

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

VERGLEICHENDE ANATOMIE DES GEHIRNS.

1. DAS VORDERHIRN.

VON

DR. LUDWIG EDINGER, PRAKT. ARZT,

IN

FRANKFURT AM MAIN.

MIT VIER TAFELN.

Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns.

Von Dr. Ludwig Edinger, prakt. Arzt.

I. Das Vorderhirn.

Der folgende Aufsatz giebt Kenntnis vom Bau des Vorderhirns auf Grund vergleichend anatomischer Befunde. Er ermittelt, wie sich der Mantel, wie sich das Stammganglion bei den verschiedenen Tieren verhält, wo zuerst die Hirnrinde und die sie begleitenden Formationen auftreten und weist schließlich eine Anzahl Faserzüge nach, welche dem Vorderhirn aller Wirbeltiere gemeinsam sind.

Seine Angaben stützen sich auf Befunde, die an Serienschnitten durch die Gehirne von Vertretern fast aller Wirbeltierklassen erhoben sind. Eine spätere Mitteilung wird sich in gleicher Weise mit dem Zwischen- und Mittelhirn beschäftigen. Wenn gleich in der Litteratur nicht wenige Bruchstücke zur vergleichenden Anatomie des Gehirns zu finden sind, so war es doch nötig die Arbeit systematisch durchzuführen und auch solche Klassen nochmals neu zu untersuchen, die schon früher seitens der Anatomen genügende Berücksichtigung gefunden haben. Der Text wird, wo er es mit solchen zu thun hat, kurz sein können, und es wird nicht erforderlich sein in Detailbefunde da einzugehen, wo Älteres nur bestätigt wird. Häufig wird an Stelle des ausführlichen Textes dann die Abbildung treten können.

Mit der eigentlichen Histiologie des Gehirns werden sich diese Zeilen weniger zu befassen haben. Meine Untersuchungen, die Anfangs nur auf die Erkennung des Verlaufes der markhaltigen Nervenfasern gerichtet waren, sind fast alle an Präparaten angestellt, die nach Weigert mit alkalischer Hämatoxylinlösung geschwärzt, und dann mit Borax-Ferridcyankaliumlösung differenziert worden waren. Dabei werden bekanntlich alle markhaltigen Nervenfasern schwarz, während die Zwischensubstanz gelblich erscheint, und die Zellen in ihr je nach dem Grade des Auswaschens heller oder dunkler braun erscheinen. Daneben kamen Carmin- und Säurefuchsinpräparate zur Betrachtung.

Ebenso soll gleich im Voraus bemerkt sein, daß die nicht markhaltigen Züge, da wir noch kein genügendes Mittel besitzen sie immer von Bindegewebszügen sicher zu unterscheiden, nur da Berücksichtigung finden, wo es sich, wie bei den Commissuren, um solche Bündel handelt, welche compact verlaufen und sich bei höheren Tieren mit Mark umgeben, also sicher zum Nervensystem gehören. Trotz all dieser Restrictionen bleiben aber dem, der an die vergleichende Anatomie des Vorderhirnes herantritt, noch viele und wichtige Aufgaben zu lösen. Die Anordnung der Nervenzellen ist seit Stieda nicht mehr bei Vertretern aller Wirbeltierklassen untersucht worden, über den Verlauf der aus ihnen entspringenden Bündel ist überhaupt nur sehr wenig bekannt. Sie richtig zu deuten, bedurfte es vielfach neuer Untersuchungen über die größeren anatomischen Verhältnisse, die sich, zum Teil entwicklungs-geschichtlicher Natur, wesentlich auf den Mantel und seine Anhangsgebilde erstreckten. Besondere Schwierigkeiten machte unerwarteter Weise das vieluntersuchte Selachiergehirn. Dann war der Hirnmantel bei den erwachsenen Knochenfischen und die als Plexus choroidei zu deutenden Stellen der dorsalen Hirnwand bei allen Tieren von den bisherigen Untersuchern zumeist nicht richtig gesehen worden. Fast alle vorliegenden Beschreibungen sind nach Gehirnen gemacht, an denen diese Teile ganz oder stückweise wegpräparirt waren. Nach dem Vorgange Rabl-Rückhardts wurden deshalb viele ganz entkalkte Schädel geschnitten, in denen dann das Gehirn mit allen seinen Häuten unverletzt lag. Dabei waren, namentlich mit Rücksicht auf die nachträgliche Weigertsche Färbung, Anfangs große Schwierigkeiten zu überwinden.

Am Frontalschnitt durch das Vorderhirn irgend eines Wirbeltieres unterscheidet man zweckmäßig 2 Abteilungen: Eine ventrale, die meist als ziemlich dicke Gewebsmasse in den Ventrikel vorspringt, und eine dorsale, die mehr oder weniger dünnwandig die Seitenteile und das Dach des Ventrikels bildet. Die ventrale Masse, welche überall mit meist nur geringen Variationen wiederkehrt, wird als Stammganglion oder Corpus striatum aufgefaßt, die dorsale, welche namentlich bei den niederen Wirbeltieren in ihrer Ausbildung große Differenzen zeigt, wird der Hirnmantel genannt. Nach der am meisten verbreiteten Ansicht ist dieser Mantel immer, oder doch fast immer, überzogen von einer Schicht grauer Substanz, der Rinde. In den folgenden Zeilen wird versucht werden zu zeigen, daß eine Hirnrinde in dem bisher angenommenen Sinne nicht notwendig dem Vorderhirn zukommt, daß vielmehr erst spät in der Tierreihe die Nervenzellen sich im Mantel zu einer solchen Schicht vereinen. Es wird sich dann weiter ergeben, daß die Hirnrinde, wenn sie auftritt, noch nicht das ganze Gehirn überzieht, wie denn auch bei dem hochstehenden Gehirn der Primaten noch rindenlose Stellen (Septum pellucidum) vorkommen.

Bei allen Wirbeltieren ist das Stammganglion nervöser Natur. Der Mantel aber ist bei den Cyclostomen und bei den Teleostiern nur durch eine Schicht einfachen Epithels dargestellt, die nur an den Ansatzstellen durch Glia etwas verdickt ist. Bei allen anderen Tierklassen, bei den Selachiern, den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren besteht das Vorderhirndach aus Nervengewebe. Nie aber reicht diese Ersetzung der einfachen Epithelschicht durch dieses Gewebe nach hinten bis zum Ganglion Habenulae, dem vordersten und dorsalsten Stücke des Zwischenhirnes. Immer ist das vor diesem liegende, also caudalste Stück des Hirnmantels noch einfach epithelial. Es wird zumeist durch Gefäße der Pia vorgestülpt und ragt als „Plexus choroides“ in den Hohlraum des Vorderhirnes hinein.

Das Vorderhirn des Ammocoetes.

Die Litteratur über das Vorderhirn des Ammocoetes wird man in der vortrefflichen Monographie zusammengestellt finden, welche Ahlborn¹⁾ dem Gehirn der Petromyzonten gewidmet hat. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen in Vielem die Angaben jenes Forschers und versuchen, sie nach einigen Seiten hin zu erweitern. Mit dem feineren Bau des Gehirnes hat sich, einige gelegentliche Notizen bei Langerhans²⁾ abgerechnet, außer Ahlborn Niemand beschäftigt.

Das Vorderhirn gliedert sich durch flache Furchen in das eigentliche Vorderhirn und den Lobus olfactorius. Der Ventrikel setzt sich in den letzteren fort. Er hat im Riechlappen sowohl wie im Vorderhirn je eine seitliche Ausstülpung. Zunächst scheint auch der Bau beider Hirnteile wesentlich der gleiche. Aber an der frontalen und lateralen Seite sind in das Gewebe des Riechlappens die eigentümlichen Aufknäulungen feiner Fäden, welche als Glomeruli olfactorii bezeichnet werden, eingebettet. Aus ihnen entwickeln sich 5—6 feine Stränge, die sich dann jederseits zu einem Nervus olfactorius vereinen. Diejenigen Fasern des Riechnerven, welche am weitesten medial liegen, scheinen aus dem Lobus der anderen Seite zu stammen.

Man erblickt auf einem Schnitt durch das Vorderhirn zahlreiche rundliche Zellen, die, in kleinen Gruppen beisammenliegend, auf der Schnittebene ziemlich gleichmäßig verteilt, von der Peripherie bis zum Ventrikelepithel reichen. Zwischen ihnen liegt eine feinfaserige

¹⁾ Ahlborn Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 39. S. 191.

²⁾ Langerhans Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

Masse, welche sich zu mehreren Strängen gleichgerichteter Fäserchen verdickt. Als solche Bündelchen wurden schon von früheren Autoren beschrieben und auch von mir wiedergefunden: eine Commissur und ein Chiasma der Riechnerven. s. o. An sie schließt sich direkt nach hinten eine Anzahl Commissurbündel an, die zwischen den Hemisphären hinziehen (Commissura interlobularis), und schließlic ist ein ganz peripherwärts liegender Zug zu erwähnen, der zwischenhirnwärts zieht. Er endigt schwerlich, wie Ahlborn will, im Zwischenhirn, wahrscheinlich gelangt ein Teil seiner Fasern weiter hinab. Ich halte ihn für das basale Vorderhirnbündel, von dem später die Rede sein wird. Die Commissura olfactoria bildet vorn den einzigen Abschluß des Ventrikels vom Schädelraum. Es liegt kein Hirngewebe vor ihr. Ventral und dorsal von ihr grenzt das Ventrikel epithel direkt an den Schädelraum. An der Peripherie der lateralen Gehirnteile fehlen die Ganglienzellen; es verdickt sich dort das Zwischengewebe zu den mehrfach genannten Fasersträngen. Dies Zwischengewebe erscheint sonst als enges Netzwerk, dessen Fäserchen sich nach der Hämatoxylinfärbung Weigerts in Boraxferridcyanalkalium fast so schwer entfärben wie markhaltige Nervenfasern. Sie stimmen darin nicht mit dem feinen Netz gewöhnlicher Glia überein. Wenn wir dann sehen, daß beim Ammonoetes die bei anderen Tieren sicher nervösen Züge der Commissura olfactoria und interlobularis, ebenso wie die basalen Vorderhirnbündel unmittelbar in jenem Netz sich auflösen, so wird es wahrscheinlich, daß der größte Teil dieser feinen Fäden zu dem Nervengewebe gehört. Diese Nervenfasern, welche sich gegen die bekannte Weigertsche Methode der Markscheidenfärbung so eigentümlich verhalten, sind in der ganzen Tierreihe sehr verbreitet. Nackte Axencylinder sind es nicht, aber mit dem, was wir bisher als Nervenmark bezeichneten, sind sie auch noch nicht umgeben. Weitere histologische Untersuchungen werden da wohl Aufklärung bringen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß wir da eine Art Nervenfasern vor uns haben, die bei den Wirbellosen vorkommt. Im Schlundganglion von *Arion rufus* verhalten sich die dort allerdings viel dickeren Nerven ähnlich gegen die Markscheidenfärbung.

Ueber die Gestalt des Ammonoetesgehirnes orientirt der in Fig. 1 dargestellte Horizontalschnitt, von dem die mit S. bezeichnete Stelle in Fig. 2 stärker vergrößert dargestellt ist. Beide Präparate, mit der Weigertschen Färbung behandelt, zeigen das feine Netzwerk zwischen den Zellen. Der Frontalschnitt der Fig. 3 erbringt den Beleg dafür, daß beim Ammonoetes nur das basale Hirnstück aus Nervengewebe besteht, der Mantel aber nur eine dünne epitheliale Wand ist. Außer dem Ammonoetes konnte ich keinen Cyclostomen untersuchen.

Das Vorderhirn der Teleostier.

Das Gehirn der Knochenfische ist bekanntlich seit mehr als hundert Jahren ein Lieblingsobjekt vergleichend anatomischer Forschung gewesen. Aber erst in den letzten Jahrzehnten haben wir durch die Arbeiten von Stieda¹⁾, Fritsch²⁾, Sanders³⁾, Bellonci⁴⁾ und Rabl-Rückhard⁵⁾ Näheres über das Vorderhirn erfahren. Es soll hier nicht auf die sich so vielfach widersprechenden Angaben näher eingegangen werden, die in der Deutung der einzelnen Hirnteile zur Äußerung kamen. Was über das Vorderhirn bis jetzt mit Sicherheit bekannt geworden, ist etwa das Folgende: Die beiden soliden Massen, die Lobi anteriores, welche den vordersten Gehirnabschnitt bilden, sind, wie Stieda zuerst sah, an den einander zugewandten Seiten mit Epithel bekleidet, und dieser von Stieda bereits mit einem Ventriculus communis des Vorderhirns homologisirte Spalt ist auch dorsal von einer epithelialen Membran begrenzt. Fritsch sieht in den Lobi anteriores nur das Stirnhirn und findet das eigentliche Vorderhirn in denjenigen Hirnteilen, die alle anderen Autoren als Mittelhirn bezeichnen. Sanders, Bellonci, Maysen und andere halten Stiedas Ansicht für die richtige. Keiner dieser aber spricht sich über die eigentümliche, solide Beschaffenheit aus, welche dies Vorderhirn abweichend von dem aller andern Tiere hat. Erst Rabl-Rückhards an Forellenembryonen angestellte Untersuchungen brachten endgültige Klarheit darüber, was die Lobi anteriores sind, indem sie, Stiedas Beobachtungen bestätigend, zeigten, daß der ganze Mantel der Knochenfische durch eine epitheliale Platte gebildet wird, die sich vorn und an den Seitenteilen an die Lobi anteriores anheftet. Folgerecht wurde deshalb geschlossen, daß diese letzteren nur den Stammganglien entsprächen und daß die Gehirne der Knochen-

¹⁾ Stieda: Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 18.

²⁾ G. Fritsch: Über den feineren Bau des Fischgehirnes. Berlin 1878.

³⁾ A. Sanders: Contributions to the Anatomy of the central nervous System in Vertebrate Animals. Philos. Transact. 1878 und 1882.

⁴⁾ Bellonci: Ricerche intorno all' intima tessitura del cervello dei Teleostei. Reale Acad. dei Lincei. Roma 1879.

Derselbe: Intorno all' Apparato ottico e olfattivo-ottico del Cervello dei Teleostei ibidem 1885.

Derselbe: Intorno alla Struttura e alle connessioni dei Lobi olfattorii etc. ibidem. 1882.

⁵⁾ Rabl-Rückhard: Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv für Anat. u. Physiol. 1882.

Derselbe: Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische, Biol. Centralblatt. Bd. 3.

Derselbe: Das Gehirn der Knochenfische. D. med. Wochenschrift. 1884 Nr. 33.

fische sich von denen anderer Wirbeltiere dadurch unterschieden, dafs der Mantel nirgends Nervengewebe besitzt.

Die beiden Stammganglien sind unter sich durch eine Commissur verbunden, „Commissura interlobularis“, die man aus Gründen der Analogie unbedenklich als Commissura anterior bezeichnen darf. Fritsch hat Olfactoriuswurzeln in sie eintreten gesehen, und Bellonci hat dann in ihr eine Commissur und ein Chiasma beider Riechnerven nachgewiesen, wie er sie bei verschiedenen Tierklassen in der Commissura anterior aufgefunden hatte. Osborn beschreibt genauer die einzelnen Bündel dieser Commissuren.

Alle Autoren erwähnen übereinstimmend einen markhaltigen Faserzug aus dem Vorderhirn, „Pedunculus cerebri“, der dort ziemlich fächerförmig entspringt und durch Zwischen- und Mittelhirn spinalwärts zieht.

Die Zellen, aus denen das Stammganglion der Fische aufgebaut ist, sind am genauesten von Bellonci untersucht worden. Er hat sich dabei der Osmiumbehandlung und auch der Färbungen bedient. Man kann drei Arten von Zellen unterscheiden; kleine Zellen, fast nur aus dem Kern bestehend, liegen in der Peripherie, gröfsere und kleinere multipolare Zellen erfüllen das Innere der Hemisphäre, wobei die kleineren mehr aufsen liegen und sich durch Osmiumsäure nicht so schwärzen wie die gröfseren. Auch verzweigt sich ihr Axencylinder zu einem Netze, während derjenige der gröfsern Zellen direkt in eine Nervenfasern zugehen scheint.

Meine eigenen Untersuchungen waren wesentlich auf die allgemeinen Formverhältnisse und den Verlauf der markhaltigen Nervenfasern im Vorderhirn gerichtet. Sie sind angestellt an Serienschnitten durch die Gehirne von: *Corvina nigra*, *Rhodeus amarus*, *Cyprinus auratus* (mehrere Alterstadien), und *Salmo trutta* (nur ein embryonales Exemplar). Da die Angaben Rabl-Rückhards trotz ihrer Wichtigkeit, so weit ich sehe, noch keine Nachprüfung erfahren haben, so ist es wohl zweckmäfsig zunächst auf den in Fig. 4 abgebildeten Sagittalschnitt hinzuweisen, der ohne jede Schematisierung das Gehirn einer jungen ca. 2 Cent. langen Forelle darstellt. Die allgemeinen Formverhältnisse des Vorderhirnes sind da klarer, als beim erwachsenen Tiere. Die basale Masse entspricht morphologisch dem Hirnstamm, die dorsale Membran dem Mantel. Die erstere ist identisch mit dem, was die Autoren Lobi anteriores nennen. Diese enthalten aufser dem vorn und basal liegenden Ursprung des Riechnerven noch das Stammganglion. In ihm liegen zahlreiche Zellen ziemlich unregelmäfsig zerstreut. Auf den Frontalschnitten durch das Gehirn des *Rhodeus*, die in Fig. 5—8 abgebildet sind, kann man am Stammganglion zwei Abteilungen unterscheiden, eine ventrale, welche, schmal

und mit wenig Zellen versehen, hauptsächlich die Fasern aus der dorsalen Abteilung nach hinten führt, und eine dorsale, welche die Mehrzahl der Ganglienzellen enthält. Bei *Corvina* liegen auch in der ventralen Abteilung ziemlich viele Ganglienzellen, wie denn überhaupt bei diesem Tiere der Bau des Stammganglions complicirter zu sein scheint, als es sich mit den einfachen von mir angewandten Methoden erkennen liefs. Bei *Cyprinus auratus* ist die Trennung des Stammganglions in eine dorsale und eine ventrale Abteilung nur in den caudaleren Abschnitten deutlich. Auf der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Abteilung setzt sich aufsen der Hirnmantel an, in den Anfangs noch ein Stückchen Glia übergeht, der aber bald nur aus einer einzigen dünnen Epithellage besteht. Abbildungen des Mantels vom erwachsenen Knochenfisch existieren, soweit ich sehe, noch nicht. Gewöhnlich wird er beim Präpariren abgerissen.

Der Mantel spannt sich dann, wie man auf Fig. 13—15 sieht, in leichtem Bogen über die Stammganglien hin. Obgleich er keine mediale Einstülpung zeigt, wie der Mantel der höheren Wirbeltiere, so wird man doch leicht auf den Abbildungen erkennen, daß auch die Knochenfische Seitenventrikel besitzen. Sie sind nur außerordentlich enge und wurden bisher meist übersehen. Dicht vor dem Zwischenhirn bildet der Mantel dorsal eine sich sackartig nach vorn legende Ausstülpung, das Polster der Zirbel. Auf dieses legt sich, den Sack von oben her etwas eindrückend, der Schlauch der *Glandula pinealis*. Dieser ist, wie bei allen Wirbeltieren, eine Ausstülpung des Zwischenhirndaches. Vor dieser Ausstülpung setzt sich der bis dahin rein epitheliale Hirnmantel an die *Ganglia habenulae* an (Fig. 15), die zwei recht ansehnliche Gebilde sind. Auf der Fig. 15 sieht man neben ihnen auf dem Schnitt schon die Ganglien des Mittelhirnes getroffen, wodurch das ganze Bild etwas complicirtes bekommt, wie man es auf Schnitten durch diese Gegend bei anderen Wirbeltieren nicht zu sehen gewohnt ist. Das kommt dadurch zu Stande, daß bei den Knochenfischen das Mittelhirn so stark ausgebildet ist, daß es das Zwischenhirn weithin nach vorn überragt und dicht hinter dem Vorderhirn erscheint. Dieser Umstand hat merkwürdigerweise manche Autoren das Zwischenhirn ganz übersehen lassen. Die Knochenfische aber haben wohl ein deutlich abzugrenzendes Zwischenhirn, in dem sich auch, wie ich im 2. Teile dieser Arbeit zeigen werde, die Ganglien und Faserzüge finden, welche bei allen Wirbeltieren diesen Hirnteil charakterisieren.

Aus dem Stammganglion entspringt ein einziges markhaltiges Faserbündel, das basale Vorderhirnbündel, der „*Pedunculus Cerebri*“ der Autoren. Bei kleinen jüngeren Tieren hat es noch keine Markscheiden. Es erscheinen seine Querschnitte deshalb in den Figuren

13—15 immer braun und nicht durch Hamatoxylin geschwärzt. So fand ich es bei den 5 Ctm. langen Rhodeusexemplaren und bei einer Anzahl kleiner Goldkarpfen bis zu 4 Ctm. Körperlänge. An dem Gehirn der erwachsenen Corvina waren alle Fasern dieses Bündels markhaltig, man konnte da erkennen, daß es mit drei Wurzeln entspringt. Die beiden ersten stammten aus dem Gebiete der dorsal und lateral etwas dichter gelegenen Ganglienzellen, die dritte bot ein besonderes Interesse dadurch, daß sie aus einem eigenen wohl charakterisierten Zellkomplex stammte, der nahe der Medianlinie mitten im Ganglion liegend wohl als besondere Abteilung des basalen Vorderhirnganglion aufzufassen ist. Die drei Wurzeln sind auf dem Fig. 16 abgebildeten, etwas schräg nach vorn abfallenden Frontalschnitt deutlich.

Die Fasern des basalen Vorderhirnbündels sammeln sich nahe der Basis und ziehen dann nach hinten, wo sie im äußeren ventralen Gebiete des Zwischenhirnes, dicht nach innen von dem dort herabsteigenden Tractus opticus gefunden werden.

Wie sie sich dann weiter verhalten, konnte ich bei den Fischen nicht sicher ermitteln. Wir werden aber bei den übrigen Wirbeltieren diesem Bündel immer wieder begegnen und dann sehen, daß es zum Teil im Thalamus endet, zum Teil weiter hinab gelangt. Bei Rhodus und Corvina glaube ich die Endigung im Thalamus erkannt zu haben, doch sind die betreffenden Bilder nicht so eindeutig, daß ich mit aller nötigen Sicherheit diese Angabe machen kann.

Bei diesen Tieren ziehen zwischen beiden basalen Vorderhirnbündeln dünne Fasern dahin, sobald sie in's Zwischenhirn eingetreten sind. Diese Commissur der basalen Vorderhirnbündel kommt bei allen Tierklassen vor, ist aber bis jetzt nur einmal, von Osborn¹⁾ gesehen worden, bei Reptilien. Mit der Commissura anterior (Commissura interlobularis Autt.) darf sie nicht verwechselt werden, sie liegt weiter hinten und gehört bereits dem Zwischenhirn an. Es ist mir fraglich, ob sie eine Commissur oder eine Kreuzung einzelner Bündel darstellt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, daß es überhaupt kein einfach anatomisches Mittel giebt, diese bei Untersuchungen am Centralnervensystem so oft auftretende Frage zu entscheiden, und daß man gut thun wird, in der Frage ob Commissur oder Chiasma nur der Gudden'schen Atrophiemethode sich anzuvertrauen.

Ueber die in der Commissura interlobularis enthaltenen Fasern kann ich nur wenig sagen, da ich sie fast immer marklos befunden habe. Ein Teil verbindet jedenfalls die Stammganglien unter einander, ein anderer stammt aus dem Riechnervengebiet, er enthält zum

¹⁾ Osborn: The Origin of the corpus callosum etc. Morphol. Jahrbuch 1887. — S. 541 in einer Figur ohne nähere Beschreibung als „Commissure connecting region of the the peduncles“ bezeichnet.

Teil sich kreuzende Fasern, und die gekreuzten Bündelchen gelangen dann in das Zwischenhirn. Bei *Corvina* war nur dieser Teil der Commissur markhaltig.

Das basale Vorderhirnganglion der Knochenfische ist nur Ursprungsort von Nervenfasern und nicht, wie es vom *Corpus striatum* der Säugetiere behauptet wird, in die Nervenfaserbahn eingeschaltet. Es entspricht nur dem Putamen und dem *Nucleus caudatus* der höheren Tiere, mit deren Bau es nach dem Aussehen und der unregelmäßigen Anordnung seiner Zellen auch große Ähnlichkeit hat. Von den eigentümlichen im *Globus pallidus* des Linsenkerns gegebenen Faser- und Zellverhältnissen ist bei den Knochenfischen keine Andeutung zu finden. Das dort entspringende „basale Vorderhirnbündel“ kommt, wie oben gesagt wurde, in der ganzen Tierreihe vor. Unter dem Namen *Pedunculus cerebri* wurde es bei den Fischen oft beschrieben. Da aber der Hirnstiel bei den höheren Tieren noch die Fasern aus dem Mantel außer denen, welche aus dem *Corpus striatum* stammen, enthält, so mußte für das Bündel ein selbständiger Name gewählt werden. Es wird bei den Fischen sehr spät markhaltig.

Das Vorderhirn der Selachier.

Wir besitzen eine große Anzahl Arbeiten, welche sich mit dem Bau des Selachiergehirnes beschäftigen. Einige neuere enthalten Verzeichnisse der älteren Litteratur. Fast alle beschäftigen sich mehr mit dem macroscopischen Aussehen als mit der feineren Analyse der Faserung und der Anordnung der Zellen. Über diese letzteren Punkte finden sich nur Angaben bei Rohon¹⁾ und bei Sanders²⁾. Die Abhandlung von Vialt³⁾ konnte ich im Original nicht erhalten. Nach Sanders enthält sie keine neuen Thatsachen.

Meine eigenen Untersuchungen sind angestellt an 3 Exemplaren von *Scyllium catulus*, an drei *Raia clavata*, einem *Torpedo* und an einer größeren Anzahl junger Embryonen von *Torpedo ocellata* in verschiedenen Altersstadien. Des dürtigen Materials halber kamen nur Frontal- und Sagittalschnitte zur Verwendung.

Das Vorderhirn der Selachier ist ein mächtiges Gebilde von einer bei den verschiedenen Arten nicht unbedeutlich wechselnden Form. Ein Blick auf die zahlreichen und schönen

¹⁾ Rohon: Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschriften der Wiener Academie. 1878. Vol. 38.

²⁾ Sanders: On the Anatomy of the central nervous System in Vertebrate animals. Phil. Transact. of the royal society Vol. 177. Separat London Trübner 1887.

³⁾ Vialt: Recherches histologiques sur la Structure des centres nerveux des Plagiostomes. Arch. de Zool. experim. 1878 Vol. 38.

Abbildungen bei Rohon und Miclucho-Maclay¹⁾ wird besser als Beschreibungen über die Mannigfaltigkeit der äußeren Formgestaltung orientieren. Die Vorderhirnblase der Knorpeltiere unterscheidet sich durch einen Umstand sehr wesentlich von der aller höheren Wirbeltiere, es kommt in ihr nie zu einer völligen Trennung des Mantels in zwei Hemisphären, und auch an den Stammganglien ist die bilaterale Anordnung meist schwer zu sehen. Wohl erkennt man auf der Oberfläche des fast viereckigen Gebildes bei einigen Haien eine sagittale Medianfurche, aber diese bleibt, wenn auch in Länge und Tiefe wechselnd, doch immer flach und geht nie bis zur Schädelbasis durch. Bei einigen Haien (*Mustelus*, *Carcharias* u. A.) soll sie gar nicht vorhanden sein, und den Rochen fehlt sie jedenfalls. Dadurch erhält das vorderste Hirnstück, von dem noch dazu bei vielen Haien beiderseits die enormen Riechlappen abgehen, ein etwas ungeheuerliches, vom Gewohnten ganz abweichendes Aussehen. Querschnitte zeigen dann, daß auch die Formverhältnisse der einzelnen Hirnwände ganz eigentümliche sind. Es ist gewöhnlich die Vorderwand und die basale Wand in ihrem vordersten Teile enorm verdickt, sie scheinen die Hauptmasse des ganzen Organs zu bilden. Der hintere Teil des Vorderhirndaches besteht nur aus einer dünnen Membran, die sich, ehe sie in das Zwischenhirndach übergeht, zu einem Plexus choroideus ausstülpt. Dieser ragt in den Hohlraum des unpaaren Ventrikels hinein und spaltet sich bei denjenigen Haien, welche Seitenventrikel besitzen, in zwei Plexus choroidei laterales.

Es ist an herauspräparierten Selachiergehirnen und auch an Schnitten durch solche nicht leicht zu erkennen, was die dicke Masse des Vorderhirns, deren äußere Form so wechselnd ist, und deren innerer Hohlraum bald außerordentlich klein und unpaar, bald größer und in zwei *Ventriculi laterales* ausgezogen ist, eigentlich bedeutet. Die Mehrzahl der Autoren nimmt an, daß es sich um die in einen verschmolzenen Mantel und Stammganglion handle, andere sprechen sich überhaupt gar nicht darüber aus, wo sie den Mantel, wo sie das Stammganglion finden. Die Entscheidung dieser Frage ist aber sehr wichtig, nicht nur in rein morphologischer Hinsicht, sondern auch wegen Deutung und Auffassung der im Gehirn der Selachier entspringenden Faserbündel. Einen Zweifel daran, daß man es einfach mit Hemisphären, deren Teile vollkommen mit einander verschmolzen sind, zu thun habe, äußert nur Huxley²⁾. „Es wird“, sagt er, „das Vorderhirn gewöhnlich als Produkt der Verschmelzung der Großhirnhemisphären betrachtet, ist aber vielleicht richtiger als das verdickte

¹⁾ Miclucho-Maclay: Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. Leipzig 1870.

²⁾ Huxley: Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere übersetzt von Ratzel, Breslau 1873. S. 115.

Ende des primären Gehirns zu betrachten, in welchem Lamina terminalis und Hemisphären kaum ausgeprägt sind“.

Es wird schwer sein, diese Frage an erwachsenen Tieren zur Entscheidung zu bringen. Deshalb ist im Folgenden der Versuch gemacht, zu ermitteln, wie sich an Embryonen die einschlägigen Verhältnisse darstellen. Der entwicklungsgeschichtliche Weg hat denn in der That auch zu befriedigender Aufklärung geführt.

Untersuchungen an Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Sagittalschnitte durch Embryonen von 1 Ctm. Länge (Fig. 5) zeigen, daß die Hauptmasse der Vorderhirnwand nur frontale Wand ist. An sie reihen sich kurze hohe Seitenwände. Das dorsale und das basale Stück der Vorderhirnmasse ist ebenfalls außerordentlich kurz. Ersteres endet mit der Anlage des Plexus choroideus, die sich dort einstülpt, letzteres wird durch die bereits dem Zwischenhirn angehörende Einsenkung des Infundibulums begrenzt. Die Vorderhirnblase ist also sehr kurz, kaum $\frac{1}{3}$ so lang als die Blase des Mittelhirnes. Sie besteht in diesem Alterstadium wesentlich aus den embryonalen rundlichen Zellen, nach außen von den Zellen liegt eine helle Schicht, die wohl den ersten auftretenden Fasern angehört. An der Schädelbasis erscheint die Hypophysenanlage als einfacher, sich aus dem Epithel der Mundhöhle entwickelnder Schlauch.

An Embryonen von 2 Ctm. Länge (Fig. 6) tritt die im Verhältnis zu den anderen Hirnteilen auffallende Kürze des Vorderhirns noch mehr hervor. Der Boden (Anlage des Basalganglions) und die Vorderwand (Regio olfactoria) sind dicker geworden, ebenso auch die Seitenwände. Die dorsale Wand besteht aus einem nur ganz kurzen Gewebstück, das sich rasch zu dem Plexus choroideus verjüngt. In diesem Stadium hat bereits eine Scheidung in zellenreiche graue Substanz, welche ventrikelwärts liegt, und in feinfaserige weiße Substanz, die peripher bleibt, an der ganzen Peripherie des Vorderhirns stattgefunden. Die graue Substanz ist namentlich mächtig in den frontalen und basalen Gebieten, denselben, aus denen später das Basalganglion und der Riechnerv hervorgehen. Diese scharfe Scheidung der Gewebsarten bleibt später nicht erhalten. In dieser Weise dauernd bestehend werden wir ihr nur bei den Amphibien begegnen. Das Ganglion habenulae und das anstößende Mittelhirndach weisen bereits Complicationen des Baues auf, von denen in einem späteren Aufsatze die Rede sein wird. Interessant ist, daß die Valvula cerebelli, ähnlich wie bei den Knochenfischen, etwas unter das Mittelhirndach ragt.

Am Boden des Infundibulums sieht man die Hirnwand sich in zahlreiche hohle Zapfen ausstülpfen. Dadurch entsteht der bei Selachiern so sehr entwickelte cerebrale Teil der Hypophyse. Darunter hat auch der erst einfache Sack des pharyngealen Hypophysenschlauches bereits einige Ausstülpungen entwickelt. Von nun ab beginnt die Vorderwand sich mehr und mehr zu verdicken. Bei Früchten von 3 Ctm. Länge (Fig. 7) ist das schon deutlich. Dann aber scheint der Verdickungsproceß für einige Zeit unterbrochen zu werden. Bei Früchten von 4—5 Ctm. Länge gleicht sich die Kopfkrümmung wieder aus. Wenn man nun Fig. 7 mit Fig. 8 vergleicht, so sieht man, daß durch das Verschwinden der Kopfkrümmung im ganzen Habitus des Vorderhirnes eine Veränderung erzeugt wird. Indem dasselbe sich erhebt muß es sich den weiter hinten liegenden Hirnteilen, dem Ganglion habenulae und dem Mittelhirndach nähern und das kann nur auf Kosten seines Hohlraumes geschehen, in den dann diese Gebilde, ihn verengernd, zu liegen kommen. Dabei verzieht sich die ganze Hirnwand so, daß der Mantel von nun ab nur noch geringen Anteil an der Umgrenzung des Ventrikelhohlraumes hat und fast ganz in die das Gehirn vorn abschließende Wand einbezogen wird. Namentlich geht ihm um diese Zeit sein caudales vor dem Plexus choroideus gelegenes Stück fast verloren, es wird zumeist in die dorsale Wand übergenommen. Wenn das Vorderhirn einmal gestreckt ist, beginnt es wieder stark in die Dicke zu wuchern, und es verengt sich, wie man auf Fig. 8 und Fig. 9 sieht, der Ventrikel immer mehr. Schliesslich ist er nur enger Spalt, der fast unter dem caudalsten Hirnstück beginnt und sich nach der um diese Zeit schon sehr ausgebildeten Hypophysenformation hinzieht. S. Fig. 12. Die Gesamtmasse des Rochengehirnes, wie sie bei einem 6 Ctm. langen Embryo vorhanden ist, gleicht schon sehr derjenigen beim reifen Tiere. Mantel und Stammganglion sind nicht von einander deutlich zu trennen, der erstere ist, wie wir gesehen haben, fast ganz in der stark verdickten Vorderwand aufgegangen.

Wenn wir nochmals den eben geschilderten Entwicklungsgang überblicken, so sehen wir, daß bei den Rochen sich nicht wie bei anderen Tieren aus dem primären Vorderhirn nach vorn ein paariges secundäres Vorderhirn (Stirnhirn) entwickelt. Es bleibt vielmehr zeitlebens die primitive Form der ersten Anlage erhalten. Indem sie sich namentlich in ihrer Vorderwand stark verdickt, und diese Verdickung bei Ausgleichung der Kopfkrümmung nahe an die basalen Hirnteile rückt, verschwindet der ohnehin kurze Ventrikel bis auf seinen caudalsten liegenden Abschnitt und es entsteht das anscheinend solide Gebilde, das wir bei den erwachsenen Tieren bereits kennen. Der dorsale Mantelabschnitt ist in ihm fast nur durch den plexus choroideus erhalten.

Nachdem wir so für die Rochen einen Ausgangspunkt gefunden, ist es nicht mehr schwer auch das Vorderhirn der Haie mit seinen wechselnden Formen zu verstehen. Es handelt sich da zweifelsohne auch um das unpaare primäre Vorderhirn mit seinem unpaaren Ventrikel. Doch sieht man bei den Haien hier und da deutlich, daß aus diesem sich vorn kurze Hohlräume ausstülpfen und so das erste Auftreten von Stirnlappen erzeugen. Die Hauptmasse des Selachiergehirns ist also das primäre ungeteilte Vorderhirn. Die Rochen besitzen nur dieses, die Haie haben bereits, bei den verschiedenen Arten wechselnde, Anlagen zu einem secundären Vorderhirn.

Erwachsene Tiere.

Der folgenden Schilderung des Faserverlaufes liegen nur die Präparate von den Rochen zu Grunde. Erstens, weil wir oben die Entwicklung gerade dieses Gehirnes studieren konnten, und zweitens, weil zufällig die Mehrzahl meiner Haiehirne nicht in dem hohen Grade von Frischheit mir zukam, der nun einmal für Untersuchungen mit der Hämatoxylinmethode ganz unerlässlich ist. Soweit ich sehe, sind auch die Faserverhältnisse bei beiden Selachiergruppen nicht sehr verschieden, wenn man von dem bei den Haien viel besser und kräftiger entwickelten Riechnervenapparat und dem dazu gehörigen Commissurensystem abieht.

Das Vorderhirn der erwachsenen Raja und des erwachsenen Torpedo, über deren äußere Form die Figuren 10—12 orientieren, besteht aus einer anscheinend ganz soliden Gewebsmasse. Mantel und Stamm sind in eines verschmolzen. Nur am hinteren Ende, dicht vor dem zum plexus choroideus verdünnten Teile des Hirndaches, kann man noch einen caudalen Mantelabschnitt deutlich vom Uebrigen absondern. Er schließt mit dem relativ kleinen plexus zusammen den kurzen unpaaren Ventrikel dorsal ab. Bei den Haien setzt dieser sich vorn in die mächtigen Hohlräume der Riechlappen und in die kürzeren der ventriculi laterales fort. In letztere reichen auch Fortsätze der plexus choroidei hinein. Bei den Rochen aber ist, wie wir sahen, während der Entwicklungszeit der größte Teil des primären Hirnhohlräumens verloren gegangen, als sich die Kopfkrümmung ausglich und die Wände des primären Vorderhirnes sich so stark verdickten. Ein dünner, nicht mehr mit Epithel bekleideter, sondern von einem lockerem Gewebe erfüllter Spalt, der bei allen Rochen in der Verlängerung des unpaaren Ventrikels nach vorn liegt, ist als der letzte Rest des verschwundenen vordersten Ventrikelstückes anzusehen. Der Beweis wird sich leicht ergeben, wenn man die Tafel I. abgebildeten Schnitte von embryonalen und reifen Rochen vergleicht.

In das Hirngewebe dringen von dorsal her durch einen sich rasch verzweigenden Spalt (Rohons „foramen nutritivum“) mehrere Gefäße mit weiten Lymphscheiden ein. Etwa an dieser Stelle beginnt, genau in der sagittalen Medianebene, ein zum großen Teil markloser Nervenfasernzug, der von vorn dorsal nach hinten ventral zieht. Er allein giebt so eine Andeutung davon, daß auch hier eine bilaterale symmetrische Anordnung besteht.

Hinten setzt sich das Vorderhirn dorsal und lateral durch die plexus choroidei resp. das häutige Dach, ventral durch die Pedunculi der Autt. in das Zwischenhirn fort. Diese Hirschenkel sind zwei starke Verdickungen der basalen Grundplatte in denen bei allen Selachiern die Fasern dahinziehen, welche aus dem Vorderhirn stammen. Bei den verschiedenen Arten der Knorpelfische ist das von den Hirschenkeln eingenommene Stück zwischen der Hauptmasse des Vorderhirnes und dem halamus verschieden lang. Bei einigen Haien *Scymnus*, *Scyllium*, z. B. existirt deshalb über den langgestreckten Hirschenkeln ein sehr langer unpaarer Ventrikel, bei anderen und bei fast allen Rochen sind die betreffenden Stücke kurz, und es reicht die Hauptmasse des Vorderhirnes sie überdeckend nach hinten bis an das Mittelhirn dicht heran, wie es auf den Figur 10—12 abgebildeten Sagittalschnitten deutlich ist. Unter den Hirnstielen liegt das Chiasma.

Das ganze Vorderhirn ist durchsetzt von zahlreichen Ganglienzellen. An drei Stellen sammeln diese sich zu großen Gruppen an, aus denen jedesmal markhaltige Faserzüge entspringen. Im Stammganglion kann man zwei Gruppen, eine dorsale und eine ventrale erkennen. Aus der ersteren stammt das basale Vorderhirnbündel, in der letzteren enden die Fasern der Commissura anterior; sie gehört vielleicht dem Ursprungsgebiet des Riechnerven an. Im occipitalsten Teile des Mantels liegt schließlich eine dritte Zellgruppe, ziemlich dicht über dem Ventrikeldach, aus der ein markhaltiges Nervenbündel entspringt, das Mantelbündel.

Über die Faserzüge, die im Vorderhirn entspringen, differieren die Ansichten der Autoren, was, da bisher nur Carminfärbung zur Anwendung kam, nicht Wunder nimmt.

Nach Rohon giebt es dort: 1. Querfasern. Sie verlaufen als Analogon der Commissura anterior in der vorderen mittleren Gegend des Vorderhirnes, 2. Längsfasern, die Pedunculi. Sie entspringen in der oberen vorderen Partie und ziehen im Bogen ventralwärts, 3. Fasern aus der oberen mittleren Region, die in der Nachbarschaft der Pedunculi in das Zwischenhirn hinabtreten. Rohon homologisirt sie ohne genügenden Grund den hinteren Längsbündeln der Haube bei den höheren Tieren. Sanders kennt ebenfalls die Commissura anterior, er läßt sie aus Zellen an der Hirnbasis entspringen und erwähnt, daß sie vielleicht identisch

sei mit Belloncis beim Aal entdeckter Riechlappencommissur. Er beschreibt auch die Crura cerebri oder Pedunculi und sieht sie aus sehr medial gelegenen Zellen entspringen. Das dritte Bündel Robons hat er nicht gefunden.

Die Anwendung der Hämatoxylinmethode läßt nun wenigstens die markhaltigen Züge in ihrem ganzen Verlaufe so klar erscheinen, daß über ihre Herkunft und ihren Verlauf kein Zweifel möglich ist. Es giebt bei den Rochen deren vier: 1. Das basale Vorderhirnbündel (identisch mit den Pedunculi Robons). Es entspringt im Stammganglion, wendet sich von da im Bogen herabsteigend zur Basis, zieht unter der Commissura anterior hinweg und gelangt die Commissura Halleri und das Chiasma überschreitend in das Zwischenhirn. Dort hebt sich ein Teil dorsalwärts, um im großen Thalamusganglion zu enden, ein anderer zieht weiter hinab und kann (punktiert in dem Fig. 11 abgebildeten Schnitte) bis in die Oblongata verfolgt werden. Vor ihrem Eintritt in des Zwischenhirn ziehen Bündelchen aus einem Tractus in den anderen. Fig. 27. Das ist die Commissur, oder das Chiasma der basalen Vorderhirnbündel. 2. Das Mantelbündel. Sein Verlauf erhellt aus Fig. 10 und Fig. 27. Entspringend aus der dorsalen Mantelregion und der oben erwähnten dort liegenden Zellgruppe zieht es ziemlich senkrecht am hinteren Rande des Vorderhirnes hinab zur Basis. Dort wenden sich seine Fasern mit denen der anderen Seite kreuzend auf diese hinüber und ziehen dann nach der Oblongata hinab. Der Verlauf dieses gekreuzten Bündels ist auf Fig. 10 sehr gut zu sehen. Die ganze Kreuzung ist schon öfters beschrieben worden. Da man aber über Abstammung und Verlauf der in sie eingehenden Fasern nichts wusste, hat man das mächtige Gebilde, welches sie formiert, der Commissura Halleri, welche von anderen Wirbeltieren, besonders Knochenfischen, her wohl bekannt ist, gleichgesetzt. Mit dieser hat sie nichts zu thun. Die Commissura Halleri verläuft ganz im Zwischenhirn und wird im zweiten Teile dieser Arbeit besprochen werden. Am einfachsten ist es, das mächtige Commissurensystem an der Basis des Selachiergehirns als Kreuzung der Mantelbündel zu bezeichnen. 3. Als drittes markhaltiges Bündel des Vorderhirnes wäre die oben erwähnte Commissura anterior zu bezeichnen. Bei den Rochen enthielt sie nur wenige markhaltige Bündelchen, bei den drei untersuchten Exemplaren von *Scyllium catulus* aber sah ich ausser diesen die Stammganglien verbindenden Nerven noch mächtige markhaltige Züge zwischen den großen Riechlappen dieser Tiere dahinziehen. 4. In der dorsalen vorderen Region des Gehirnes entspringen fast in der Medianlinie eine Anzahl markhaltiger und eine noch grössere Zahl markloser Fasern. Sie ziehen erst ein wenig frontalwärts, wenden sich aber bald in gestrecktem Zuge nach hinten und zur Hirn-

basis, um sich dann wahrscheinlich mit dem basalen Vorderhirnbündel zu vereinen, als dessen medialst gelegenen Teil man sie auch auffassen könnte. (Medianbündel der Fig. 12.)

Beim Rochenembryo sieht man zuerst das Mantelbündel und das basale Vorderhirnbündel sich entwickeln; beide sind wahrscheinlich noch bei Embryonen von 7 Ctr. Länge marklos. Es dürfte ein lohnendes Unternehmen für einen mit reichem Materiale an der See Arbeitenden sein, wenn er die Faserung des Selachiergehirnes auf Grund ihrer Markscheidenentwicklung studieren wollte.

Das Vorderhirn der Amphibien.

Das Vorderhirn der Amphibien unterscheidet sich von dem aller anderen Wirbeltiere durch die vorwiegende Ausbildung des Mantels und durch das Zurücktreten des Basalganglions. Es ist ferner durch die eigentümliche Anordnung der Zellen und Fasern in seiner Wand wohl den embryonalen Organen aller Wirbeltiere ähnlich, aber es steht weit ab von dem ausgereiften Gehirn irgend eines anderen Wirbeltieres. So nimmt es eine Sonderstellung ein, die, obgleich sein Bau bereits lange genügend bekannt ist, bisher in den Gesamtdarstellungen, die wir von der vergleichenden Anatomie des Gehirns besitzen, nicht genügend gewürdigt wurde. Das Amphibiengehirn steht nicht in der Reihe zwischen Fisch- und Reptiliengehirn, sondern es ist eine ganz abseits von diesen liegende Bildung.

Ist das Vorderhirn schon anders gebaut als das niedriger stehender Vertebraten, so überrascht vollends die durchsichtige Einfachheit des Zwischen- und Mittelhirns denjenigen, der vorher die complicierten Verhältnisse kennen gelernt hat, welche bei den Fischen an dieser Stelle bestehen.

Das Amphibiengehirn ist das einfachste Gehirn, welches in der Vertebratenreihe vorkommt.

Wir besitzen eine große Anzahl Arbeiten, welche sich mit seinem Bau beschäftigen. Die ältere Litteratur ist bei Stieda citiert, der dem Gehirn des Frosches und dem des Axolotl eine monographische Bearbeitung gewidmet hat.¹⁾ Sind auch seitdem über die größeren morphologischen Verhältnisse eine Anzahl Angaben bekannt geworden, so ist doch, wenn wir von dem fast nur iconographischen Werke Masons²⁾ absehen, der feinere Bau

¹⁾ Stieda: Studien über das centrale Nervensystem der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20. 1870.
— Derselbe: Über das centr. Nervensystem des Axolotl. Ibid. Bd. 25. 1875.

²⁾ Mason: The minute Structure of the central nervous system of certain Reptiles and Batrachians of America. Newport 1882.

seitdem nicht mehr Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen: Nur die Commissurensysteme haben durch Bellonci¹⁾ und Osborn²⁾ eine den Gegenstand fast erschöpfende Bearbeitung gefunden. Schliesslich sei erwähnt, dass ganz neuerdings von Schulgin³⁾ eine Untersuchung über das Gehirn der Amphibien und Reptilien veröffentlicht wurde, die russisch geschrieben ist. Schulgin's Arbeit erschien, nachdem meine Untersuchungen bereits abgeschlossen vorlagen. Ich verzichte darauf, seine Ergebnisse vergleichend anzuziehen, da ich befürchte, ihn, wohl in Folge der mangelhaften Übersetzung, die allein ich mir verschaffen konnte, vielfach nicht richtig verstanden zu haben.

Die folgende Beschreibung gründet sich auf das Studium completer Schnittserien, zu meist in allen drei Richtungen, durch die Köpfe von Salamandra, ausgewachsen und verschiedene Larvenformen, Triton ebenso, Axolotl, Rana, in vier Larvenstadien und einer Bufoart.

Von der dünnen basalen Schlussplatte des Amphibienvorderhirns gehen nach vorn die beiden Hemisphären aus. Sie sind dicht hinter dem Lobus olfactorius auf eine kurze Strecke unter sich verklebt und von relativ beträchtlicher Wandstärke. Im hinteren Drittel verbindet eine mächtige, mehrere Commissuren tragende Brücke die Hirnhälften. Das Stück der medialen Mantelwand, welches gerade über ihr liegt, verdünnt sich zu einer einfachen Epithelschicht, welche, von einem Blutgefäß der Pia angestülpt, zum Plexus choroideus wird. Unter und hinter der Commissur liegt der Ventriculus medius mit den Eingängen in die Seitenventrikel, und weiter hinten liegt noch der kurze Lobus occipitalis jeder Hemisphäre, dem wir hier zum ersten Male in der Tierreihe begegnen.

Ein Stück der Hemisphärenwand, welches lateral und basal liegt, ist etwas dicker als die übrige Aussenwand und ragt deshalb in den Ventrikel tiefer hinein. Aus ihm entspringt das basale Vorderhirnbündel, das zum grossen Teil marklos ist. Diese Verdickung, die bei dem Triton und Salamander sehr deutlich, bei der Kröte aber kaum angedeutet ist, muss als das Stammganglion angesehen werden. Besser als eine weiter ins Detail gehende Beschreibung wird ein Blick auf die Figuren 17—20 und 28, 29 über die morphologischen Verhältnisse des Amphibiengehirns orientieren.

¹⁾ Bellonci: Man vergleiche ausser den S. 95 citirten Arbeiten: Sulle commissure cerebrali anteriori degli Anfibii e dei Rettili. Bologna 1887.

²⁾ Osborn: The Origin of the corpus callosum, etc. Morphol. Jahrbuch 1887 S. 223 u. 530.

³⁾ Schulgin: Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Schriften der neurussischen Gesellschaft in Odessa. 1887. S. 149

Das Erste, was an diesen Schnitten auffällt, ist, daß keine Spur von einer Hirnrinde zu sehen ist. Ganz wie bei den älteren Embryonen aller Wirbeltiere ist die Wand des Centralnervensystems geschieden in eine innere, wesentlich aus Zellen bestehende, und eine äußere, wesentlich aus Fasern und Glia bestehende Schicht.

Die relative Ausbreitung beider Schichten studiert man am besten auf Frontal- und Horizontalschnitten. S. d. Figg. Man sieht dann, daß die Ausdehnung der zelligen grauen Substanz nicht eine ganz gleichmäßige ist. Im allgemeinen folgt der graue Belag der Ventrikelhöhle und nimmt etwa die Hälfte der Wanddicke ein; er besteht aus kleinen Zellen, die zumeist ründlich, seltener polygonal sind und ohne deutliche Abgrenzung in das Ventrikel-epithel übergehen.

Die ganze graue Schicht besitzt jedoch mehrere Vortreibungen nach außen, die vielleicht den Anlagen künftiger Ganglien entsprechen. Eine solche liegt zunächst im basalen Gebiet der Hemisphären, vorn, dicht hinter den Riechlappen. Eine zweite findet man etwas weiter hinten in der lateralen Wand, etwa in der Mitte ihrer Höhe.

In der äußeren Hälfte der Hirnwand, der Faserschicht, findet man nur einzelne zerstreute Zellen.

In der medialen Wand sieht man dorsal von der Stelle, wo sie sich zum Plexus choroideus verdünnt, daß eine große Anzahl Zellen zerstreut aus der Zellschicht in die Faserschicht übergeht. Diese Zellen haben meist eine eckige Form, viele sind auch deutlich pyramidenförmig: Die beim Triton mehr zerstreute Formation ist beim Frosche etwas geschlossener, und man sieht (Fig. 28A), daß sie nicht nur lateral, sondern auch ventricular von der Faserschicht umgeben ist. Aus der so gebildeten, fast inselförmigen Stelle gelangen Fasern in den Bereich des Riechnervenursprunges.

Die Stelle, um die es sich hier handelt, ist dieselbe, an der wir später, bei den Reptilien, dem Auftreten einer deutlichen Ammonsformation begegnen werden. Es ist wahrscheinlich, daß wir schon hier die ersten Anfänge einer solchen vor uns haben.

Auch das Commissurensystem ist an seiner frontalen Seite von der Zellschicht überzogen. Sie drängt sich zwischen die beiden Teile der großen Quercommissur, den ventralen, den ich mit Osborn und Bellonci der Commissura anterior gleichsetze, und den dorsalen, der, die Mantelhälften verbindend, nach Osborn als Balken anzusehen ist, in dem aber Bellonci Teile einer Commissura und eines Chiasma olfactorium erblickt. Nur die Commissura anterior enthält markhaltige Fasern. Jedoch besteht auch sie zum großen Teile aus

marklosen Fasern; die Mantelcommissur besitzt nur solche. Es scheint, daß die spärlichen (10—15) markhaltigen Fäserchen der Commissura anterior zum Teil aus dem basalen Vorderhirnbündel stammen. Sichere Beweise, die nur auf Horizontalschnitten vorkommen könnten, fand ich nicht. Wer den Schnitt, der Fig. 28 abgebildet ist, durchmustert, wird unschwer erkennen, daß aus der zelligen Innenschicht die Mehrzahl oder alle Fasern entspringen, welche als faserige Aufsenschicht Vorder- und Zwischenhirn umgeben. Diefе Fasern schwärzen sich wie markhaltige Nervenfasern mit Hämatoxylin, entfärben sich aber viel rascher als solche in alkalischer Ferridcyanalilösung. Bei der Differenzierung in solcher erhält man Bilder wie das in Fig. 28 abgebildete regelmäfsig. Wenn man aber länger fort die Differenzierungsflüssigkeit einwirken läßt, so wird das schwarze Gewebe dunkelbraun in einem Stadium, wo die Hirnnerven und die ganze Faserung des Rückenmarkes, die das typische Bild markhaltiger Nervenfasern gewähren, noch schön geschwärzt bleiben. Wir haben da wieder das eigentümliche Gewebe vor uns, dem wir schon beim *Ammocötes* begegneten, das seiner Lage nach aus Glia und den Ausläufern der Ganglienzellen bestehen muss, das aber in seinen Farbenreactionen eine Mittelstellung zwischen markhaltigem und marklosem Nervengewebe einnimmt. Carmin- und Picrocarminfärbungen geben keine Bilder, die weiteren Aufschluß gewährten. Beim Frosch, beim Salamander und der Kröte, beim Triton und beim Axolotl, überall kann der gleiche Befund erhoben werden. Es besteht ein Unterschied zwischen den Amphibien und dem *Ammocötes* insofern, als bei den ersteren die Fasern sich alle nach außen von der Zellschicht anlegen, während bei dem letzteren sie noch die ganze Gehirnmasse durchziehen.

So außerordentlich einfach ist das Gehirn bei allen den oben aufgezählten Amphibien gebaut. Es erfährt auch von der letzten Zeit des Larvenlebens an bis in das Alter des Tieres keinerlei Vervollkommnung mehr. Die Vorderhirne großer Salamanderlarven und des Axolotl sind den analogen Organen von erwachsenen Salamandern, Kröten und Tritonen ganz ähnlich oder gleich gebaut.

Sehr spät, wohl erst ganz kurz vor Antritt des reifen Lebens, beginnen sich die spärlichen Markscheiden zu bilden, welche im Amphibiengehirn vorkommen. Es giebt dort nur zwei markhaltige Nervenfaserbahnen. Beide enthalten aber viel mehr marklose Bündel. Die erste, die Commissura anterior, wurde bereits oben erwähnt, die zweite, das basale Vorderhirnbündel, entspringt im Basalganglion und zieht nach innen vom Opticus durch das Zwischenhirn der *Oblongata* zu. Im Zwischenhirn steigt ein Teil dieser Fasern nach oben und endet in den lateralen Teilen der grauen Substanz. Ein dritter Teil der Fasern des basalen Vorder-

hirnbündels geht mir auf den Schnitten in der Regio infundibuli verloren. Wo er endet, ist unsicher. Auf dem Fig. 29 abgebildeten Sagittalschnitt durch das Tritongehirn sind alle drei Bündel zu sehen.

Zweifellos verlaufen im Vorderhirn noch mehr Bahnen, sie sind aber mit den angewandten Mitteln nicht mehr sicher als nervöse zu erkennen.

Die Markscheiden im Centralnervensystem der Amphibien gelangen nur sehr allmählich zur Entwicklung. Zuerst umgeben sich einzelne Bündelchen im Rückenmark mit denselben, dann der motorische Trigemini, das hintere Längsbündel und der Oculomotorius. Später trifft man die Fasern aus dem tiefen Vierhügelmark markhaltig. Vor ihm hat das basale Vorderhirnbündel schon seine Markscheiden. Genauere Angaben über die Markscheidenbildung wird man in den späteren Abschnitten dieser Arbeit finden.

Dem Amphibiengehirn ganz gleich scheint das Gehirn der Dipnoer gebaut zu sein. Fulliquet¹⁾ hat neuerdings eine Beschreibung des Organs von Protopterus herausgegeben. Aus seinen Abbildungen ergibt sich ein Punkt, der mir für die Stammesgeschichte der Hirnrinde außerordentlich wichtig erscheint. Ganz wie bei den Amphibien ist auf allen Schnitten die Zusammensetzung der Hirnwand aus einer äußeren faserigen und einer inneren zellreichen Schicht zu erkennen. Aber im dorsalen, weiter hinten auch im ventralen Gebiete der Hemisphäre sammelt sich in der äußeren Schicht eine Lage von Ganglienzellen an, die deutlich noch mit der inneren Zellschicht zusammenhängt. Sie folgt der äußeren Contour und ist höchst wahrscheinlich eine echte Hirnrinde.

Das Vorderhirn der Reptilien.

Das Material auf das sich die folgenden Angaben stützen, bestand aus den Gehirnen der folgenden Tiere: *Lacerta agilis* 3 Exemplare, *Lacerta viridis* 2 Exemplare, außerdem 2 fast reife dem Ei entnommene Embryonen einer Eidechse, *Anguis fragilis* 3 Exemplare, dasselbe Tier 10 und 20 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei je 3 Exemplare, *Emys lutaria* 5 Exemplare, von der Größe eines Markstückes bis zu der einer Hand, *Tropidonotus natrix* 1 Exemplar. Die reifen Tiere, mit Ausnahme der Schlange wurden in allen drei Schnittebenen untersucht, die Schildkröten auch in Schrägschnitten.

¹⁾ Fulliquet: Recherches sur le cerveau de Protopterus annectens. Dissertation, Geneve 1886.

Es sei hier gleich erwähnt, daß die Vorderhirne aller erwachsenen Tiere im Wesentlichen, was Verteilung der Rinde und Faserverlauf angeht, übereinstimmen, so daß im folgenden, soweit es nicht ausdrücklich anders angegeben wird, nur vom Reptiliengehirn als solchem die Rede sein soll. Zukünftige Untersuchungen, die sich namentlich messend auf die relativen Größenverhältnisse zu erstrecken haben, werden, wie ich bereits erkenne, Unterschiede auffinden. Ebenso wurde, für das Vorderhirn wenigstens, durch das Studium der Markscheidenentwicklung wider Erwarten nichts gewonnen. Bei den jungen Blindschleichen und den Eidechsen war kein einziger Zug markhaltig, und umgekehrt waren bei den kleinen Schildkröten bereits alle Fasern mit Mark umgeben, die es auch im reifen Zustande sind. Es fehlten mir also die geeigneten Zwischenstadien. Schöne Aufschlüsse aber gaben alle diese jungen Tiere für das Zwischen- und Mittelhirn, für das Cerebellum und die Oblongata.

Wir besitzen außer einigen älteren, nur das Makroskopische behandelnden Arbeiten über das Reptiliengehirn nur wenige, die sich mit dem Faserverlauf und keine, die sich mit der Verteilung der Rinde auf der Hirnoberfläche genauer beschäftigt. Von Stieda¹⁾ wurde das Schildkrötengehirn so genau durchforscht, als es die Carminmethode gestattete. Er hat die Commissuren beschrieben und auch ein Bündel aus dem Vorderhirn erkannt, das spinalwärts zieht und Fasern zum Thalamus abgibt. Durch Bellonci²⁾ und Osborn³⁾ sind wir mit den Commissurensystemen besser bekannt geworden. Schliesslich sei nochmals auf die schon beim Amphibiengehirn erwähnte Arbeit von Schulgin⁴⁾ hingewiesen, deren Resultate sich, wenn ich sie recht verstehe, vielfach mit den meinen decken; namentlich hat auch Schulgin das erste Auftreten der Ammonsformation bei den Reptilien erkannt und beschrieben. Die allgemein morphologischen Verhältnisse des Reptiliengehirns sind von Rabl-Rückhardt⁵⁾ für das Gehirn des Alligators geschildert worden.

Die Hemisphären des Reptiliengehirnes bestehen aus dem basal liegenden Stammganglion und aus dem sich darüber erhebenden Mantel. Die beiden Stammganglien sind im hinteren Teile durch die größenteils marklose Commissura anterior unter einander verbunden, der Mantel besitzt am hinteren Ende seiner Innenwand zwei, beide Hälften verbindende, Brücken, von denen die vordere dem Corpus callosum, die hintere der Commissura fornicis

¹⁾ Stieda: Über den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 25.

²⁾ ³⁾ ⁴⁾ loco citato.

⁵⁾ Rabl - Rückhardt: Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 30.

der Säuger homolog ist (Osborn). Die Fasern des Corpus callosum sind nicht nur Commissurenfasern, sondern enthalten auch eine Anzahl Kreuzungsfaserbündel, die Bellonci zum Teil mit dem Riechlappen communiciren lassen will. Meine Präparate, nur Färbung der markhaltigen Fasern, gestatten keinen weiteren Entscheid. Hinter dem Commissurensystem wird die Stelle der medialen Wand, wo dieses safs, durch Gefäße zu einem Plexus choroideus ausgestülpt, der nur wenig weit in die Ventrikel vorragt und sich dann zurückwendend zur Decke des Zwischenhirnes wird. In dieser hinteren Gegend rücken auch die Stammganglien mehr nach aufsen, weil zwischen sie der vorderste Teil des Zwischenhirnes sich einschiebt. Nachdem dann diejenigen Fasern, welche Vorder- und Zwischenhirn mit einander verbinden an eben dieser Stelle hinabgetreten sind, trennen sich die Hemisphären vom Stamm ganz los und biegen als zwei Lobi occipitales dorsolateral von dem Zwischenhirn. In diese Lobi ragt frei der caudalste Teil des Stammganglions noch hinein; auch ein Stückchen des Plexus choroideus liegt in ihnen. Ihre mediale, dem Zwischenhirn zugewandte Fläche bietet an der ventralst liegenden Stelle ein eigentümliches Verhalten, das später deshalb näher zu schildern ist, weil wir hier dem ersten Auftreten einer Fornix-ähnlichen Bildung in der Tierreihe begegnen.

Nach dieser Schilderung der allgemeinen Formverhältnisse, die deshalb kurz sein kann, weil sie mit den Abbildungen Taf. III und IV, Fig. 21—26, 30—36 zusammen nur zur Orientirung dienen soll, gehe ich direkt zur Beschreibung der feineren Verhältnisse des Mantels über.

Der Hirnmantel der Reptilien ist in mehr als einer Hinsicht außerordentlich interessant. Wir treffen hier zum erstenmal auf eine unzweifelhafte Hirnrinde. Stieda, welcher die Schildkröte untersuchte, hat sie zuerst gesehen, sie ist bei allen von mir untersuchten Reptilien vorhanden, ist überall ziemlich gleichmäfsig angeordnet und scheint überhaupt allen Reptilien zuzukommen. In dem großen Werk von Mason¹⁾, das so wertvolle Tafeln, aber leider fast keinen Text besitzt, ist sie auf allen Schnitten durch die verschiedenen dort abgebildeten Reptiliengehirne zu sehen. Eine genauere Untersuchung hat die Rinde des Reptiliengehirnes seit Stieda nicht erfahren. Nur Bellonci hat gelegentlich seiner Untersuchungen über das Verhalten der Ganglienzellen bei Wirbeltieren auch in der Hirnrinde der Schildkröte die zwei von ihm (s. o.) aufgestellten Zelltypen gefunden.

Die folgende Beschreibung der Hirnrinde wird durch Fig. 36 illustriert.

¹⁾ loco citato.

Der subpiale Lymphraum ist durch ein Netz feiner Balken an der Oberfläche des Mantels gebildet. Unter ihm beginnt eine nervenlose Schicht feinsten Gliabalken, die nahe der Oberfläche etwas dichter liegen als in der Tiefe, so daß man in dieser äußeren Gliaschicht (Fig. 36¹) wieder zwei Schichten unterscheiden kann. Unter ihnen treten als äußerstes nervöses Gebilde die Tangentialfasern auf, markhaltige Nervenfasern, spärlich, in einem zur Oberfläche des Gehirnes tangentialen Verlauf. Sie liegen bereits in der mittleren Neurogliaschicht (Fig. 36²). Diese ist dichter gewebt als die äußere und in ihren spärlichen Lücken finden sich in große Hohlräume eingeschlossen multipolare Ganglienzellen, annähernd von der Form jener, welche in den Vorderhörnern des Säugetiermarkes liegen, nur viel kleiner. In dieser Schicht verbreiten sich die Endausläufer der gleich zu schildernden Pyramidenzellen als außerordentlich feines Netz, das mit den Ausläufern der dort vorhandenen Zellen zu anastomosieren scheint. Die Fäserchen der mittleren Neurogliaschicht weichen an deren innerer Grenze auseinander und lassen ein großes Lacunensystem zwischen sich. In dieses eingebettet liegen die Pyramiden der Hirnrinde. Das ist die „Pyramidenschicht“ des Mantels (Fig. 36³). Die Pyramidenzellen sind mit der Spitze nach der Peripherie, mit der Basis, aus der mehrere Ausläufer kommen, nach dem Ventrikel zu gerichtet. Ihrer 4—5 liegen in der betreffenden Schicht über einander. In den occipitalen Hirnregionen, wo dieser Typus am besten ausgebildet ist, kann man häufig erkennen, daß nach der Weigert'schen Färbung sich eine Differenz zwischen den sonst anscheinend gleichen Zellen zeigt, einige entfärben sich in der alkalischen Ferridcyanalkalilösung ganz, andere bleiben schwarz. Fleisch und seine Schüler haben bekanntlich auf diese Farbreaction bei Ganglienzellen ihr Augenmerk gerichtet und sie sehr verbreitet gefunden. Es ist ihnen wahrscheinlich, daß sie functionell differente Zustände andeutet, aber die strikte Beweisführung ist noch nicht gelungen. Alle Zellen liegen in Hohlräumen. Diese Hohlräume kehren bei den verschiedensten Härtungsverfahren in so gleicher Weise wieder, dass man sehr versucht wird, sich der Ansicht Leydig's anzuschließen, der alle diese pericellulären Hohlräume als praeformirt und zum Saftbahnsystem gehörend ansieht, eine Ansicht, die schon früher wiederholt geäußert, ebenso oft auch bekämpft worden ist. Speciell für die Zellen des Rückenmarkes haben neuerdings Kreissigs und Anderer Untersuchungen die Existenz eines pericellulären Raumes vor der Härtung bestritten.

Nach innen folgt auf die Pyramidenschicht die innere Neurogliaschicht (Fig. 36⁴). Sie hat etwa die Dichte der äußeren. In ihr ist das Netz der Axencylinderausläufer der Pyramiden zu suchen. Hier treten die ersten markhaltigen Stabkranzfasern

auf, denen wir in der Thierreihe begegnen. Spärliche rundliche Zellen liegen noch dort, und weithin dringen in diese Schicht hinein die Endfäden der Zellen des Ventrikulpendyms. (Fig. 36^b.) Diese Beschreibung des Hirnmantel-Querschnittes ist der dorsalen Kante des Occipitallappens der Blindschleiche entnommen. Die Anordnung der Rinde aber variiert sehr, und es ist jetzt an der Zeit, dass wir an der Hand der Fig. 30—33 abgebildeten Serie von Horizontalschnitten durch das Eidechsen-Gehirn diese Variationen kennen lernen.

Man kann am Gehirn der Reptilien sehr leicht drei verschiedene Rindenlagen im Mantel constatiren. Die erste, auf allen Figg. als 1. bezeichnet, ist in dem ganzen occipitalen Mantel und an der Dorsalkante des medialen Mantelgebietes vorhanden. In diesem Gebiete sieht man überall die Rinde als sehr deutlich abgegrenzte Schicht grosser Pyramiden ausgebildet (Fig. 30^a.) An der Aussen- und Unterseite des Gehirns aber, desgleichen an den ventral liegenden Theilen der sagittalen Innenwand sind die Verhältnisse andere. An der Aussenwand sieht man ziemlich nahe der Oberfläche eine Schicht kleiner, nicht dicht gelagerter rundlicher und pyramidaler Zellen dahinziehen, die sich im Bereich des Riechnerven-Ursprungs zu einer etwas zerstreuteren Formation gruppirt. Diese Schicht (2. aller Figuren), welche nur in den dorsaleren Regionen an der ganzen Aussenwand vorhanden ist, entsendet spärliche markhaltige Fasern nach vorn in den Riechnerven und muss, da andere Verbindungen einstweilen nicht vorliegen, als zum Ursprungsgebiet jenes Nerven gehörend aufgefasst werden. Occipitalwärts erreicht sie die eigentliche Rinde nicht. In den Zwischenraum zwischen beiden Formationen legt sich eine dritte ähnlich gebaute Schicht, die aber etwas mehr ventrikulwärts gefunden wird und nicht in directem Zusammenhang mit einer der beiden anderen Zelllagen steht (Fig. 22^b und 30^b).

An den ventraleren Theil der Vorderhirnaussenwand legt sich das Stammganglion an. In ihm liegen zahlreiche kleine Ganglienzellen zerstreut. Nach aussen besitzt es eine rindenähnliche Formation. Man kann aber in ihm zwei Zellansammlungen erkennen. Eine vordere, die mehr dem zerstreuten Typus angehört und ihre Fasern zum Riechnerv sendet und eine hintere, bei den Schildkröten nicht so wohl, als bei den anderen Reptilien abgegrenzte, den „Kugelkern“ *Nucleus sphaericus*. Er gleicht einer Kugel, die nach vorn eine grosse Oeffnung hat. Die Wände dieser Kugel (s. Figuren) bestehen aus mehreren Lagen polygonaler und rundlicher Zellen.

Aus dem Stammganglion entwickelt sich das kräftige basale Vorderhirnbündel. Es zieht zuerst etwas frontalwärts, wendet sich aber dann rasch, mit vielen Fasern auch

schon direkt, caudalwärts. Zu ihm gesellen sich, wie ich bisher aber nur bei der Schildkröte, noch nicht aber bei den anderen Reptilien sehe, spärliche markhaltige Fasern aus den lateralen Rindenpartien (Fig. 25). So vereint zieht dies mächtigste Faserbündel des Reptiliengehirns zum Thalamus hin. Es überschreitet das Chiasma und teilt sich bald darauf in ein dorsales Bündel, das aus dicken Fasern bestehend im großen runden Thalamuskern endet, und in ein feinfaseriges ventrales, das weiter hinab zur Oblongata zieht. Sagittalschnitte (Fig. 34) lassen das klar erkennen. Desgleichen sieht man (Fig. 24) auf dem Frontalschnitt beide Teile des basalen Vorderhirnbündels. In der Gegend, wo sie sich trennen, tauschen sie durch eine dünne am Boden des Zwischenhirns liegende Commissur einige Fasern aus. Dieser Commissur der basalen Vorderhirnbündel sind wir bereits bei den Selachiern, den Teleostiern und den Amphibien begegnet.

Eine besondere Beachtung verdient die mediale Wand des Reptiliengehirns. Nur an ihrer dorsalen Region besitzt sie, wie erwähnt wurde, Rinde, weiter ventral ist eine solche nicht vorhanden. Man sieht nun aus den dorsaleren Gebieten sich Fasern entwickeln, die sagittal und nach vorn zur Basis hinabsteigen und sich dorsal vom basalen Vorderhirnbündel anlegen. Sie laufen eine Strecke (s. Fig. 20 und 22) mit ihm, wenden sich aber am Beginne des Zwischenhirns dorsal und gelangen auf dessen äußere dorsale Seite (Fig. 23). Dies Bündel ist bei den Vögeln, wo es mächtig entwickelt ist, seit langem bekannt und wird dort als Bündel der sagittalen Scheidewand bezeichnet. Bei den Reptilien wurde dieser Zug, welcher das Vorderhirn mit caudal gelegenen Teilen, wahrscheinlich dem Thalamus selbst verknüpft, wohl seiner Kleinheit wegen, noch nicht gesehen. Ich habe ihn bei den Eidechsen und den Blindschleichen genau verfolgen können und ihn bei den Schildkröten angedeutet gefunden.

Außer durch das basale Vorderhirnbündel und das Bündel der sagittalen Scheidewand ist das Vorderhirn noch durch einen Faserzug mit dem Zwischenhirn verknüpft, welcher als zweifelloser Fornix anzusehen ist. Um diesen Zug richtig zu verstehen und die Deutung als Fornix sicher zu begründen muß auf bisher noch gar nicht gewürdigte Verhältnisse an der Rinde der Hemisphären-Innenwand geachtet werden. Auf den Fig. 20—23 abgebildeten Frontalschnitten sieht man, ebenso wie auf den folgenden, daß dieses Stück der Hemisphärenwand eine Rinde besitzt, welche sich auszeichnet durch die Kleinheit und dichte Lagerung ihrer Zellen. Es entspricht in seiner Lagerung derjenigen Stelle, die bei Säugetier-Embryonen die Ammons-falte einnimmt. Da, wo der Hemisphärenrand sich zum Plexus choroides verdünnt

(Fig. 21), sieht man, daß die Glia-schicht über der Rinde plötzlich zurückweicht und daß die Rinde selbst frei liegt. Zwischen ihr und dem Hemisphärenrand bleibt aber noch eine kleine verdickte Längsleiste, in der auf allen Schnitten hinter dem Balken markhaltige Fasern schräg getroffen werden (s. die Figuren). Diese Leiste, die also den Hemisphärenrand begleitet und nach innen vom Plexus, nach außen von der besonders gebauten Rindenschicht begrenzt wird, ist die Fornixleiste. Das betreffende Rindenstück muß man als erstes Auftreten der Ammonsrinde in der Tierreihe ansehen. Die Ammonsformation wird charakterisiert durch ihre Lage über dem Hemisphärenrand, durch den ihr anlagernden Fornix und durch den auf ihn folgenden Plexus choroides. Sie enthält also bei ihrem ersten Auftreten alle die Elemente, welche später, wenn auch durch Windungen und dergleichen verwischt, das charakteristische Ammonshorn bilden. Kurz vor dem hinteren Ende der Hemisphären ziehen spärliche Fasern von einer Fornixleiste zur anderen. Dieses Querstück ist bereits von Rabl-Rückhardt bei Reptilien gesehen worden und wird auch von Osborn beschrieben. Nur ganz wenige Fornixfasern gehen in die Querverbindung ein. Die ungeheure Mehrzahl derselben zieht nach vorn und wird auf allen Frontalschnitten (s. die Fig. 22—24) schräg abgeschnitten angetroffen. In der Gegend, wo die Commissura anterior und der Balken liegen, wenden sie sich basalwärts und ziehen dann sich leicht nach rückwärts krümmend nach der Basis des Thalamus, indem sie hinter der vorderen Commissur dahin ziehen. Das ist also ganz der typische Verlauf der Fornixsäulen, wie wir ihn von den Säugetieren her kennen. Auf dem Sagittalschnitt, der auf Fig. 34 abgebildet, nahe der Medianlinie liegt, ist der Verlauf der Fornixsäule gerade getroffen. Wo die an der Basis des Zwischenhirns weiter hinziehenden Fasern enden, konnte ich nicht ermitteln. Sie verlieren sich dort unter anderen längs verlaufenden Zügen. Bis zu dem Corpus mamillare hin konnte ich sie noch nicht verfolgen, wohl aber bis nahe an dieses heran.

Demjenigen, was durch Stieda, Bellonci und namentlich Osborn über die anderen Commissurensysteme des Vorderhirns bekannt wurde, habe ich nichts Wesentliches hinzu zufügen. Fasern aus dem Lobus olfactorius, die nach rückwärts ziehen, gelangen in den Bereich eines mächtigen Querfaserzuges, der beide Stammganglien verbindet. Ob sie sich dort kreuzen, oder ob sie als Commissura olfactoria verlaufen, oder ob Beides statt hat, kann ich an den fast marklosen Zügen nicht entscheiden. Diese Züge und die zwischen den Stammganglien zusammen bilden die Commissura anterior. Auf dem (Fig. 32) abgebildeten

Horizontalschnitt ist die Zusammensetzung dieser Commissur deutlich. Dort sieht man auch dafs aus ihr wieder Züge thalamuswärts gelangen. Nach Bellonci entsprechen sie gekreuzten Anteilen der Bündel aus den Riechlappen. Ueber der Commissura anterior liegt (Fig. 22) die grofse von Osborn mit Recht als Balken bezeichnete Mantel-Commissur. Ihre Fasern stammen aus dem Gebiet der grofsen Zellen in der dorsalen Wand nach aufsen von der Ammonsrinde. Fast alle Fasern des Balkens sind markhaltig, die meisten des Systems der Commissura anterior sind marklos.

S c h l u s s .

Aufsteigend von den Knochenfischen und Selachiern haben wir im Reptiliengehirn endlich dasjenige Vorderhirn kennen gelernt, das alle Elemente enthält, welche das Gehirn der höheren Vertebraten characterisieren. Das Stammganglion, in dem sich bereits eine weitere Differenzierung einleitet, ist dort wohl abgegrenzt, im Mantel ist es zum Auftreten einer Rindenformation gekommen.

Nach zwei Richtungen hin erfolgt von jetzt an in der Tierreihe die Weiterbildung.

Bei den Vögeln entwickelt sich das Stammganglion zu bei keiner anderen Tierart erreichter relativer Gröfse, die Rindenformation erhält keinen wesentlichen Fortschritt. Bei den Säugetieren aber wird die bei Reptilien noch so unvollständige Rindenlage des Mantels zu einem mächtigen vielgefalteten Überzug des ganzen Gehirnes. Über das Vorderhirn der Vögel muß ich die ausführlichere Mitteilung noch verschieben, meine Untersuchungen erstrecken sich noch nicht auf genügend viele Exemplare und müssen auch, da es wesentlich auf die graue Substanz des Stammganglions ankommt, mit Methoden durchgeführt werden, die in ihrer jetzigen Ausbildung noch nicht befriedigen. Der die Rinde tragende Mantel hat im Verhältnifs zum Reptiliengehirn nicht gerade viel an Ausdehnung gewonnen. Die Hauptmasse des ganzen Vogelhirnes bildet das zu enormen Dimensionen angewachsene Stammganglion. In ihm sondern sich neue Zellgruppen und Faserstränge, denen wir bisher noch nicht begegnet sind. Unter diesen ist aber, wie bei allen Tieren, das basale Vorderhirnbündel wohl characterisirt zu erkennen. Seine Hauptmasse senkt sich in das eine der drei bei Vögeln zu unterscheidenden Thalamusganglien. Ein weitaus schwächerer Teil zieht weiter hinab. Von den markhaltigen Bündeln aus der Rinde sei hier nur eines erwähnt, das auf der Innenseite der sagittalen Scheidewand hinabzieht und den Hirnschenkel dann umschlingend in das Zwischenhirn gelangt. Denn dieses mehrfach beschriebene Markbündel der sagittalen Scheidewand tritt, wie wir sahen, schon bei den Reptilien mit einigen dünnen Zügen auf.

Der höchst ausgebildeten Differenzirung der in den vorigen Abschnitten geschilderten anatomischen Verhältnisse begegnen wir im Gehirn der Säuger. Liegt es auch nicht im Plane dieser Arbeit auf dies so oft untersuchte und vielfach noch so wenig klargestellte Organ näher einzugehen, so muß doch gezeigt werden, wie sich die Anatomie des Vorderhirnes der Säugetiere an die Verhältnisse anschließt, deren Entwicklung wir bislang verfolgt haben.

Das embryonale Organ hat mit dem der Reptilien und Vögel eine nicht geringe Ähnlichkeit. Später aber gewinnt der Mantel eine so hohe Ausdehnung, daß er dem Säugerhirn einen ganz anderen Character als dem aller anderen Tieren giebt und zunächst als Hauptmasse des Organs imponirt. Auswachsend legt er sich ja bekanntlich über einen großen Teil der caudaler gelegenen Hirnteile. Die ihn fast allerwärts überziehende Rinde muß sich ihrer großen Ausdehnung halber noch in zahlreiche Falten legen, deren Anordnung wohl von zwei Factoren abhängt, von der Ausdehnung der Hirnrinde, die sich das betreffende Art-Individuum im Laufe der Stammesentwicklung erworben hat und von der Größe des Schädelraumes, die natürlich nicht mit jener gleichen Schritt halten mußte, da sie auch noch von anderen Factoren abhängig ist.

Aus der Rinde kommt eine sehr große Menge von Fasern, der Stabkranz. Ihre Zahl ist beim Menschen die relativ höchste, bei niederer stehenden Säugetieren eine geringe und bei manchen, den Nagern z. B., eine sehr kleine. Vergleichende Messungen der Ausdehnung dieses Marklagers fehlen leider noch. Außerdem aber hat sich in der Rinde selbst ein reiches Netz markhaltiger Fasern entwickelt, das alle Teile derselben unter einander zu verknüpfen geeignet ist. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels mit anderen verbindend. Auch das Commissurensystem hat sich bedeutend weiter entwickelt und es ist namentlich die Mantelcommissur, das Corpus callosum, entsprechend der bedeutenden Ausdehnung des Mantels ein mächtiges Gebilde geworden. Aus der dem Hemisphäreurand zunächst liegenden Rindenpartie, der Ammonswindung, entwickelt sich der Fornix, den wir zuerst bei den Reptilien auftreten sahen, ganz an derselben Stelle wie dort und zieht nach rückwärts um an der Basis des Gehirnes in das Zwischenhirn einzutreten. In der Commissura anterior sind namentlich die Fasern, welche bei den niederen Wirbeltieren noch wenig ausgebildet waren, diejenigen, welche die Schläfenlappen des Mantels unter einander verbinden, kräftig entwickelt, während der Anteil derselben, welcher bisher in der Tierreihe neben dem die basalsten Hirnteile verknüpfenden vorherrschte, der Riechnerventeil, zwar noch deutlich nachweisbar ist, aber beim Menschen und den Affen doch stark gegen die übrigen in dieser Commissur liegenden Fasern zurücktritt.

Das Stammganglion, das bei den Embryonen der Säuger völlig demjenigen der niederen Wirbeltiere nach Lage und Aussehen gleicht, wird bei den erwachsenen Tieren ganz von den massenhaft aus dem Mantel herabströmenden Fasern umschlossen und durchbrochen. Die es durchbrechenden Fasern (vorderer Schenkel der Capsula interna beim Menschen und den Primaten) teilen es in einen äußeren Kern, Putamen und in einen inneren, Nucleus caudatus. An den ersteren legt sich eine wahrscheinlich dem Zwischenhirn angehörende Formation, die sogenannten Innenglieder des Nucleus lentiformis, an. Diese und die beiden erst genannten Kerne zusammen bilden das, was seit Alters als Corpus striatum bezeichnet wird.

Ueber die Fasern aus dem Stammganglion sind wir noch wenig orientirt. Namentlich gestattet seine Lage inmitten der reichlichen Bündel des Stabkranzes, die es umfließen, beim Erwachsenen nicht sicher das basale Vorderhirnbündel nachzuweisen. Beim Fötus aber ist es mir gelungen den Ursprung dieses Bündels im Stammganglion aufzufinden und zu constatiren, dafs, ganz wie bei allen Wirbeltieren, ein Teil seiner Fasern in den Thalamus gelangt, ein anderer aber weiter hinab zieht. Ich verweise auf die den Beleg erbringende Figur 37, die einen Schnitt durch das Vorderhirn eines menschlichen Fötus von $2\frac{1}{2}$ Monaten wiedergibt.

In dieser Abhandlung wurde gezeigt, dafs der Hirnmantel nur sehr allmählich die Vollkommenheit erreicht, in der wir ihn bei den Säugetieren kennen. Eine ununterbrochene Entwicklungsreihe von den niedersten Formen bis zu den höchstehenden ist nicht vorhanden. Wir kennen keine Übergangsglieder zwischen dem rein epithelialen Mantel der Knochenfische und demjenigen der Amphibien, und es fehlt Vieles zwischen diesem und dem gleichen Hirnteil bei den Reptilien. Erst mit dem Auftreten einer echten Hirnrinde bei diesen tritt derjenige Hirnbau in Erscheinung, von dem das hochentwickelte Organ der Säuger sich ableiten läfst.

Während der Mantel alle diese Wandlungen durchmacht, bleibt im Grofsen und Ganzen die Structur und die Lage des Stammganglions überall die gleiche. Bei den Knochenfischen bildet es die Hauptmasse des Vorderhirnes, mit zunehmender Mächtigkeit des Mantels aber tritt es mehr und mehr in die Tiefe zurück und wird schliesslich bei den Säugern zu einem, im Vergleich mit dem übrigen Gehirn, kleinen Gebilde.

Eine Anzahl Faserzüge wurden bei allen Tieren wiederkehrend gefunden.

Dr. Senckenbergische Anatomie in Frankfurt a. M., December 1887.

Erklärung der Figuren.

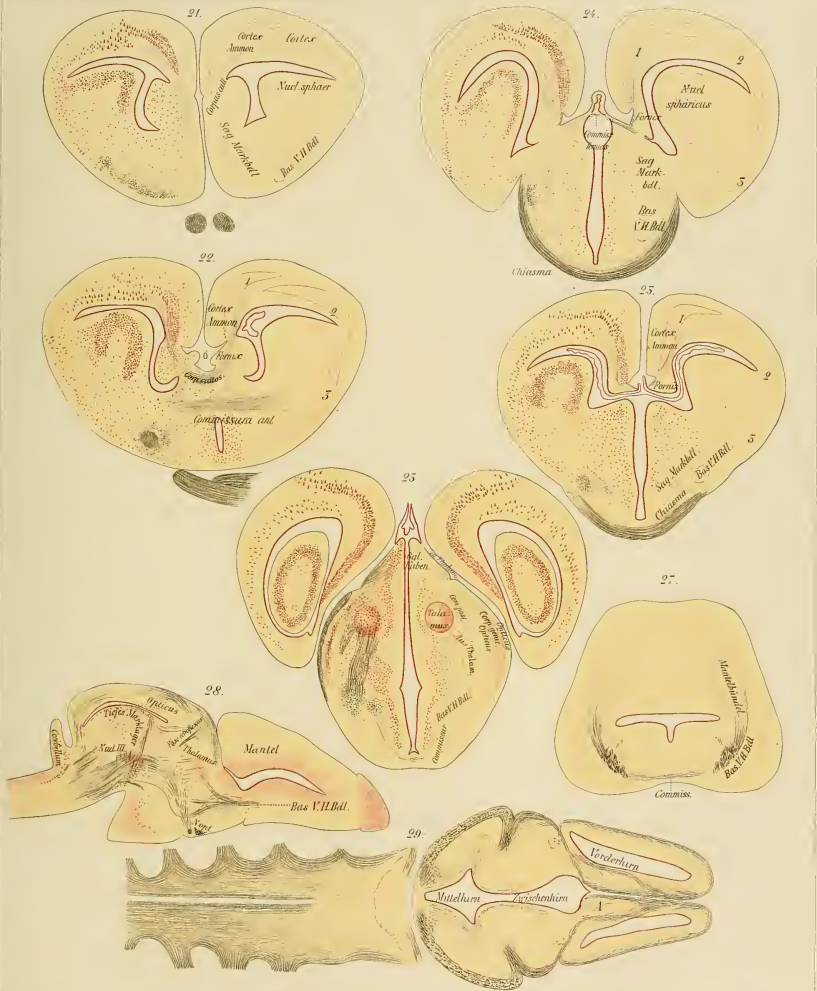
Sämmtliche Figuren sind durch Projection mit dem Sciopticon in den Umrissen hergestellt.

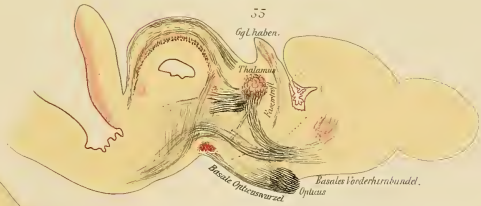
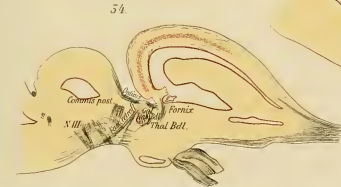
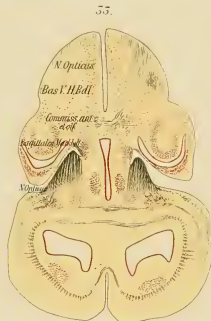
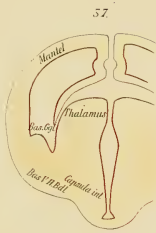
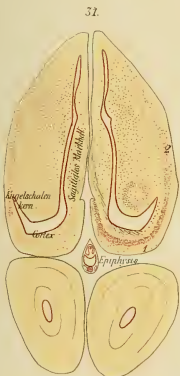
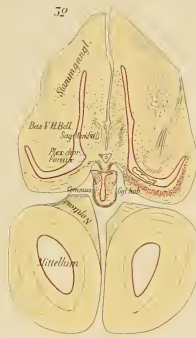
Die Details wurden bei stärkerer Mikroskopvergrößerung eingezeichnet.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn des Ammocötes.
Fig. 2. Die Stelle S. der Fig. 1 stärker vergrößert.
Fig. 3. Frontalschnitt durch das Ammocötes-Vorderhirn. Zeigt den epithelialen Mantel.
Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Gehirn einer Forelle von 2 ctm. Länge. 1. Vorderhirn mit dem dünnen Mantel.
Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Torpedo ocellata* von 10 mm. Länge.
Fig. 6. Derselbe von einem Tier von 22 mm. Länge.
Fig. 7. Derselbe bei 30 mm. Länge.
Fig. 8. Derselbe bei 45 mm. Länge.
Fig. 9. Derselbe bei 60 mm. Länge.
Fig. 10, 11, 12. Drei von außen nach innen sich folgende Sagittalschnitte durch das Gehirn einer erwachsenen Raja, zur Demonstration der Form des Vorderhirnes und seines Plexus choroideus bei erwachsenen Selachiern.
Fig. 13, 14, 15. Frontalschnitte durch das Gehirn von *Rhodus amarus*. Fig. 13 zeigt Vorderhirn, 14 liegt etwa auf der Grenze zwischen Vorder- und Zwischenhirn, 15 geht durch den vordersten Teil des Zwischenhirnes, dem dorsal die Ggfla. habenulae ansitzen; ganz außen kommt das Mittelhirn — *lobi optici* — zum Vorschein, welches bei Fischen so weit nach vorn ragt, daß es auf solchen Schnitten mit getroffen werden muß.
Fig. 16. Sagittalschnitt durch das Vorderhirn von *Corvina nigra*. zur Demonstration des Ursprunges des basalen Vorderhirnbündels.
Fig. 17, 18, 19, 20. Frontalschnitte durch das Krötegehirn. Fig. 17 trifft den vordersten Teil der Commissura anterior, auf ihr beachte man auch die Verdünnung der dorsalen Hemisphärenwand zum Plexus choroideus, auf Fig. 18 sieht man ventral von diesem den Balken oder die Mantelcommissur, auf Fig. 19 haben sich die beiden Hemisphären abgeschnürt und liegen als *Lobi occipitales* neben dem in dieser Schnitthöhe getroffenen Zwischenhirn. Fig. 20, die einen Schnitt wiedergibt, der dicht durch das Chiasma geht, zeigt oben neben dem Ggl. habenul. die caudalsten Enden der *Lobi occipitales*.
Fig. 21, 22, 23, 24, 25. Succellirende Frontalschnitte durch das Gehirn von *Anguis fragilis*. Alle Bezeichnungen eingeschrieben. Man beachte namentlich auf Fig. 22 und ff. das Verhalten des Hemisphärenrandes, der sich zum Plexus verdünnt aber die Fasern aus der Ammonswindung als Fornix weiterführt. Von Fig. 24 ab gehen die Schnitte durch das Zwischenhirn. Auf Fig. 25 ist der Eintritt eines Theiles der Fasern des basalen Vorderhirnbündels in den Thalamus deutlich.
Fig. 26. Schrägschnitt durch das Vorderhirn von *Emys lutaria*, zeigt den Ursprung des basalen Vorderhirnbündels, den Faserzawachs aus dem Cortex (primitiver Stabkranz) und das sagittale Markbündel.
Fig. 27. Frontalschnitt durch das Vorderhirn des *Torpedo*. Man erkennt das Mantelbündel fast in seinem ganzen Verlauf und sieht das schräg abgeschnittene basale Vorderhirnbündel.

- Fig. 28. Horizontalschnitt durch das Gehirn einer fast reifen Froschlarve.
- Fig. 29. Sagittalschnitt durch das Tritongehirn.
- Fig. 30, 31, 32, 33. Eine Serie von Horizontalschnitten durch das Gehirn einer Lacerta zur Demonstration der Rindenausbreitung. Alle Bezeichnungen eingeschrieben. Auf der ziemlich weit basal liegenden Fig. 31 beachte man auch die verschiedenen dort sehr deutlichen Anteile der Commissura anterior.
- Fig. 34. Sagittalschnitt durch das Gehirn der Schildkröte.
- Fig. 35. Sagittalschnitt durch das Gehirn der Lacerta, auf dem man das in einem großen Teile seines Verlaufes getroffene basale Vorderhirnbündel sich in die zwei beschriebenen Teile trennen sieht.
- Fig. 36. Die Schichten der Hirnrinde in der Gegend der Ammonswindung bei der Blindschleiche.
- Fig. 37. Frontalschnitt durch Vorder- und Zwischenhirn eines menschlichen Fötus aus der 12. Woche der Schwangerschaft.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1887-1890

Band/Volume: [15 1887-1890](#)

Autor(en)/Author(s): Edinger Ludwig

Artikel/Article: [Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 1. Das Vorderhirn. 1089-1120](#)