des Adductor mandibulae abgegliederten Muskel. Dieser entspringt vom vorderen Rande des Ento- und Metapterygoides und befestigt sich durch eine dünne Sehne an das proximale Ende des Maxillare.

Der mediale Ast verläuft ventral vom proximalen Abschnitte des Maxillare und zerfällt in zwei Endäste. Der laterale Ast umkreist den hinteren Rand des Prämaxillare und innervirt die Lippenhaut; der mediale Ast anastomosirt mit dem N. palatinus facialis (Fig. 1 *Pt*). Das Verhalten dieses Endastes erinnert an den N. spheno-palatinus der Säuger.

Aus dieser Beschreibung beider Nerven hebe ich besonders hervor, dass beide beschriebenen Muskeläste dem System des Trigeminus I angehören. Oben wurde noch ein vom Trigeminus I hoch entspringender Ramus ad m. adduct. mand. beschrieben (Fig. 11,5 *Ram*). Er verläuft zur hinteren Portion des Muskels und sendet, bevor er ihn erreicht, ein Aestchen zum M. dilatator operculi. Das Aestchen verläuft tief und erreicht den Muskel an seiner ventralen Seite.

Der M. levator arcus palatini ist bei *Lota* vom M. adductor mandibulae nicht differenzirt. Bei *Esox* ist der Muskel gut entwickelt und wird durch einen besonderen Zweig des Trigeminus I innervirt, welcher den Muskel an seiner medialen Seite erreicht.

Ehe ich zur Darstellung des N. maxillaris inferior von *Lota* übergehe, muss ich einige Bemerkungen über den N. palatinus bei *Acipenser* und Knochenfischen vorausschicken.

Der N. palatinus von *Acipenser* ist ein Ast des Facialis (6, S. 482, Taf. XXIII *Pt*). Er verläuft zum Palato-quadratum, durchbohrt dasselbe, indem er einen Ast zur dorsalen Oberfläche des Skelettstückes sendet, und verzweigt sich in der Schleim-

haut des Gaumens. Der N. rostri internus (Stannius) ist auch, wie ich fand, ein Ast des Facialis. Bei Knorpelganoiden hat dieser Nerv mit der Innervation des Gaumens absolut Nichts zu schaffen; er ist demnach kein N. palatinus. In seinem peripheren Verhalten ist er vollkommen den N. rostrales externi analog; er verläuft medial vom Vorsprunge der Basis cranii zum ventralen Abschnitte des Rostrum, wo er zahlreiche Anastomosen mit den terminalen Verzweigungen der Nn. rostrales externi bildet, und innervirt die Bartfäden.

Jeder der drei segmentalen Nerven, welche den Trigemino-Facialis-Komplex bei *Acipenser* bilden, besitzt also einen N. rostralis. Alle drei Nn. rostrales zeigen durch ihr analoges, peripheres Verhalten einen Zustand vollkommener Indifferenz.

Der Facialis von *Lota*, wie oben beschrieben, entsendet einen R. palatinus (Fig. 1, 12, *Pt*). Nach der Abzweigung des R. hyoideo-mandibularis schliesst sich der Endstamm des Facialis eng an den terminalen Stamm des Trigeminus I an (Fig. 11, *TrI,F*). Die vereinigten Stämme verlaufen nach vorne und bilden den N. maxillaris inferior (Fig. 1 *Mxi*). Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass wir in dem N. palatinus der Knochenfische das Homologon des N. rostri interni von *Acipenser* suchen müssen. Dafür spricht der identische Ursprung vom Facialis, sowie die grosse Aehnlichkeit des peripheren Verhaltens. Die terminalen Aeste des N. palatinus von *Lota* anastomosiren sogar, wie oben bemerkt, mit dem Homologon des N. rostralis Tr. I, mit dem Maxillaris superior.

Wo ist aber bei *Lota* der Nerv, welcher dem N. palatinus von *Acipenser* entspricht? Dieser Nerv ist, glaube ich, in dem terminalen Aste des Facialis (Fig. 11, *F*) zu suchen, welcher, mit dem Trigeminus I vereinigt, den N. maxillaris inferior bei *Lota* bildet.

Wie von mir früher dargethan ist, besteht der N. maxillaris inferior (v. Wijhe) bei *Acipenser* nur aus Fasern des Trigeminus I. Da wir aber bei *Lota* keinen selbstständigen Nerv finden, welcher dem N. palatinus von *Acipenser* entspricht, so ist es klar, dass die vom Verhalten bei *Acipenser* abweichende Zusammensetzung des N. maxillaris inferior von *Lota* aus Trigeminus I und Facialis-Fasern nur durch die Verschmelzung zweier Nerven, welche bei *Acipenser* selbstständig auftreten, entstehen konnte.

Der N. maxillaris inferior der Knorpelganoiden ist demnach kein kompletes Homologon des gleichnamigen Nerven von *Lota*.

Nach seinem Austritte aus dem Cranium verläuft der N. palatinus von *Lota* dem Rande des Parasphenoids eng angeschlossen nach vorne. Auf der Höhe des hinteren Abschnittes der Orbita sendet der Nerv seinen ersten Ast zur Schleimhaut des Gaumens (3, S. 56). Dieser Ast entspricht wohl dem R. cutaneus palatinus, welchen Wright bei Amiurus beschreibt (24, S. 367). Unmittelbar hinter dem Vomer giebt der N. palatinus den zweiten Ast für die Schleimhaut des Gaumens ab. Weiter kreuzt der Nerv den Vomer dorsal und gelangt, ventral vom proximalen Stücke des Palatinum verlaufend, zu der Artikulationsgegend der Maxillaria und

Intermaxillaria, wo er einen medialen und lateralen Ast abgiebt. Der laterale Ast anastomosirt, wie oben erwähnt, mit dem terminalen Aste des N. max. sup. (Tr. I). Der mediale Ast verliert sich in der Schleimhaut der proximalen, prämaxillaren und maxillaren Artikulationsgegend.

Ueber die Homologie des N. palatinus der Knochenfische mit dem N. petrosus superficialis major der Säuger vergl. Stannius (3, S. 71) und Rabl (11, S. 225.)

N. maxillaris inferior (Fig. 1 *Mxi*). Dieser Nerv enthält bei *Lota*, wie oben dargethan ist, die Elemente von zwei, mit einander verschmolzenen Nerven, des N. maxillaris inferior (6, Taf. XXIII, *A*) und des N. palatinus (*lc. Pt.*) von *Acipenser*.

Stannius (3, S. 43) und v. Wijhe (7, S. 233) haben den N. maxillaris inferior von *Acipenser* vollkommen richtig bestimmt. In meiner früheren Arbeit (6, S. 484 bis 485) habe ich einige Betrachtungen über die Deutung dieses Nerven vermuthungweise ausgesprochen. Diese Betrachtungen halte ich jetzt für irrthümlich.

Die fehlerhafte Deutung dieses Nerven entstand bei mir dadurch, dass ich den Visceralast des zweiten segmentalen Nerven (des Trigeminus II) für reducirt, ferner dadurch, dass ich den N. maxillaris superior für einen interarkualen Nerven (Visceralast) hielt. Beides ist falsch. Der Visceralast des zweiten segmentalen Nerven (Trigeminus II) von *Acipenser* ist, wie oben erörtert, nicht reducirt. In Folge der oralen Verschiebung des Hyoidbogens ist bei Knorpelganoiden eine metamere Umwandlung der Nerven entstanden. Der Hyoidbogen ist in das Innervationsgebiet des zweiten segmentalen Nerven gerathen; dabei ist aber der ursprüngliche Nerv des Bogens, der viscerale Facialis-Ast, noch nicht aus dem Plexus ausgeschaltet. Der Hyoidbogen der Knorpelganoiden wird in Folge dessen durch die mit einander verbundenen Visceraläste von zwei segmentalen Nerven innervirt (Trigeminus II und Facialis).

Der N. maxillaris superior der Knorpelganoiden ist, wie v. Wijhe richtig auffasste, in dem ventralen N. rostri externus von *Acipenser* (Ast des Trigeminus I) zu suchen. Dieser Nerv bewahrt bei Knorpelganoiden, wie gesagt, noch einen Zustand vollkommener Indifferenz, und als N. rostralis des ersten segmentalen Nerven (Trigeminus I) ist er durchaus nicht als ein interarkualer Nerv (Visceralast), sondern als ein R. pharyngeus aufzufassen.

Der N. maxillaris inferior von *Lota* sendet, ehe er die Höhe des Palatinum erreicht, einen und mitunter zwei Muskeläste zu den vorderen Abschnitten des Adductor mandibulae.

Im weiteren Verlaufe kreuzt der Nerv das Ektopterygoid und zerfällt in folgende Aeste: in den R. mandibularis externus (*Me.*), den R. mandib. internus (*Mi*) und in eine variirende Zahl von Haut- und Schleimhautästen für das Artikulationsgebiet des Unterkiefers und das Gebiet des Os quadratum (vergl. Fig. 1).

Der R. mand. ext. giebt einen Hautast für den seitlichen Theil und zwei Aeste für die ventralen Theile des Unterkiefers ab.

Der R. mand. int. geht auf die mediale Seite des Unterkiefers über und zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Der feinere dorsale giebt Zweige an die Schleimhaut, sendet aber auch einen Muskelast für die Portion des M. add. mand., welche die mediale Fläche des Unterkiefers überzieht. Der dickere ventrale Ast verläuft ventral vom Meckel'schen Knorpel, sendet einen Muskelast zum schwach bei *Lota* entwickelten M. intermandibularis (vergl. Vetter 46, S. 496) und gelangt unter das Os spleniale (N. alveolaris).

Der R. hyoideo-mandibularis sendet in der Nähe seines Abganges von den Stämmen des Nervenkomplexes einen Muskelast zu dem Adductor operculi und Adductor hyomandibularis. Diese Muskeln sind bei *Lota* unvollständig von den hinteren Abschnitten des Adductor arcus palatini gesondert. Der Nerv verbindet sich mit einem Konnectivast des Glossopharyngeus, ehe er die von ihm innervirten Muskeln erreicht. Diese Anastomose fand ich auch bei *Esox*. Einen zweiten Muskelast sendet der R. hyoideo-mand. zum Adductor arcus palatini. Der Nerv erreicht den Muskel von der dorsalen Seite her (46, S. 501.) Ein dritter Muskelast verläuft zu den dorsalen Theilen des Operculum und innervirt den Levator operculi (Fig. 1, *L O*). (Vergl. 46, 503).

Nach der Abgabe dieser Aeste verläuft der R. hyoideo-mand. in einem Kanal des Hyomandibulare, wo er sich in zwei Aeste, den R. mandibularis und den R. hyoideus, theilt. Jeder Ast hat seine besondere Austrittsöffnung. Durch die vordere Oeffnung tritt der R. mandibularis auf die laterale Seite des Knochens (Fig. 1 *Md.*); durch die hintere Oeffnung verläuft der R. hyoideus (*Hy*).

Der R. mand. nervi facialis entsendet gleich nach seinem Austritte aus dem Knochenkanal einen R. buccalis (Fig. 1, *Bc*), welcher die Masse des M. adductor mandibulae durchzieht und auf der Höhe des hinteren Randes der Orbita unter der Haut verläuft. Der Nerv innervirt die Haut der Artikulationsgegend des Unterkiefers. Sein Innervationsgebiet ist dasselbe wie das der oberen Hautäste des Trigeminus I.

Ich fand diesen R. buccalis bei allen von mir untersuchten Fischen (*Esox*, *Tinca*, *Abramis*, *Cyprinus carpio* und *Gobio*). Bei *Esox* ist dieser Nerv von Stannius beschrieben worden (Nervus buccalis accessorius 3, S. 44, 62.) Bei dieser Form hat der Nerv einen sehr eigenthümlichen Verlauf. Der Knochenkanal des Hyomandibulare hat beim Hecht nur eine Austrittsöffnung, welche am hinteren Rande des Knochens und ventral vom Processus opercularis liegt. Aus dieser Oeffnung treten die Rami mandibularis et hyoideus vereinigt aus. Gleich nach dem Austritte entspringt der N. buccalis, umkreist dorsal den Proc. operc., zieht in sehr langer Bahn durch die Muskelmasse des Adductor mandibulae, ohne Aeste abzugeben, und erscheint auf der Höhe des hinteren Randes der Orbita als subkutaner Nerv. Sein Innervationsgebiet erstreckt sich noch etwa bis zum vorderen Drittel des Maxillare. Ich halte diesen Nerven, welcher allen von mir untersuchten Fischen zukommt, für einen, den Hautästen des Trigeminus I homodynamen Zweig.

Nach Abgabe des N. buccalis sendet der R. mandibularis einen Ast, welcher das Symplecticum lateral kreuzt und zwischen dem Praeoperculum und Suboperculum

auf die mediale Seite des Opercularapparates verläuft (Fig. 1). Der geringen Grösse des Objektes wegen konnte ich das weitere Verhalten dieses Astes nicht ermitteln.

Weiterhin umkreist der Mandibularis-Stamm ventral das distale Ende des Symplecticum, kreuzt die mediale Fläche des Quadratum und gelangt auf die mediale Seite des Unterkiefers, wo er in ein System von terminalen Aesten zerfällt. Das System dieser Aeste liegt tiefer, also mehr lateral als das System der Verästelungen des R. mand. int. trigemini I. Einige von den terminalen Aesten des R. mand. n. facialis innerviren, wie Vetter richtig angibt, die medial vom Unterkiefer liegende Portion des M. adductor mandibulae (46, S. 497). Ein Ast verläuft unter dem Spleniale, dem N. alveolaris trigemini I folgend.

Der R. hyoideus sendet gleich nach seinem Austritte aus dem hinteren Nervenloche des Hyomandibulare einen R. opercularis zur medialen Fläche des Opercularapparates (Fig. 1, *Op*). Der Stamm des R. hyoideus (*Hy*) folgt dem ventralen Rande des Hyoidbogens und sendet Aeste zur Muskulatur des Branchiostegalapparates.

Die Muskeläste von *Acipenser ruthenus* sind von mir auch auf bestimmte segmentale Nerven zurückgeführt worden. Ich fand, dass der Constrictor superficialis vom R. hyoideus, welcher die dorsale Oberfläche des ventralen Abschnittes des Muskels erreicht, innervirt wird. Der Muskel gehört also zum Gebiete des Trigeminus II und Facialis. Leider konnte ich den von Vetter angegebenen Ast des R. maxillaris inferior (Trigeminus I) für die vordere Portion des Muskels nicht finden (4 b, S. 471). Die Präparation dieser Gegend an Exemplaren von etwa 30 cm Länge ist zu schwierig.

Der M. protractor hyomandibularis wird durch einen Ast des Trigeminus I innervirt. Der M. adductor mandibulae bekommt seinen Ast vom N. maxillaris inferior, welcher, wie oben erwähnt, dem Trigeminus I angehört. Der Ast gelangt zum Muskel an der dorsalen Seite und entspringt vom Nerven, bevor derselbe sich in die Lücke zwischen dem Muskel und der Cart. palatina einsenkt. Einen zweiten Ast bekommt der Muskel vom R. mand. n. facialis. Dieser Muskel gehört demnach dem Systeme des Trigeminus II und Facialis zu. Der M. retractor hyomandibularis und der beim Sterlett gut entwickelte M. opercularis werden durch einen Ast des R. hyoideo-mandibularis innervirt. Wie Stannius beschrieben hat, bekommt dieser Ast eine Anastomose vom Glossopharyngeus, ehe er seine Muskeln erreicht.

Landhaus in Puschkino, 1. Februar 1896.

Litteratur-Verzeichniss.

1. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Das Kopfskelett der Selachier. 1872.
2. —— Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur „Wirbeltheorie" des Schädels. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.
3. Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische. 1849.
4. B. Vetter, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. a. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. b. Ebenda. Bd. XII.
5. P. Mayser, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXVI. 1881.
6. N. Goronowitsch, Das Gehirn und die Kranialnerven von Acipenser ruthenus. Morphologisches Jahrbuch Bd. XIII. 1888.
7. W. van Wijhe, Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. V.
8. M. Sagemehl, Das Cranium von Amia calva. Morphologisches Jahrbuch. Bd. IX.
9. —— Das Cranium der Characiniden etc. Ebenda. Bd. X.
10. C. Gegenbaur, Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. A. v. Kölliker's Festschrift. 1887.
11. K. Rabl, Ueber das Gebiet des N. facialis. Anatomischer Anzeiger. Bd. II.
12. G. Büchner, Mémoire sur le Système nerveux du Barbeau (C. barbus). Soc. d'histoire naturelle de Strasbourg 1836.
13. Béla Haller, Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXIII.
14. G. Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirnes. 1878.
15. W. His, a) Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. b) Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Ausgeg. im Februar 1888.
16. Zimmermann, Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1891.
17. M. Sagemehl, Das Cranium der Cyprinoiden. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XVII.
18. C. Gegenbaur, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIII.
19. A. Froriep, Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882.
20. J. Rohon, Ueber den Ursprung des Vagus bei Selachiern. Arbeiten des Zoologischen Instituts zu Wien. Hft. I. 1878.
21. M. v. Lenhossék, Ueber Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anatomischer Anzeiger. Bd. V.
22. L. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XVIII. (Auch separat erschienen.)
23. O. Strong, The Cranial Nerves of Amphibia. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Nervous System. Journal of Morphology 1895.
24. R. Wright, On the Nervous System and sense Organs of Amiurus. Proceedings of the Canadian Institute Toronto. 1884.
25. W. K. Parker, On the Structure and Development of the Skull in the Salmon. Philosophical. Transactions. 1873.
26. J. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1835—1845.
27. A. Hubrecht, Beitrag zur Kenntniss des Kopfskelettes der Holocephalen. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. III.

Tafel-Erklärung.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Ab N. abducens.
Ac N. acusticus.
As absteigendes System des N. acusticus.
A.Tr.II, A.Tr.II aufsteigende Bahn des Trigeminus I resp. II.
Bf, Bf', bf etc. Bogenfasern.
Bc Ramus buccalis
Crb Cerebellum.
CL Cerebellarleisten.
C.ant Vorderhorn.
Cps Hinterhorn.
Com.inf.H. Commissura infima Halleri.
Com.ac.M Commissura accessoria Mauthneri.
C.T.II.m motorisches Centrum des Trigeminus II.
Fz laterale Fortsätze der motorischen Zellen.
Frd aufsteigende sens. Facialis-Bahn.
Frv Facialis, radix ventralis.
Glph Glossopharyngeus.
G Ganglienzellen.
Hl hintere Längsbündel.
Hy R. hyoideus.
γ aufsteigende Bahn des Trigeminus I und Sec. Vag. Tr. Bahn von *Acipenser*.
Kg Körnergewebsgebilde des Cerebellum.
Lo Ramus ad musc. levatorem operculi.
LF Lobus facialis.
L.gl.ph Lobus glossopharyngei.
L.vg.imp unpaariger Abschnitt der Lobi vagales.
Lvg Lobi vagales.
Lt Lobus trigemini II.
Ltr N. lineae lateralis.
MF Mauthner'sche Faser.
Mxs N. maxillaris superior.
Me N. maxillaris externus.
Mxi N. maxillaris inferior.
Md R. mandibularis.
Mi R. maxillaris internus.
NWb Nervus Weberi.
N Neuroglia-Feld.
Ng membranöser Abschnitt der Cerebellarleisten.
Oc N. oculomotorius.
Op N. opercularis.
Opt N. opticus.
Os et pr Nn. ophthalmicus superficialis et profundus.
Pt N. palatinus.
Pzd, Pzv dorsale und ventrale Gruppen von Purkinje'schen Zellen.
Ram. R. ad m. adductorem mandibulae.
RHm R. hyoideomandibularis.
Sec.V.Tr.B Sekundäre Vagus-Trigeminus-Bahn.
SpI + II vereinigte Nn. spinales 1 und 2.
TrIId, TrIIc Radix dorsalis, Radix ventralis trigemini II.
Tro N. trochlearis.
TrI, TrII Nn. Trigeminus I resp. II.
TrIrd, TrIrv Trigeminus I radix dorsalis und ventralis.
Topt Tectum opticum.
TrIR, TrIIR Nervi rostrales trigemini I und II; der erste Nerv, N. maxillaris superior propr., der zweite N. rostralis.
TrIIH R. hyoideus trigemini II + facialis (radix ventralis).
Vgd, Vgv Radix dorsalis et ventralis vagi.
Vg N. vagus.
V vorderer Abschnitt des Ventriculus IV.
Vhz Vorderhornzellen.
Zz Zwischenzellen.

Die übrigen Bezeichnungen im Texte.

Alle mikroskopischen Präparate sind unter Zeiss Linse *aa*, die Fig. 6 und 7 unter Apochromat 16 mm mit Camera von Abbe gezeichnet.

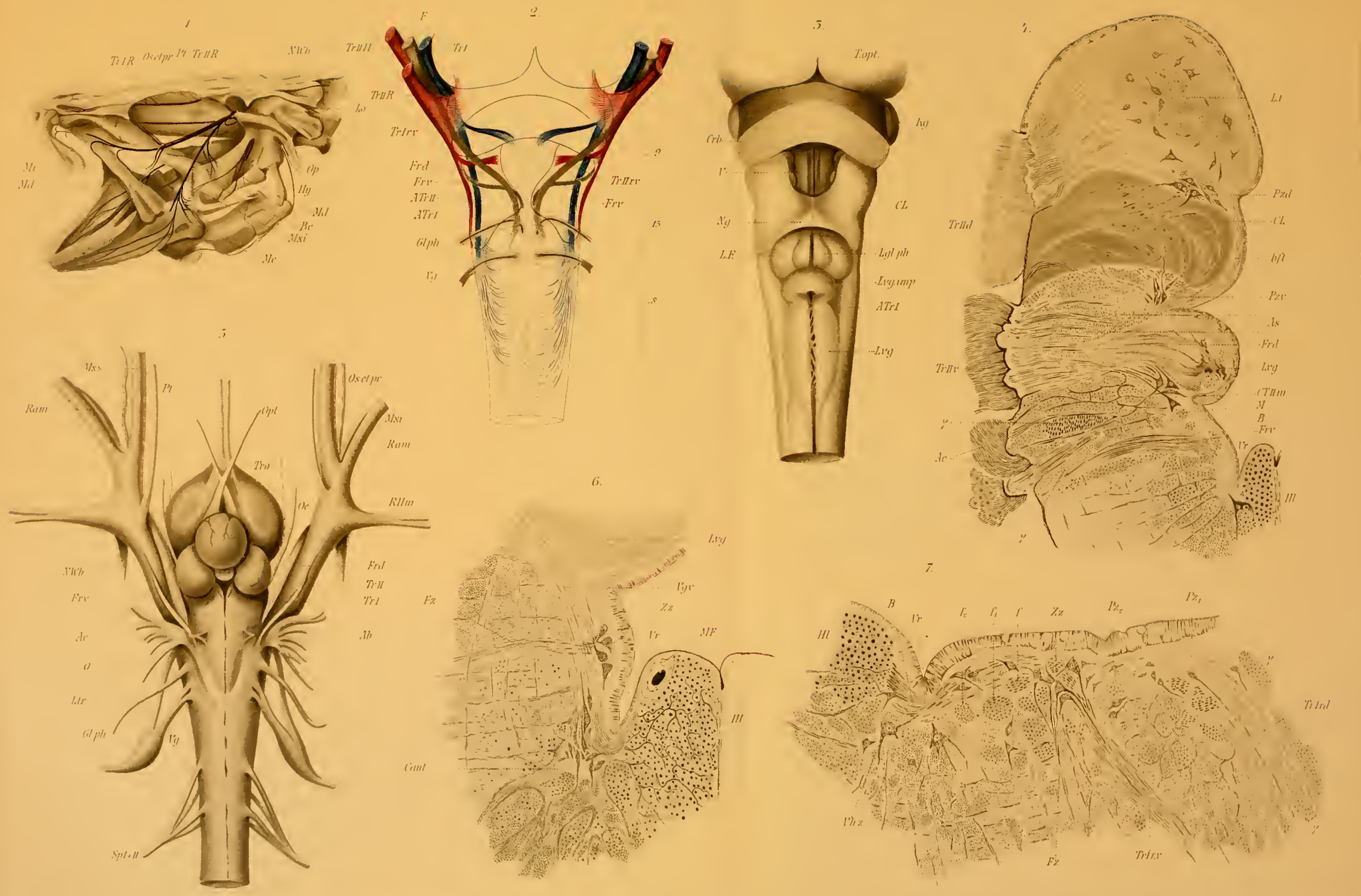
Tafel I.

Fig. 1. Schädel von *Lota vulgaris* mit eingetragenen Nerven des Trigemino-Facialis-Komplexes. System des Trigeminus I blau, des Trigeminus II roth, des Facialis schwarz. Die proximalen Theile der Rr. hyoideus et mandibularis sind dreifarbig, um die Zusammensetzung des R. hyoideomandibularis aus Fasern aller Nerven des Komplexes anzudeuten.
Fig. 2. Schema der Hauptbahnen der Nerven des Komplexes von *Lota*. Dieselben Farbenzeichnungen wie in Fig. 1. Die Nummern 9, 15 und 8 bezeichnen die Querschnittebenen der Schnitte Fig. 9, 15 und 8.
Fig. 3. Oblongata von *Lota*. Vergr. etwa 5 mal.
Fig. 4. Schnitt aus den Austrittsebenen des Trigeminus II von *Acipenser*. Karminpräparat.
Fig. 5. Gehirn mit Kranialnerven (*Lota*) von der ventralen Seite. Vergr. etwa 5 mal.
Fig. 6. Motorisches Centrum des Vagus von *Acipenser*. Karminpräparat.
Fig. 7. Schnitt aus der Austrittsebene des Trigeminus I von *Acipenser*. Karminpräparat.

Tafel II.

Alle Schnitte sind nach Weigert gefärbt.

Fig. 8. Aus den distalen Abschnitten der Lobi vagales von *Lota*.
Fig. 9. Aus der Austrittsebene des Trigeminus II und Facialis von *Lota*. Das Präparat wenig differenzirt, um das Verhalten der grauen Substanz zu demonstriren.
Fig. 10, 11 und 12. Schnitte durch die Stämme des Trigemino-Facialis-Komplexes von *Lota*.
Fig. 13. Aus den Austrittsebenen des Trigeminus I von *Acipenser*.
Fig. 14. Aus den Austrittsebenen des Vagus von *Acipenser*.
Fig. 15. Aus den distalen Abschnitten des Lobus n. facialis von *Lota*.



Wilhelm Engelmann Leipzig

Wilhelm Engelmann, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Goronowitsch N.

Artikel/Article: Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota Vulgaris 1-44