

Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns.

Von

Dr. Ludwig Edinger in Frankfurt a. M.

3. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien.

Mit 4 Tafeln und 14 Textfiguren.

Die Studien über das Vorderhirn der Reptilien, von welchen das erste Heft dieser Beiträge¹ berichtete, sind in den letzten sieben Jahren ständig fortgesetzt worden. Da der Nachweis damals erbracht worden war, daß bei dieser Klasse die Hirnrinde zuerst als wohlgeordnete Lage in Erscheinung tritt, da sich zeigte, daß hier auch zuerst wohlabgegrenzte Thalamusganglien nachweisbar wurden, so drängte das hohe theoretische Interesse, welches eine möglichst vollkommene Lösung der hier auftauchenden Fragen hatte, zu immer weiterer Arbeit. Einmal galt es noch, die Lücke auszufüllen, welche durch die Nichtberücksichtigung des Riechapparates gelassen war. Dann aber haben wir seit dem Erscheinen der ersten Arbeit in der Golgimethode ein so vortreffliches Verfahren erhalten, daß alles von neuem auf Grund dieser Technik durchzuarbeiten war.

Ich darf es vielleicht mit dem Erscheinen des ersten Heftes zuschreiben, daß sich in den letzten Jahren hocheifriger Weise viele Forscher nun auch wieder mit der vergleichenden Anatomie des Hirns der niederen Vertebraten beschäftigt und dadurch überall zur Erweiterung und Vertiefung unseres Wissens beigetragen haben. Vieles von dem, was seitdem die Litteratur gebracht hat, war mir bekannt, vieles auch neu. Ich habe aber der Versuchung widerstanden, früher zu publizieren, weil mir ein Ausreifen und ein gewisser

¹ Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, 1888.

Abschluss nötiger erschien, als ein Beibringen von einzelnen Factis. So kann ich heute, fremde und eigene Arbeit zusammenfassend, ein wesentlich vollkommneres Bild vom Vorderhirn der Reptilien geben, als das früher möglich war. Außerdem hat die inzwischen erlangte gute Kenntnis des Vogelgehirns es mir ermöglicht, manche bei den Reptilien noch rudimentäre Anordnung zu verstehen, manchen dünnen Faserzug, manches kleine Ganglion richtig zu sehen und zu deuten. Nur einiges Wenige, die Riechstrahlung und die Faserung aus dem Stammganglion betreffend, ist bereits in meinen „Vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Studien“ im Anatomischen Anzeiger und in dem Vers.-Ber. der D. Anat. Ges. in den letzten Jahren veröffentlicht.

1. Neue Litteratur über das Vorderhirn der Reptilien.

Seit Erscheinen des ersten Heftes sind manche Verhältnisse am Vorderhirn viel klarer geworden durch zahlreiche Arbeiten, die sich damit beschäftigen. Ehe derselben gedacht wird, sei erwähnt, daß mir — und Anderen — früher die Arbeit von Spitzka: *The Brain of Iguana* im *Journal of nerv. and mental disease* 1880 entgangen ist. Hier wird acht Jahre vor meiner zu gleichem Ergebnis führenden Arbeit die Rinde an der medialen Seite des Mantels direkt als Ammonsrinde bezeichnet und ein von ihr ausgehender bis in den Thalamus verfolgbarer Faserzug Fornix genannt. Eine Mantelverbindung wird dem *Corpus callosum*, das bis 1880 bei den Reptilien vermifst war, homologisiert.

Von 1890 an beginnt mit einer Arbeit über das Gehirn des Alligators¹ eine lange Serie von Mitteilungen C. L. Herricks.

Den drei Rindenplatten, welche ich in der ersten Mitteilung vom Reptiliengehirn geschildert habe, wird hier eine vierte, basale zerstreute Zellschicht noch beigelegt. Der *Lobus olfactorius* wird kurz beschrieben. Fasern aus ihm sammeln sich medial an der Basis und können rückwärts bis in das Niveau der *Commissura anterior* verfolgt werden. Im posterobasalen Gebiete des Gehirns entspringen die Fasern der *Taenia thalami*. Sie ziehen dann dorsocaudal, um in der Gegend des Ganglion *habenulae* und der da liegenden *Commissura sup.* zu verschwinden.

¹ C. L. Herrick, *Notes upon the brain of the Alligator*. *Journal of the Cincinnati Soc. of Nat. History*. January 1890.

Im gleichen Jahre hat Brill¹ die Hirnrinde einiger großen Reptilien, Iguana, Anolis, Alligator, Schildkröten untersucht. Er kommt zu dem Schlusse, daß der von mir als Ammonswindung bezeichnete, medial und dorsal gelegene Mantelteil, welcher bei Iguana leicht gewellt und in seiner Zellanordnung charakterisiert ist, nur Fascia dentata, daß die ganze übrige durch einen Spalt (siehe auch meine Abbildungen) von ihr getrennte Rinde aber Ammonsrinde und Subiculum cornu ammonis sei. Es wird gegen diese Auffassung zunächst nichts einzuwenden sein, so lange man bei der Diagnose Fascia dentata noch auf relativ grobe Lagerungsverhältnisse angewiesen ist und die wirklichen Characteristica dieses Windungsanges, seine Bedeutung gegenüber der wahren Ammonsrinde, noch nicht völlig bekannt sind. Wichtig scheint mir nur, daß auch Brill die Zugehörigkeit dieses Rindengebietes zum corticalen Riechapparat, bezugnehmend auch auf Spitzka, ausdrücklich betont.

1891 setzte dann Herrick die Veröffentlichung seiner Studien² fort.

Er hat das Gehirn von Sceloporus, von einer Schlange — black snake — und von Aspidonectes untersucht. Hier beschreibt er u. a. neu als Baso-occipital lobe eine ventral dicht an das Stammganglion grenzende, in der temporo-occipitalen Region des Gehirns liegende Vorrangung. Sie ist von Rinde überzogen und zum Teil durch Faserzüge vom Stammhirn getrennt. Im Occipital-Lappen sieht Herrick das „unzweifelhafte Homologon des Ammonshorns“. Er enthält Pyramidenzellen von zweierlei Typen, aber an seinem ventralen Gebiete kleine multipolare Zellen, die denen im Riechlappen gleichen. An einer anderen Stelle erwähnt er ausdrücklich, daß bei der Schlange das Gebiet des Baso-occipital lobe etwa da liege, wo man bei den Nagern den Lobus pyriformis finde. In dem Baso-occipital lobe liegen mehrere kleine Zellnester. Ein Bündel aus der Commissura ant. ist dahin zu verfolgen. Ebenso bei der Eidechse ein Faserzug aus dem Thalamus. Herrick hebt ausdrücklich hervor, daß sein Baso-occipital nucleus nicht ein einzelner Zellhaufen sei, sondern sich aus einer ganzen Anzahl einzelner Zellklumpen zusammensetze.

Am Stammganglion will er ein laterales Linsenkern-Gebiet von einem medialeren unterschieden wissen. Das letztere wird als Central nucleus bezeichnet. Herrick beschreibt noch in der Rinde des „Frontal lobe“ und des „Parieto-frontal lobe“ die Lagerung der Zellen,

¹ N. E. Brill, The true Homology of the mesal portion of the Hemispheric Vesicle in the Saurosida. The medical Record, 1890.

² C. L. Herrick, Topography and Histology of the brain of certain Reptiles. The Journal of comparative Morphology. Vol. I, 1891, S. 14, und Bd. III, S. 77 und 119. — Derselbe, The Hippocampus in Reptilia. Ibidem. Bd. III, S. 56.

doch ist die Darstellung hier, weil auch die Abbildungen in ihrer Nummerierung nicht stimmen, mir nicht klar geworden. Das basale Gebiet der medialen Wand ragt bei den Reptilien in den Ventrikel hinein. Dies früher wohl dem Septum pellucidum homologisierte Stück bezeichnet Herrick als intraventricular lobe. Auch Meyer hat ihm neuerdings dadurch eine andere Stellung, als bisher angenommen, gegeben, daß er es vom Septum scheidend, dasselbe als mediales Stammganglion bezeichnet. Ventral vom Balken wird in der Rinde eine besondere Zellansammlung beschrieben.

Aus dem Baso-occipital nucleus entspringt beiderseits ein Faserzug der direkt zum Mammillare gehen soll und von Herrick als Fornix bezeichnet wird. Dies ist sicher eine falsche Homologisierung und Herrick selbst hält sie in späteren Arbeiten nicht mehr aufrecht, bezeichnet vielmehr ein anderes Bündel als Fornix. Die vordere Commissur der Schlangen enthält ein ventrales Bündel, das die Lobi olfactorii beiderseits verbindet, ein zweites geht zu den Zellanhäufungen an der Basis der Hemisphären, die hier als „Olfactory centres“ bezeichnet werden, das dritte verliert sich ganz hinten in den Baso-occipital lobes. Dazu kommt noch dorsal die Balkenfaserung zwischen den Hemisphären und etwas weiter caudal hinter den Habenulae die „Supracommissur“. Sie steht in Beziehung zur Taenia thalami, welche auch aus der Gegend des Baso-occip. lobe entspringt.

Die im gleichen Jahre erschienene Arbeit von Köppen¹ bestätigt für das Vorderhirn im Wesentlichen die im ersten Hefte dieser Beiträge gegebenen Funde. Köppen erwähnt aber noch da ein Bündel, das aus der Fornixkreuzung entspringend in das tuber cinereum geht, offenbar den absteigenden Fornix. Köppen hat auch die Faserzüge aus dem basalen Hirngebiete zum Ganglion habenulae gesehen, die Taenia thalami. Ein Bündel aus der Commissura ant., die er nicht so vollständig wie Herrick beschreibt, hat er in den Nucleus sphaericus verfolgt. In der Rinde hat er die Tangentialfasern gesehen.

Einen großen Fortschritt haben dann die Arbeiten von P. Ramon y Cajal² über die Rinde der Reptilien gebracht. P. R. y Cajal hat gleichzeitig mit mir, mit der gleichen Methode das gleiche Objekt bearbeitet. Ich darf wohl, da durch seine vortreffliche, schon 1891 erfolgte Veröffentlichung alle Prioritätsansprüche wegfallen, hier wenigstens auf die Gleichzeitigkeit unserer beiderseitigen Arbeiten hinweisen. Die Resultate stimmen so sehr überein,

¹ Köppen, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Wirbeltiere. Zur Anatomie des Eidechsenhirns. G. Schwalbes morphol. Arbeiten. 1. Bd, 3. H. Jena 1890.

² P. Ramon y Cajal, El Encephalo de los Reptiles. Barcelona 1891.

dafs ich hier keinen Auszug aus der Cajalschen Arbeit gebe, sondern auf meine eigene Darstellung hinten verweise, bemerkend, dafs sie — soweit der Bau der Rinde in Betracht kommt — nichts enthält, was P. R. y Cajal nicht auch gesehen und beschrieben hat. Weiter gekommen bin ich nur für den Riechapparat. Meine eigenen Resultate statt der von P. R. y Cajal werden nur deshalb ausführlich mitgeteilt werden, weil sie zum Gesamtbilde, das zu zeichnen beabsichtigt ist, unerläfslich sind.

S. Ramon y Cajal¹ hat bald nachher gleiche Ansichten über die Hirnrinde der Eidechse veröffentlicht. Das prinzipiell wichtigste aus den Arbeiten der beiden Brüder ist der von S. Ramon mit grofser Präcision erläuterte Satz, dafs die Reptilienrinde schon in nuce die gleichen Elemente enthält, wie die Rinde der Säuger, nur einfacher, spärlicher, übersichtlicher. Das Schema ist das Folgende: In eine periphere Zone, deren Tangentialfasern noch aus Zellen der Rinde stammen, tauchen die Ausläufer der Pyramidendendriten. Die Axencylinder dieser letzteren ziehen als Marklager dahin. In diese Rinde treten aus dem Balken und aus anderen Gegenden kommend Fasern ein, die sich aufzweigen.

Zweckmäfsig reiht sich hier schon die Anzeige einer weiteren wichtigen Arbeit von Pedro Ramon y Cajal² aus dem Jahre 1894 an. Wieder mit der Silbermethode arbeitend, hat dieser verdiente Forscher diesmal erkannt, dafs der Bau der Rinde ein verschiedener ist, je nachdem man die medial-dorsale Platte — Ammonsrinde mihi — oder die laterale oder die lateroventrale Platte untersucht. Am genauesten wird die Ammonsrinde beschrieben, das gleiche Gebiet, dem meine Darstellung im ersten Hefte dieser Beiträge gewidmet ist. Ganz die gleichen Schichten werden auch unterschieden, aber die verbesserte Methode gestattet nun über die Zellen sehr viel mehr auszusagen. Von aufsen nach innen gehend, kann man unterscheiden:

1. Zona molecularis. Enthält zahlreiche feine Tangentialfasern, deren feines Flechtwerk zum guten Teil aus den dort liegenden quer gestellten S. Ramon y Cajalschen Zellen stammt. Dazu kommen noch Fasern aus Collateralen der weifsen Substanz und solche, die aus der Balkenfaserung aufsteigen. In das Ganze tauchen die Dendriten der tiefer liegenden Zellen ein.

¹ S. Ramon y Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervoso. Barcelona 1891.

² Pedro Ramon y Cajal, Investigaciones micrograficas en el Encephalo de los Batracos y Reptiles. Zaragoza 1894.

2. Stratum cellulare, Pyramidenschicht mihi. Hier werden fünf verschiedene Zellformen, spindelförmige, große und kleine Pyramiden, birnförmige etc. beschrieben, denen allen gemeinsam ist, daß die Dendriten sich peripherwärts begeben, während der Axencylinder, soweit er nachweisbar war, ventrikelwärts zieht, um — meist nach Abgabe einiger Collateralen — die Markschiicht zu bilden.

3. Zona molecularis inferior und

4. Stratum cellulare profundum bilden Teile meiner inneren Neuroglia-schiicht und enthielten die zum Marklager herabziehenden Axencylinder, resp. die von daher zur Molecularschiicht strebenden Fasern, außerdem einige unregelmäßig spindelförmige Körper, deren Dendriten etwa in der Richtung der Ventrikelgrenze horizontal dahinlaufen, während der Verlauf des Axencylinders unsicher blieb. Darunter liegt dann

5. Die Zone der weissen Substanz.

Ein guter Teil der Axencylinder aus den Pyramiden der Ammoustrinde gelangt in das „sagittale Mark“. Dies zieht an der Innenfläche des Gehirns dahin, wie ich es früher beschrieben habe, und nimmt noch aus dem caudalen Hemisphärengebiete Fasern auf, die dorsal vom Balken ihm zuziehen. Im Balken selbst werden Kreuzungs- und Commissurenfasern unterschieden. Das Commissurensystem ventral vom Balken, das zum Teil dem Fornix, zum Teil der Commissura ant. angehört, wird von Cajal sehr schön abgebildet, aber nicht genauer beschrieben, so daß nicht sicher ist, wie weit er da klar geworden ist. Besonders wichtig erscheint mir seine ausdrückliche Angabe, daß Fasern aus der Commissura anterior beide Kugelkerne verbinden (s. o. Köppen).

Ich gebe nebenan zur Erläuterung des Gesagten eine Copie nach einer größeren Kombinationszeichnung des Verfassers und übertrage die dazu gehörige Erklärung. Aus ihr erhellt klar, wie viel weiter er gekommen ist, als alle seine Vorgänger. Auch zum Vergleich mit den Anschauungen, welche weiter unten als die meinen mitgeteilt werden sollen, wird die Figur 1 nützlich sein.

Auch in einer Arbeit von Herrick finden sich einige einschlägige — allerdings von unvollständigen Imprägnationen stammende — Angaben über die Hirnrinde der Schildkröte.

Die Reptilienrinde ist dann noch von Botazzi,¹ von Maracino² und von

¹ Botazzi, Fil., *Intorno alla corteccia cerebrale. Ricerche del Laboratorio d'Anatomia normale di Roma.* Vol. 3, Fasc. 3.

² Maracino, Arborio, *Contributo all' Histologia comparata della corteccia cerebrale. Giornale dell' Associazione dei Medici et Naturalisti.* Anno IV.

Milia¹ bearbeitet worden. Die Untersuchungen der beiden ersten Autoren führen, weil an kleinem Material mit ungenügenden Methoden ausgeführt, nicht über das bereits Bekannte hinaus. Die schönen und gewissenhaften Untersuchungen Botazzis beschäftigen sich,

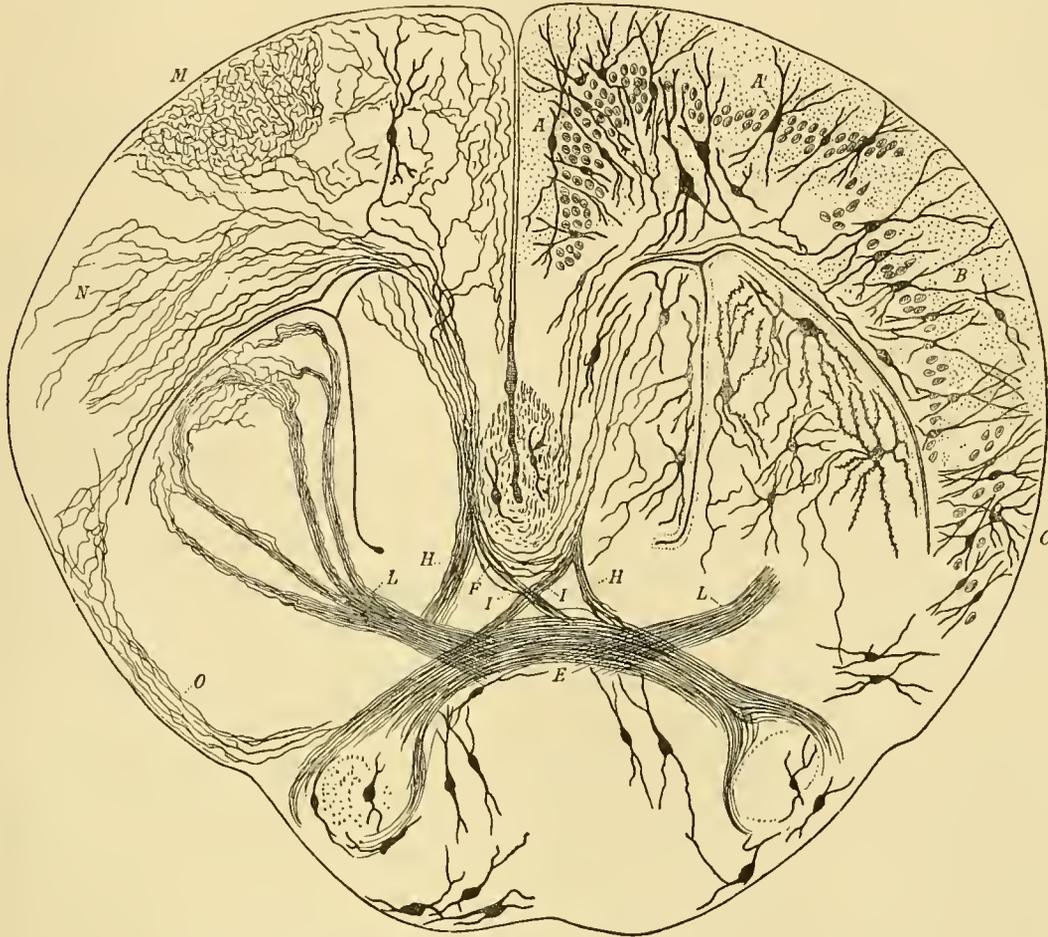


Fig. 1. Frontalschnitt durch die Hemisphären einer Eidechse nach P. Ramon y Cajal.

A Innere, *B* mittlere, *C* äußere Rindenplatte. *E* Tractus inferior oder Commissura im engeren Sinne, der seitlich in den Hirnschenkeln endet. *F* Verbindungsfasern des Corpus callosum. *H* Absteigende, ungekreuzte Fasern aus dem Corpus callosum hervortretend. *I* Gekreuzte Fasern. *L* Faserbündel, das sich im Nucleus sphaericus aufteilt. *M* Plexus aus Balkenfaseren gebildet, der in der gebogenen Region der inneren Rindenplatte sich aufteilt. *N* Mehr lateral aufgezwigte Balkenfaseren für die laterale Rindenplatte. *O* Fasern der Rinde, welche mit der Commissura anterior in Verbindung stehen. Unter den Pedunculis findet man noch große, mehr peripher liegende Zellen.

¹ Raff. di Milia, Contributo alla conoscenza istologica dell' asse cerebro-spinale dei Pesci e Rettili. Boll. d. Soc. di Napoli SerI. Vol. VII. An. VII. 1893.

aufser mit der Zellanordnung in der Rinde, wo nichts wesentlich neues beigebracht wird noch besonders mit den intracortikalen Fasern und dem Stabkranze. Tangentiale, intermediäre und interradianale Fasern werden in der Rindenplatte unterschieden. Den Stabkranz fand B. überall, aufser bei den Schildkröten, wo er ihm, weil er da nicht markhaltig ist, entging. Als Fasciculus cortico medialis beschreibt er das Scheidewandbündel, von dem er angeibt, daß seine Fasern, die er vom Fornix scharf trennt, vorn an der Hirnbasis in die Horizontale umbiegen. Man wird später sehen, daß er hier die mediale Riechstrahlung und das Scheidewandbündel je zum Teil richtig beschreibt, ohne beide zu trennen.

Wie man sieht, hatten sich alle diese Arbeiter sehr wenig nur mit der Faserung im Vorderhirn beschäftigt, offenbar weil sie zumeist nur mit einer Methode vorangingen, die nicht ausreicht, diese zu entwirren. So kam denn 1892 die Arbeit von A. Meyer¹ sehr erwünscht, welche endlich gründlich an die Auflösung der zahlreichen im Vorderhirn nachweisbaren Faserzüge zu gehen versuchte. Meyer hat mittels Markscheidenfärbung das Gehirn einiger größerer Reptilien untersucht, er giebt speziell eine Beschreibung des Vorderhirns von *Caltopeltis*. In vortrefflicher Beobachtung und kritischer Verwertung des Gesehenen, in vorsichtiger Erwägung der Homologisierung und in Ausnützung des Materials ist die Meyersche Arbeit geradezu als ein Muster für vergleichend anatomische Studien auf dem Gebiete der Hirnanatomie zu bezeichnen.

Sie bringt zunächst eine gute Beschreibung der äußeren Form der einzelnen Typen. Innerhalb der Reptilientypen finden sich nicht unbeträchtliche Differenzen am Vorderhirne, namentlich das Schildkrötengehirn ist in einigen Beziehungen das relativ wenigst differenzierte. Das Vorderhirn wird eingeteilt in Mantel und Kern. Für den ersteren bringt Meyer wesentlich nur Bestätigung des Bekannten; um so wichtiger sind seine Angaben über den „Kern“. Unter diesem Namen faßt er das ganze basale Hirngebiet und den Stammlappen zusammen. Im Stammganglion wird aufser dem Nucleus sphaericus abgetrennt: ein laterales und ein mediales Ganglion, nur das letztere Einstrahlungsgebiet des basalen Vorderhirnbündels. Im Nucleus sphaericus endet ein Zug aus der Riechstrahlung.

Die Hemisphaeren-Innenwand wird nicht allein von der Mantelzone gebildet. Man kann vielmehr erkennen, daß sich direkt im Anschluß an die beiden oben erwähnten Ganglien auf sie eine diesen ähnliche Formation fortsetzt, allerdings nur im basalen Abschnitte. Man kann da hintereinander ein frontales und ein caudales Ganglion der Basis unterscheiden. Erst

¹ A. d. Meyer, Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Ztschrft. f. wiss. Zoologie. Bd. LV. 1892.

dorsal von diesen liegt das Septum pellucidum, wesentlich im caudalen Hemisphärengebiete nachweisbar. Eine seichte Furehe trennt es von der rindenbedeckten Mantelzone. Diese Furehe wird einer Furehe bei Säugern homologisiert, welche den Randbogen in einen äußeren dorsalen und einen inneren ventralen teilt. In ihr läge der Ort, wo bei Säugern die Balkenfaser durchbrechen. Was ventral von ihr liegt, ist Septum und Fornix, was dorsal liegt entspräche dann wohl, wenn ich Meyer recht verstehe, dem Gyrus limbicus und dem Cornu Ammonis der Säuger.

Mir scheint, daß hier Meyer völlig richtig einteilt und daß er durch Festlegung der Beziehungen der einzelnen Teile zu der Furehe — Fissura sagittalis septi wird sie unten genannt werden — sich ein sehr großes Verdienst um die Homologisierung der einzelnen Teile des Reptiliengehirnes erworben hat.

Daß im Stammlappen verschiedene Ganglienansammlungen abgechieden werden können, das hat auch Herrick angegeben, er hat sie aber so ungenügend beschrieben, daß ein Vergleich mit Meyers Angaben sehr erschwert wird.

Auch über die Faserzüge hat Meyers vieles ermittelt. Aus dem Bulbus olf. stammt die Riechfaserung. Sie zieht rückwärts über die Spitze des Vorderhirnes weg und teilt sich dabei in mehrere Bündel. Das mächtigste begiebt sich lateral, tritt unter die Rinde und gelangt schließlich in den Nucleus sphaericus, kleinere Anteile verlieren sich dorsal und mediobasal in den vordersten Mantel- resp. Kerngebieten. Aus dem letzteren Anteil werden Fasern beschrieben, die weiter rückwärts zur Rinde hinauf ziehen.

Aus der Rinde ziehen an der medialen Mantelseite zahlreiche Fasern herab zur Hirnbasis, wo sie sich gekreuzt und umgekreuzt an die mediale Seite des basalen Vorderhirnbündels anlegen: Projektionsfasern des Mantels. Sie sollen bis in das Tuber cinereum zu verfolgen sein. Nur ein kleiner Teil gerät an die mediale Seite des Ganglion habenulae. Dieser, welcher zwischen Commissurensystem und Foramen Monroi dahinzieht, ist identisch mit dem, was ich nachher als Tr. cortico-habenularis bezeichnen werde. In die Taenia thalami gehen, was Meyer hier zum erstenmale feststellt, Fasern aus drei Bündeln ein, solche von der medialen Hirnbasis, von der lateralen Basis und solche, die dorsal vom B. V. Bdl. zuerst bemerkt werden.

Sehr genau sind die Verbindungen der Hemisphären unter sich bearbeitet. Die Commissura anterior entspringt als laterales Bündel aus dem vordersten Mantelgebiete, zieht rückwärts und wendet sich in der Schlußplatte kreuzend als mediales Bündel in die mediale Rinde, welche dem Ventrikel am nächsten liegt. Chiasma partis olf. Co. ant.

Ein Balken oder eine Commissura fornicis wurde bei der Natter nicht gefunden. Was man bei den Reptilien als solches bezeichnet, gehört nach Meyer, weil in der Schlufsplatte verlaufend, anderen Systemen an. Echte Commissuren kommen im Mantel nicht vor; dagegen werden Fasern beschrieben, die dorsal von der Commissura anterior aus dem Mantel durch die Schlufsplatte hinübertreten und sich dem basalen Vorderhirnbündel medial anlegen. Sie werden dem Fornix homologisiert.

Bei den Sauriern hat Meyer die von Rabl-Rückhardt und dann von mir beschriebene kaudale Mantelkommissur, welche er bei den anderen Reptilien vermifste, aufgefunden. Honegger¹ hatte sie nicht, wie wir, als Fornixkommissur deuten wollen, ihr vielmehr den Namen Commissurenbündel der Taenia semicircularis gegeben. Meyer macht dagegen gerechte Einwendungen, ohne sich aber zu einer festen Homologisierung entschließen zu können.

Mit dem Commissurensystem beschäftigte sich dann noch eingehender Rabl-Rückhardt² in einer Arbeit über das Riesenschlangengehirn. Er hat auch bei der Python die Commissura anterior in zwei Teile getrennt gesehen, den Riechanteil und den zum Stammhirn gehenden. Darüber hin verläuft die Commissura pallii — Osborns Balken. Aber gekreuzt ziehen aus der letzteren Fasern in die vordere Commissur herab. Diese gekreuzten Fasern hatte Köppen bei der Eidechse als Fornixstiel bezeichnet und auch Osborn hatte schon für sie die Bezeichnung Fornix gewählt. Alle Fasern, welche in die Spalte am medialen Mantelrand eintreten, sollen zum Balken gehen.

Den basalen Abschnitt der medialen Wand, also den nicht von Rinde überzogenen, will Rabl-Rückhardt als Ammonsfalte bezeichnen. Es ist derselbe, den Meyer als Septum pellucidum und mediales Stänganglion bezeichnet. In meiner früheren Veröffentlichung war er nicht benannt. Wenn Rabl-Rückhardt und andere meine Bezeichnung „Fornixleiste“ auf das Gebiet beziehen, so liegt hier ein mir unerklärlicher Irrthum vor. Als Fornixleiste habe ich nur das Gebiet bezeichnet, welches dicht unter dem Balken als dünne Markleiste auftritt und in der That der Fimbria nach Lage und Verhalten zum Fornix völlig entspricht. Rabl-Rückhardt giebt Meyer völlig zu, daß die von ihm früher Commissura fornicis genannte und nun mit Meyer als Commissura pallii posterior bezeichnete Commissur bei

¹ J. Honegger, Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Fornix. Revue zoolog. suisse. T. V. 1890.

² H. Rabl-Rückhardt, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Ztschrift. f. wiss. Zoologie. Bd. LVIII.

Sauriern allein vorkomme. Er hat sie bis jetzt gefunden bei *Lacerta*, *Psammosaurus*, *Iguana*, *Podinema*, *Chamaeleo*, sie aber bei Krokodiliern, Ophidiern und Cheloniern vermisst.

Herrick¹ will die Verbindungsfasern von Hemisphäre zu Hemisphäre, welche dorsal von der Commissura anterior liegen, gleich Osborn als *Corpus callosum* bezeichnen. Dabei läßt er es völlig dahingestellt, ob die verbundenen Teile dem Hirngebiete homolog sind, welches bei Säugern durch den Balken verbunden wird. Es entgeht ihm allein dadurch völlig die Möglichkeit einer Scheidung von *Callosum* und *Psalterium*.

Schließlich sei noch über einiges den Fornix Betreffende berichtet. Aus einigen Figurenbezeichnungen in Herricks Arbeiten schien mir hervorzugehen, daß dieser Autor den Fornix besser kenne, als es seine Beschreibungen vermuten lassen. Denn nirgendwo giebt er eine präcise Beschreibung des in Rede stehenden Bündels. Ich schrieb deshalb an ihn und erhielt von ihm einen freundlichen Hinweis auf die verschiedenen Abbildungen, aus denen hervorgehe, daß er den Ursprung einer Fornixfaserung im medialen Rindengebiete, namentlich der occipitalen Region kenne, daß er auch nicht zweifle, daß diese Faserung durch den Thalamus zu seinem „*Nidulus thalami inferius*“ hinabziehe, das er ausdrücklich den *Mamillaria* homologisiert, allerdings mit der beeinträchtigenden Angabe, daß er keinen aus dem Thalamus dahin, gleich dem *Viq. d'Azyrbündel*, hinabziehenden Zug gefunden habe. Die Commissur des Fornix ventral vom Balken hat er, wie auch oben erwähnt wurde, wiederholt gesehen und so bezeichnet.

Zur Zeit, als meine ersten Mitteilungen über das Vorderhirn erschienen, war über den Riechapparat bei den Reptilien so gut wie Nichts bekannt. Das hat sich nun geändert. Gerade hier setzen einige Arbeiter ein, wie schon aus den obigen Referaten hervorgeht. Aber es zeigt sich, daß Mangels der Benutzung ganz ausreichenden Materials bisher nur Bruchstücke des Ganzen gesehen worden sind und daß es nicht gelingt, nach dem, was die Litteratur bringt, ein klares Bild von diesem wichtigsten Apparate des ganzen Reptilienvorderhirnes zu erlangen.

Daß vor dem *Lobus olfactorius* ein *Bulbus* liegt und daß anscheinend aus diesem sich eine mächtige markhaltige Riechfaserung entwickelt, die rückwärts zieht, wird allgemein angegeben und es hat außer Meyer, dessen Angaben man oben findet, namentlich Herrick

¹ C. L. Herrick, *Topography and Histology of the brain of certain Reptiles*. *The Journal of comparative Morphology*. Vol. 1, 1891, S. 14 und Bd. III, S. 77 und 119, 1893.

sich sehr bemüht, die Schwierigkeiten zu lösen. Die Angaben über den Endpunkt der Riechnervenwurzeln, wie man die Riechstrahlungen nannte, variieren sehr; Endigungen in der Rinde, im Nucleus sphaericus werden von Meyer und von Herrick beschrieben, ja der letztere will gar erkannt haben, daß Riechnervenwurzeln in die Taenia thalami übergehen.

Den Ausgangspunkt für die Möglichkeit eines besseren Verständnisses der Riechapparate bildet die schöne Entdeckung von S. Ramon y Cajal über den wahren Ursprung der Fila olfactoria. Er hat 1890 gezeigt, daß diese Riechnervenfasern aus Epithelien der Nasenhöhle stammen, daß sie durch das Siebbein treten und dann an der Ventralfläche des Bulbus angekommen sich zu feinen Pinseln aufsplintern, denen lange Dendriten aus Bulbuszellen entgegenkommen. Die Verflechtung der beiden Pinsel bildet zusammen das, was man früher den Glomerulus olfactorius nannte. P. Ramon¹ hat dann diese an Säugern gefundenen Verhältnisse für die Reptilien nachgewiesen und ganz neuerdings hat Löwenthal² seine Angaben voll bestätigt.

Eine Arbeit des Verfassers: „Über Riechapparat und Ammonsborn“, Anatomischer Anzeiger 1893, die speziell von den bei Reptilien erkannten Verhältnissen ausgeht und die zentrale Riechbahn da schildert, wird hier nicht ausführlicher referiert, weil ihre Resultate und die bessere Erkenntnis, welche in manchem da mitgeteilten mir inzwischen gekommen ist, nachher ausführlicher, als es damals 1893 geschah, mitgeteilt werden sollen.

In dieser Arbeit wird der Nachweis erbracht, daß die laterale Riechstrahlung bei den Schildkröten direkt bis in die Hirnrinde verfolgt werden kann und da kein anderer Zug dahin nachweisbar ist, geschlossen, daß die primäre Rinde Riechrinde sei. Leider wird nicht scharf genug unterschieden zwischen Riechlappen, Riechfeld und Ammonsrinde und wird der Irrtum begangen, die ganze Riechrinde einfach als Ammonsrinde zu bezeichnen. So kommt es, daß die Stelle, wo die Riechstrahlung in die Rinde tritt — ein laterales Gebiet —, direkt als Ammonsrinde bezeichnet wird, während ich selbst doch früher — wie ich jetzt sehe, mit vollem Rechte — nur das mediale Rindengebiet Ammonsrinde genannt habe. Was ich also in der hier angezeigten Arbeit als Ammonsgebiet lateral bezeichnet habe, gehört nur

¹ P. Ramon y Cajal, El Encephalo de los Reptiles. Barcelona 1891.

² N. Löwenthal, Contribution à l'étude du Lobe olfactif des Reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie. T. XXX. 1894.

zum Teil dem Ammonshorn an. Weitere Studien ermöglichen es mir, den gemachten Irrtum zurückziehen zu können.

Diese Arbeit hat dann Herrick zu einer im Ganzen zustimmenden Kritik veranlaßt, aber auch er ist offenbar schwankend über das, was man nun Ammonsrinde nennen soll. Speziell der Nucleus sphaericus, jenes von mir zuerst bei Eidechsen beschriebene, dorsal vom Stammlappen liegende Gebiet, das nach Meyers Funden eine direkte Bahn aus dem Riechlappen aufnimmt, macht ihm langdiskutierte Bedenken. Seine Form und der Umstand, daß der gleiche Riechzug bei Schildkröten in laterale Rinde tritt, machen es ja verlockend, ihm als eingestülpte Rinde anzusehen und gerade für diese Übergangsformen bringt Herrick auch einige Beispiele.

In einer speziell dem Ammonshorn gewidmeten Studie betont Herrick¹, daß er gerade die Rinde im medialen Gebiete des Occipitallappens bisher als Ammonsrinde angesehen habe, und nicht die im Basooccipitallappen, welche mehr dem Lobus pyriformis entspreche. Dennoch neigt er an anderen Stellen wieder mehr zu der von mir irrtümlich gemachten Annahme.

Die Radix lateralis olf. tritt nach Herrick bei den meisten Reptilien in eine flache Furche an der Aussenseite, ehe sie sich in die Tiefe der Rinde senkt. Nur bei den Eidechsen gerät sie schon rasch unter die Rinde selbst und endet im Nucleus sphaericus. (Diese Furche entspricht aber nicht, wie ich meinte, der Ammonsfurche. Die Ammonsregion ist weder bei den höheren Vertebraten, noch bei den Reptilien direkt mit der lateralen Riechbahn verknüpft *E*).

Bei Alligator fehlt der Nucleus sphaericus: das Tier besitzt einen mächtigen Occipitobasal lobe, der in das Hinterhorn des Ventrikels ragen soll. Seine Rinde geht direkt in das occipitale Rindengebiet über, das Herrick hier Hippocampus nennt.

Die äußeren Formverhältnisse des Bulbus und Lobus olfactorius bei Reptilien der verschiedensten Klassen werden von Herrick,² eingehend beschrieben, das langgestreckte Aussehen der Lobi bei Alligator, das Wiedersheim und Rabl-Rückhardt zum Irrtum verleitet haben soll, daß dieses Tier einen langen Nervus olfactorius habe, die Fossa olfactoria, eine flache Aushöhlung an der Innenseite der Bulbi olf., welche die hier zu den Glomerulis tretenden Riechnervenfasern aufnimmt, die Ausdehnung des Ventrikels und manches

¹ C. L. Herrick, The Hippocampus in Reptilia. The Journal of comparative Morphology. 1891. Bd. III. S. 56.

² Derselbe, Topography and Histology of the brain of certain Reptiles. Ibidem. Vol. 1, 1891, S. 14 und Bd. III, S. 77 und 119.

Andere. Bei Schlangen entwickelt sich aus dem Bulbus — ich gebrauche hier die gebräuchliche Nomenclatur und nicht die von Herrick, schon weil die Nomenclaturkommission diese acceptiert hat und es gut ist, nicht ohne Bedürfniss neue Namen einzuführen — medial und lateral die „Radix lateralis olf.“, die rückwärts ziehend bald von Rinde bedeckt wird. An der medialen Seite sieht man einige Fasern in das basale Hirngebiet — postrhinal lobe — ziehen, wo sie in dichten Zellmassen aufgehen. Ebendahin kann man die Commissura olf. verfolgen. Der Bulbus olf. bei den Schildkröten ist gleichmäfsig oval und besitzt keine Fossa olf. Die aus ihm stammende Riechfaserung wird, wie es auch in meiner oben zitierten Arbeit geschehen ist, in die laterale Rinde verfolgt und Herrick homologisiert das Gebiet, wo sie endet, wie ich es auch that, mit dem Nucleus sphaericus der Eidechsen. Dieser Kern fehlt ja den Schildkröten.

2. Methodik, Material.

Bemerkungen zur Markscheidenbildung.

Da es mir bei der neuen Untersuchung des Reptiliengehirns auf eine möglichst grofse Sicherheit der zu ziehenden Schlüsse ankam, und es sich herausstellte, dafs einzelne Anordnungen bei verschiedenen Tieren verschieden gut erkennbar waren, und da auch von den meisten bisherigen Untersuchern die Verhältnisse nur für die eine oder andere Art sicherer, vielfach aber doch gewissermassen zögernd, unsicherer geschildert worden sind, habe ich mich bemüht, ein so grofses Tiermaterial, als es immer möglich war, zu erwerben und durchzuarbeiten, auch alle heute zugänglichen Methoden anzuwenden. Ich mufs an dieser Stelle den Herren Prof. Böttcher, dem bekannten Reptilienforscher, dem Direktor des zoologischen Gartens, Dr. Seitz, hier und Prof. Froriep in Tübingen ganz besonders für freundliche Unterstützung bei Beschaffung des z. T. seltenen Materials danken.

Neben den eigentlichen Schneide- und Färbemethoden kamen die Wachsrekonstruktion nach Born und die Untersuchung embryonaler Tiere wieder mit Vorteil in Anwendung. Dagegen hat sich die eifrig betriebene Untersuchung solcher Tiere, denen längere Zeit vorher Hirnteile weggenommen waren, wieder nicht als sehr fruchtbar erwiesen. Bei den Reptilien glückt es gar zu selten, deutliche Degenerationsbilder von Nervenfasern zu bekommen, mag man die Marchi'sche oder die Weigert'sche Methode anwenden.

Aufzählung der untersuchten Arten.

1. *Anguis fragilis*. a) Neugeboren: 4 Serien Weigertfärbung und 3 Serien Golgimethode.
b) Ausgewachsen: 3 Serien Weigert- und 5 Serien Golgimethode.
- 2.—4. *Lacerta agilis, viridis* und *vivipara*. Reif, fötal und ganz jung, ca. 30 Exemplare, z. T. nach Weigert, zum größeren nach Golgi, 3 nach der Nisslschen Zellfärbemethode und 2 mit Carmin resp. Hämatoxylin behandelt.
5. *Lacerta ocellata*. 2 Exemplare, sehr große, über einen Fuß lange Tiere, von denen eine Sagittal- und eine Horizontalschnittserie hergestellt und nach Weigert gefärbt wurde.
6. *Phrynosoma cornutum*. Frontalserie, nach Weigert gefärbt.
7. Agamen. 2 Exemplare. Ein Exemplar nach Nissl zur Zellfärbung, ein zweites zur Injektion der Blutgefäße benutzt.
8. *Varanus griseus*. 3 große Exemplare, in den drei Hauptrichtungen geschnitten, Markscheidenfärbung.
9. *Crocodylus africanus*. Sehr großes Gehirn. Nicht geschnitten, sondern nur zur Festlegung der äußeren Formverhältnisse benutzt.
10. *Alligator lucius*. 1 Exemplar von wohl 75 cm Länge und 3 kleinere, von denen ich nur die Köpfe — durch die Güte von Prof. Osborn — erhalten habe. Ich schätze die Länge auf ca. 20 cm.
11. *Emys lutaria*. Zehn 3—10 cm lange Exemplare, zum Teil nach lang vorhergegangener absichtlich gesetzter Hirnverstümmelung untersucht. Weigert- und Golgimethode. 1 Exemplar Osmium-Markscheidenmethode (Bellonci).
12. *Testudo graeca*. 3 Exemplare. Weigertmethode.
13. *Chelone midas*. 4 sehr große Exemplare, alle mit Weigertmethode gefärbt.
14. Python-Art? 3 Exemplare, doch nur bei 2 complete Serie, das dritte war für die Markscheidenfärbung, die versucht wurde, zu schlecht konserviert, die beiden anderen — aus dem hiesigen Zoologischen Garten — waren trefflich frisch.
15. *Tropidonatus natrix*. 4 Exemplare, erw. in allen Richtungen. 1 junges nach Golgi.
16. *Vipera berus*. 1 Exemplar. Sagittalserie.
17. *Coronella laevis*. 2 erwachsen, 2 fötal.

Alle Schlangen nur nach der Markscheidenmethode behandelt.

Die zahlreichen (ca. 90) Serien, welche, wie man sieht, von all diesen Tieren angefertigt wurden, entsprechen Schnittrichtungen in den mannichfachsten Axen. Ich empfehle aber jedem, der sich orientieren will, zunächst einmal an gut eingebetteten Gehirnen Sagittalschnitte zu machen.

Es ist also hier ein viel größeres Material zur Untersuchung gekommen, als bei den früheren Arbeiten. Dadurch wurde die Möglichkeit erreicht, den Bau des Reptiliengehirns als Ganzes zu schildern, unabhängig von etwaigen kleinen durch die Art bedingten Differenzen.

Was im Folgenden mitgeteilt wird, gilt, soweit nicht speziell anders angegeben wird, für die ganze Reihe. Dennoch soll gleich hier Eingangs angezeigt sein, daß nicht jede Art gleich eingehend durchgearbeitet ist, daß also weitere Untersuchungen doch hier und da noch Abweichungen von dem Gesamtbilde ergeben mögen. Das liegt an der Art, wie diese Arbeit entstanden ist. In den ersten Jahren hat mir nämlich nur Material von unseren kleinen einheimischen Reptilien zur Verfügung gestanden. An diesem habe ich ziemlich das Meiste ermittelt, was ich weiß. Nun sind mir aber in den letzten Jahren erst die Köpfe der großen ausländischen Arten zugegangen. Diese wurden nun auch geschnitten, aber nur zur Nachprüfung der an den kleineren Tieren erkannten Verhältnisse benutzt, wobei natürlich sehr darauf geachtet wurde, ob nicht etwa neue, dort nicht vorhandene Dinge sich auffinden ließen. Speziell in dem Abschnitte, der vom Zwischenhirn handelt, wird man die an so großen Tieren gewonnene Einsicht mitgeteilt finden. Das Vorderhirn, über das meine Arbeit fast abgeschlossen vorlag, ist nur revidiert worden.

Die verwendete Technik ist eine so allgemein bekannte, daß sie hier zu besonderen Bemerkungen nicht mehr Anlaß giebt. Es sei nur noch erwähnt, daß von den meisten Tieren mindestens ein Exemplar nach Entkalkung des Schädels geschnitten wurde, alle übrigen Gehirne wurden erst nach Herausnahme aus dem Schädel untersucht. Diese letztere Prozedur kostet, wenigstens bei den großen Schlangen, jedesmal einige Instrumente, die an dem zahnhaften Schädel wie Glas abbrechen. Alle neugeborenen Reptilien mag man, sei es, daß man Golgi- oder daß man Markscheidenfärbung wünscht, nur einfach ohne Öffnung des Schädels in die konservierenden Mischungen einlegen. In der letzten Zeit habe ich, auf den Vorschlag von Dr. F. Blum hin, das Formol (von der 40% Formaldehydlösung, welche unter diesem Namen in den Handel kommt, 1 Teil auf 10 Teile Wasser) versucht und in demselben ein vortreffliches Mittel erkannt, das rasch härtet. Die so konservierten Gehirne sind kaum geschrumpft. Sie können sofort zur Zellfärbung mit Anilinfarben oder zur Markscheidenfärbung

werden. Es ist in letzter Zeit die Angabe mehrfach gemacht worden, dafs man durch Nachbehandlung der Formolstücke mit Müllerscher Flüssigkeit diese Stücke zur Markscheidenfärbung verwenden könne. Aber die Resultate sind, soweit ich sie nachprüfte, doch recht mangelhafte gewesen. Vortreffliche, immer gut durchgebeizte Stücke aber erhält man, wenn man nach einem neuen Verfahren von C. Weigert vorgeht. Die Gehirne kommen 3—4 Tage in Formol — sie können auch Monate lang da bleiben — dann werden sie etwas abgewaschen und eingelegt in Weigertsche Flüssigkeit: Kali bichromicum 5,0, Alumen chromicum 2,0, Aqua ad 100,0. Da bleiben sie — in der Kühle — 5 Tage etwa. Das reicht zu völligem Eindringen der Chromsalze aus. Dann Alkohol, Einbetten, Kupfern nach bekannten Vorschriften, Schneiden. Von der Tötung des Tieres bis zum Erhalten eines schnittfertigen Präparates vergehen etwa 10 Tage. Früher brauchte ich schon für eine kleine Eidechse an 4 Wochen, für gröfsere Tiere noch mehr, weil die Chromfixierung, welche für eine wirklich gute Markscheidenfärbung unerläfslich ist, sich so langsam vollzieht.

Entkalkt habe ich — nach voraufgegangener Härtung — in 10% Salpetersäure oder in Trichloressigsäure. Die letztere wirkt rasch, macht aber böse Schrumpfungen, selbst an vorher gut erhärtetem Material.

Sehr gute Dienste hat mir zur Feststellung der äufseren Formverhältnisse das Bornsche Plattenmodellierverfahren geleistet. Ich besitze die Rekonstruktion eines Eidechsengehirns in 1:20 und diejenige eines Blindschleichengehirnes in 1:30 Vergröfserung.

Wir besitzen noch kein Verfahren, das mit Sicherheit die Verfolgung von Nervenbahnen gestattet, deren Fasern marklos sind. Nun kommen aber gerade im Gehirne niederer Tiere sehr viele solche Züge vor. Dieser Umstand erschwerte bisher nicht wenig die Aufklärung. Glücklicherweise erlangt man durch das Golgiverfahren zuweilen prachtvolle Bilder von völlig durchgeschwärzten Axencylinderbündeln. Durch Kombinierung einer recht grofsen Anzahl solcher Präparate kann man über die marklosen Züge viel Aufklärung bekommen. Mit Ausnahme des basalen Vorderhirnbündels enthält wahrscheinlich jeder Vorderhirnzug eine Mehrzahl markloser Fasern.

Das Vorderhirn der verschiedenen Reptilien steht, soweit die Markscheidenbildung in Frage kommt, auf sehr verschiedener Höhe. Wohl die meiste Masse der Markfasern besitzen die Schlangen und es ist kein Zufall, dafs Meyer, der die Reptilien der verschiedensten Klassen untersucht hat, gerade am Nattergehirn über viele Punkte erst Klarheit gewonnen hat. Eine ganze Anzahl Züge, welche bei den Schlangen reich und stark entwickelt sind, sind bei den Schildkröten nur durch marklose Bündel dargestellt; bei den Eidechsen und

Krokodilen liegt, wie die spätere Schilderung zeigen wird, ein Grad der Ausbildung vor, welcher etwa zwischen den beiden erstgenannten steht.

Aber mein Material war nicht ganz ausreichend, um eine wichtige Frage zu lösen, die nämlich nach der Entwicklung der Markscheiden bei einem und demselben Tiere. Es müßte jemand, der hier Sicheres bringen wollte, eine richtige Zucht anlegen. Ich habe das für unsere Blindschleiche versucht, bin aber an der Schwierigkeit, die Jungen zu füttern, gescheitert. Innerhalb einer Stadt läßt sich das Kleinfutter, dessen sie bedürfen, nicht aufbringen.

Die Frage ist deshalb so wichtig, weil ich allmählich den Eindruck gewonnen habe, daß die gleiche Bahn bei dem gleichen Tiere einmal sehr reich, ein andermal arm an Markfasern sein kann, namentlich aber auch finde, daß bei sehr nahe verwandten Tieren, *Lacerta viridis* z. B. und *Lacerta ocellata*, die gröfsere Art an gleicher Stelle verhältnismäfsig sehr viel mehr Markscheiden hat, als die kleinere. Das muß nachgeprüft werden von einem Beobachter, der unter günstigeren Verhältnissen arbeitet, deshalb, weil Alles darauf hinweist, daß die Umhüllung einer Bahn mit Markscheiden ein Höheres, Vollkommneres ist, daß hier ein Fortschritt vorliegt, der andere Funktionen ermöglicht. Als gutes Vergleichsobjekt empfehle ich die *Commissura pallii anterior*, die bei den allermeisten kleinen Arten völlig marklos ist, aber bei den gröfsen Tieren, mit Ausnahme der Schildkröten, immer mehr oder weniger viele Markfasern führt. Außerdem die subcorticale wesentlich zum Fornixsystem in Beziehung stehende Faserung, die bei unseren kleinsten Eidechsen nur hier und da einige Markfasern enthält, während sie bei *Varanus* und *Lacerta ocellata* ein mächtiges Marklager bildet.

Wahrscheinlich eignet sich der Alligator als ein grofses langsam wachsendes Tier, von dem Exemplare aller Längen beschaffbar sind, sehr gut zu solcher Ermittlung. Die Köpfe der drei kleinen Exemplare, die ich untersuchen konnte, hatten sicher nicht alle Markscheiden fertig, darauf wiesen allerhand Übergangsbilder hin, das gröfsere Exemplar, dessen ich habhaft wurde, war aber zu schlecht für derlei Untersuchung konserviert.

3. Äussere Form.

Die Aufgabe, welche ich mir bei der Erforschung des Reptiliengehirns gestellt habe, geht dahin, möglichst alle Kerne und ihre Verbindungen zu ermitteln, damit es dermaleinst gelingen möge, von diesem niedrig stehenden und doch mit Rinde bedeckten Gehirne ein

vollständiges Bild zu gewinnen, ein Bild, das als Unterlage für die Lösung von Fragen aus der vergleichenden Psychologie verwertbar sein möchte.

Die äußere Form wird deshalb nur soweit als sie zum Verständnis des Ganzen erforderlich ist, geschildert werden. Hat sie ja doch auch in den Arbeiten Herricks, Meyers und besonders auch Rabl-Rückhardts und in Wiedersheimers Lehrbuche genügende Berücksichtigung bereits gefunden. Auch werden die Unterschiede, welche die einzelnen Arten bieten, nicht immer angeführt werden, wenn sie nicht durch Besonderheiten des inneren Aufbaues bedingt sind. Es ist mir immer die Frage, ob etwa der Thalamus opticus rund oder viereckig sei, geringfügig erschienen, neben derjenigen, welche die Verbindungen und den Aufbau des Thalamus ermitteln möchte. Doch ist das nicht der allgemeine Standpunkt, und die Überschätzung der auf die äußeren Formverhältnisse gerichteten Studien hat wohl dazu beigetragen, daß man so lange nicht nach dem inneren Aufbau gesucht hat.

In den bisherigen Beschreibungen des Reptiliengehirns waltet eine öfter wechselnde und nach den einzelnen Autoren durchaus verschiedene Nomenclatur. Dadurch wird das Verstehen der Abhandlungen erschwert und wird die Möglichkeit von vergleichenden Studien hinausgeschoben. Die große Unsicherheit, welche bisher über die Bedeutung der meisten Teile im Reptiliengehirn geherrscht hat, verzögerte natürlich und erschwerte jede präzise Namengebung. Wenn ich in dieser monographischen Bearbeitung es wage, mit einer möglichst gleichmäßig durchgeführten Nomenclatur hervortreten, so bin ich hierzu einerseits durch das wohl allseitig anerkannte Bedürfnis gezwungen, andererseits aber auch ermutigt durch die gewonnene Einsicht in den Aufbau des zu Benennenden. Wo immer es möglich war, ist die bisherige Bezeichnung erhalten geblieben. Es handelt sich viel weniger um neue Namen, als um ganz scharfe Abscheidung der einzelnen Hirnteile durch solche Namen, die bisher in unbestimmtem oder gar wechselndem Sinne gebraucht worden sind. Das Wichtigste ist, daß für jeden Namen genau gesagt wird, welchen Teil er bezeichnet, ja daß, wenn möglich, diese Bezeichnung selbst sich im Namen ausdrückt.

Für das Säugergehirn hat vor Kurzem die Nomenclaturkommission der anatomischen Gesellschaft¹ eine wichtige Arbeit vollendet. Sie hat die Namen für die gesamten äußeren Formverhältnisse des menschlichen Gehirns festgestellt und diese Namen

¹ Wilhelm His, Die anatomische Nomenclatur. Nomina anatomica. Verzeichnis der von der Commission der anatomischen Gesellschaft festgestellten Namen. Separat aus Arch. f. Anat. und Physiologie, anat. Abteilung, 1895.

werden wohl nun — allseitig acceptiert — auf lange Zeit hin die benutzten sein. Vieles wird, das zeigt schon eine erste Überlegung, sich durch die ganze Tierreihe hindurch bequem verwenden lassen; so die Einteilung des Vorderhirns, des Thalamus etc. Den Grundsätzen, welche jene Kommission aufgestellt hat, versuche ich zu folgen. Für die meisten äußeren Formen acceptiere ich einfach ihre Namen. Bei Faserzügen wird, wo immer das möglich ist, der Anfangs- und Endpunkt in der Namengebung berücksichtigt sein. Z. B. Tractus thalamo-mamillaris für Viq. d'Azysches Bündel; aber die alten Namen sind nicht ganz ausgeschieden. Man wird demgemäß den Fornix z. B. wiederfinden, in dem allerdings ein Tractus cortico-habenularis, ein Tractus cortico-mamillaris etc. unterschieden werden.

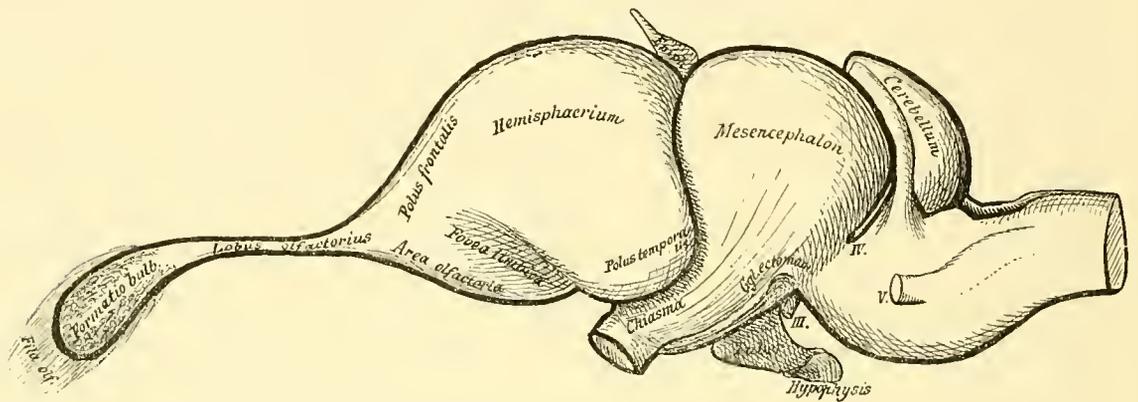


Fig. 2. Gehirn von *Varanus griseus*. ca. 6 mal vergr.

Eine Reptilienhemisphäre hat etwa die Gestalt eines Kegels mit abgerundeten Kanten oder auch einer halbierten Birne. Der Stiel der Frucht entspricht dem Lobus olfactorius, das breite Ende dem occipitalen Pole des Hirnmantels, die Schnittfläche der sagittalen Scheidewand.

Vorn basal liegt der Lobus olfactorius. Dieser keulenförmige Lappen weist innerhalb der Reihe die größten Differenzen auf. Bald sitzt er kurz und gedrungen der Vorderhirnspitze auf, bei den Schildkröten; bald stellt er einen sehr langen, dünnen Stiel nur dar, welcher sich erst am frontalen Hirnpole zum aufsitzenden Konus verbreitet, so bei Alligator und Crocodilus. Dazwischen liegen dann alle Übergangsformen. Namentlich innerhalb der Ordnung der Schuppenkriechtiere, der Squamata, begegnet man solchen Übergängen. So haben die Eidechsen und ihre nächsten Verwandten, die Agamidae und Anguidae, lange, ziemlich dicke, keulenförmige Riechlappen, aber bei *Varanus* und bei *Iguana* — letzteres

siehe die Abbildung bei Meyer — kommen dünne Riechlappen vor, welche zu denen der Krokodile überführen. Etwas kräftigere, aber immer lange und dicke Riechlappen haben auch die Schlangen. Bei ihnen ist überhaupt der Lobus olfactorius im Verhältnis zum übrigen Gehirne gröfser als bei den anderen Reptilienarten.

Das keulenförmige Aussehen wird dadurch bedingt, dafs die frontale Spitze des Riechlappens immer von der *Formatio bulbaris* überzogen ist. In diese histologisch gut abgränzbar Formation münden, aus den Epithelzellen der Nase kommend, die *Fila olfactoria*. Meist handelt es sich um sehr zahlreiche kurze Ästchen, die nach kurzem Verlauf in dem Schädelinneren hier eintreten. Nur bei den Schildkröten, wo der Lobus ganz kurz ist, sammeln sich die Riechnervenfäden zu einem langen, ein gutes Stück der Schädelhöhle durchmessenden dicken Strange, einen *Nervus olfactorius*.

Bei den Säugern bezeichnet man die als mächtige Verdickung dem Riechlappen aufsitze Formatio bulbaris als *Bulbus olfactorius*. Zu einem solchen Bulbus kommt es nun bei den Reptilien sehr selten, eigentlich nur bei den Krokodilen. Hier ist die *Formatio bulbaris* so mächtig, dafs sie allseitig über den sehr dünnen Lobus hinausragend, einen echten *Bulbus olfactorius* bildet. Die übrigen Reptilien besitzen abgegrenzte Bulbi in dem Sinne, wie das Wort bisher gebraucht worden ist, nicht.

Die Länge des Lobus olfactorius, diejenige der Riechnerven, die Entwicklung eines Bulbus über sehr langen dünnen Lobus, das alles ist offenbar nur abhängig von der Entwicklung des nasalen Abschnittes des Schädels.

Die *Formatio bulbaris* grenzt sich immer als graue Masse sehr wohl ab von dem Lobus olfactorius, weil aus ihrem caudalen Ende sich zahlreiche dicke weisse Fasern entwickeln, die *Radiatio bulbo-corticalis*, welche den Lobus überzieht und sich, soweit sie nicht in ihn eintaucht, schliesslich an seiner lateralen Seite zu einem mächtigen Zuge vereint, den man bei den gröfseren Tieren immer mit blofsem Auge, bei den kleineren aber leicht mit der Loupe erkennt. Dieser Zug der *Tractus cortico-epistriaticus* läfst sich leicht, dicht unter den oberflächlichsten Rindenschichten, zum Teil auch über ihnen belegen, rückwärts verfolgen, wo man ihn dann — *Varanus*, *Chelone* — vor dem Schläfenpol des Hemisphaerium fächerförmig aufsplittern sieht. Dieser Fächer liegt aber schon unter der Rinde im *Epistriatum* und schimmert nur eben weifs durch.

Der Lobus olfactorius geht ohne scharfe Grenze caudal und basal in die *Area olfactoria* über. Diese nimmt die ganze basale Fläche des Vorderhirns ein. Nahe dem

occipitalen Ende verdickt sie sich manchmal etwas zu einer kleinen, basal gerichteten Hervorragung, dem *Tuber taeniae*.

Die *Area olfactoria* entspricht im Wesentlichen dem *Lobus olfactorius posterior* der Säuger. Ich habe aber diesen Namen hier nicht verwendet, weil die Möglichkeit besteht, daß dieser rindenbedeckte Hirnteil dort noch andere Verbindungen und Anordnungen enthält, welche den Reptilien entweder fehlen oder so rudimentär sind, daß sie mir bisher entgingen. *Area-olfactoria* — Riechfeld — präjudiziert weniger und schließt absolute Homologisierung, welche eben noch nicht möglich ist, aus.

Das Riechfeld gehört schon zu dem *Stammlappen* des Gehirns. Ihm sitzt direkt das mächtige *Striatum* auf, von dem sich ein dorsaler Abschnitt anderen Baues als *Epistriatum* sondern läßt. Das *Epistriatum* umgreift hinten das *Striatum* dorsal und lateral.

Der Stammlappen ist von dem *Mantel* bedeckt, aber von ihm durch den Ventrikel geschieden. Aus ihm entspringt in mächtigem Pinsel die *Radiatio strio-thalamica*, das basale Vorderbündel. Wenn man ein Reptilengehirn so legt, daß die Basis nach oben schaut, so erblickt man den dicken Zug der Stammganglionfaserung, welcher durch das graue Riechfeld hindurchscheint und unter dem *Opticus* verschwindet, der jenes caudal abschließt. („Hirnschenkelfaserung“ auf der *Wiedersheimer* schen Abbildung von *Hatteria*.)

Die *Gesamtform des Hemisphaeriums* ist oben einer halbierten Birne verglichen worden. Länge und Wölbung sind nun für die einzelnen Ordnungen wechselnd und wohl zu gutem Teil von der Schädelkonfiguration beeinflusst. Denn wie verschieden auch die äußere Form ist, die Untersuchung der Schmitte hat nicht ergeben, daß etwa aus einem verlängerten Temporalpole mehr oder andere Fasern entspringen, als aus dem kaum angedeuteten Schläfenläppchen. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei den Schlangen und den Eidechsen, auch den Krokodilen, die Hemisphäre länger im Stirn- und Schläfenteil ist, als bei den Schildkröten, wo das Ganze mehr gedrungen erscheint, auch im occipitalen Pole weiter nach hinten über einen Teil des Mittelhirndaches hinweg reicht.

Man erkennt fast immer mehr oder weniger deutlich eine flache Grube, welche an der Basis des Riechlappens beginnend, rückwärts zieht und am temporalen Pole endet. Sie scheidet Riechlappen und *Area olfactoria* von dem *Pallium* und verdient deshalb den Namen *Fovea limbica*.

Andere Furchen habe ich mit Sicherheit nicht konstatieren können, doch soll nicht unerwähnt sein, daß mir zuweilen an erhärteten Gehirnen größerer Reptilien eine kleine jederseits von der *Fissura longitudinalis cerebri* verlaufende flache Furche aufgefallen ist. So

bei *Crocodylus* und bei einem Python. Ich würde sie gar nicht erwähnen, zumal sie an der Wachsrekonstruktion meines Eidechsengehirns nicht zum Vorschein kam, wenn nicht bei den Vögeln ebenda eine richtige Fovea longitudinalis zuweilen nachweisbar wäre. Meyer

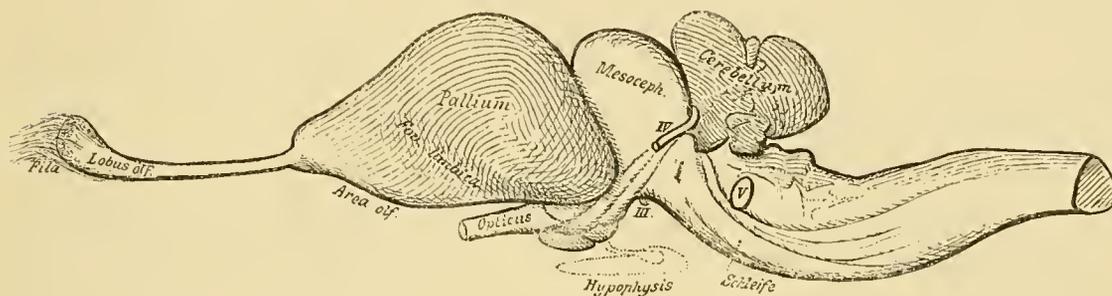


Fig. 3a. *Crocodylus africanus*. 2:1.

Nach dem in Formol gehärteten Präparate, fast keine Schrumpfung.

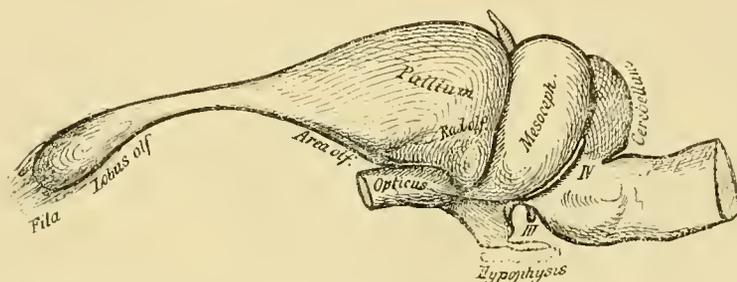


Fig. 3b. *Lacerta viridis*. Nach einer Wachsrekonstruktion. ca. 5:1.

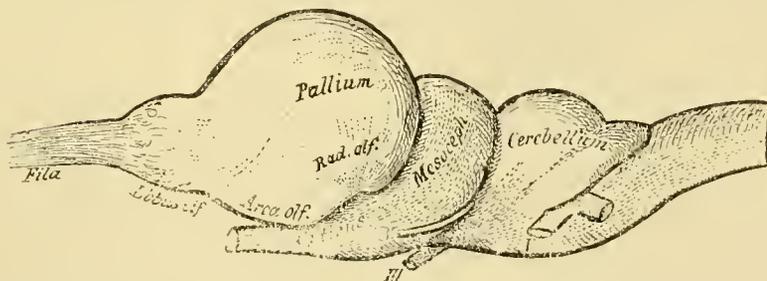


Fig. 3c. *Chelone midas*. Nach dem frischen Präparate. ca. 2:1.

macht mit Recht darauf aufmerksam, wie leicht bei der relativen Weite der Reptilienventrikel durch die Schrumpfung des dünnen Palliums Furchen künstlich erzeugt werden können, zumal wenn der Mantel sich über das in der Längslinie eingekerbte Striatum legt.

Bei dem weiteren Studium unterscheidet man zweckmäÙsig die gewölbte Außenwand von der senkrecht gestellten sagittalen Scheidewand.

Eine abgerundete Facies occipitalis schließt hinten den Mantel ab. Sie ist es, welche bei den Schildkröten und auch bei den Krokodilen sich zu einem occipital gerichteten Fortsatz vergrößert. Die laterale Wand geht ventral direkt in das Gebiet des Stammlappens über. An ihrem caudalen Pole bildet sie immer eine kleine Hervorragung aus, die ihrer Lage nach einem kleinen Schläfenläppchen vergleichbar wäre.

Der Seitenventrikel geht bis in dieses Läppchen herab und bildet so eine Art Unterhorn hier. Dies Unterhorn wird an seiner medialen Seite nicht mehr von Hirnrinde begrenzt, sondern von sehr verdünnter Mantelwand, die hier den Ventrikel von dem Schädelinneren abschließt (s. z. B. Taf. I, Fig. 9). Im ventralen Abschnitte dieser dünnen Platte verlaufen Fasern aus dem Tuber Taeniae zum Ganglion habenulae, der dorsale geht unmittelbar in die Schlußplatte und deren weitere Verdünnungen zu Plexus choroides etc. über.

Es liegt nahe, wenn einmal der vordere Pol des Mantels als Lobus olfactorius bezeichnet ist, den Mantel weiter einzuteilen in Lobus parietalis, frontalis, occipitalis etc. und in der That hat Herrick das gethan.

Ich möchte aber hier gegen derartige nur durch die Lage bedingte Bezeichnung deshalb Einspruch erheben, weil, wäre sie einmal angenommen, leicht falsche Begriffe geschaffen würden. Der Lobus occipitalis, der Säuger z. B., mit denen man bei derlei Bezeichnungen natürlich zuerst homologisiert, existiert bei den Reptilien noch gar nicht, er tritt erst bei den Vögeln auf. Was bei den Reptilien occipital liegt, entspricht, wie unten gezeigt werden soll, ganz anderen Hirnpartieen. So entstünden, wollte man später den schon bei den Reptilien Occipitallappen genannten Hirnteil weiter aufwärts in die Tierreihe verfolgen, die allergrößten Schwierigkeiten. Lobus occipitalis, um bei dem einmal gewählten Beispiel zu bleiben, ist nicht allein eine Hervorragung am Occipitalpole, sondern eine ganz bestimmte Hirnpartie mit spezieller Rindenbeschaffenheit und festen Beziehungen zum Sehnervenursprunge. Ein Lobus frontalis tritt überhaupt erst bei den Säugern auf, ja bei den niedersten derselben fehlt er wohl noch ganz, um sich bei den Primaten, ja erst beim Menschen zu seiner vollen Höhe zu entwickeln. Der Mantel am Stirnpol der Reptilien hat rein gar nichts mit dem nun einmal Lobus frontalis genannten Hirnabschnitte gemeinsam.

Die Rinde überzieht überall den Mantel. Nur an der medialen Seite ragt sie nicht bis zur Basis. Hier endet sie vielmehr ganz scharf in einer fast horizontalen, dorsalwärts konvex gekrümmten Linie. Sie bedeckt also nur die dorsale Hälfte der Scheidewand, die

sich zu ihren verschiedenen Endstätten. Dies Feld mag als Markfeld der Innenwand bezeichnet sein.

Das ventrale Gebiet zerfällt wieder, darauf hat Meyer energisch und wiederholt hingewiesen, in zwei ihrem Wesen nach verschiedene Abteilungen, in einen ganz basilaren Abschnitt, in welchen, wie Meyer meint, die graue Formation des Stammganglion hineinragt — von ihm Ganglion mediale anterius und posterius genannt — und einen dorsaleren, den er dem Septum pellucidum homologisieren will.

Man muß unbedingt zugeben, daß in der That hier graue Massen liegen, aber meine Methoden, auch die Versilberung, haben nicht ausgereicht zu der Ermittlung, ob sie wirklich gleichartig gebant sind wie das Striatum. Mir scheint vielmehr dasjenige, was Meyer als mediales Ganglion bezeichnet, ein Teil der Area olfactoria zu sein oder doch zu der Formation dieser, dem hinteren Riechlappen der Säuger homologen Ganglienzellansammlung zu gehören. Ich möchte also lieber mich dahin ausdrücken, daß der basale Teil der Scheidewand noch von der Riechformation gebildet wird. Wir haben ein Analogon noch bei Säugern in dem als Area Brocae bezeichneten Felde. Vergl. Fig. 24 in dem His'schen Berichte der anatomischen Nomenclaturkommission. Das ganze hier in Rede stehende Gebiet enthält zerstreut liegende multipolare Ganglienzellen und ein feines Geflecht markhaltiger Nervenfasern, dessen weiterer Verlauf nicht klar geworden ist. Überzogen und durchzogen ist es von dem Tractus cortico-olfactorius septi, der hier vom Riechfelde aus in medial und dorsal gewendetem Zuge hinauf zur Rinde zieht, um als frontalstes Bündel der dorsal von der Bogenfurcher des Septums gesammelten Systeme sich in die Rinde zu senken. Diese Fasern ziehen also von unten vorn nach oben hinten. Sie werden an einigen Stellen durch andere Fäserchen gekreuzt, welche aus dem frontalsten und medialsten Rindengebiete stammend ventralwärts ziehen. Sie gehören dem Tractus septo-mesocephalicus an.

Denjenigen Teil der Riechformation, welcher an der Medialwand sichtbar wird, möchte ich mit der Nomenclaturkommission als Area parolfactoria (Brocae) bezeichnen. Die Area parolfactoria nimmt an dem Frontalpol des Hemisphaeriums die ganze Wand ein (Taf. I, Fig. 3). Aber in einiger Entfernung von diesem Pole beginnt die Fissura arcuata septi, zunächst nur als schwache Furcher, welche durch den Eintritt der eben erwähnten Riechfaserung charakterisiert ist. Von dieser Stelle ab wird die Area parolfactoria schmaler, niedriger, es tritt zwischen ihr und der Furcher ein Wandgebiet auf, das viel zellärmer ist, aber vor allem sich dadurch charakterisiert, daß in ihm und über es hinweg große Massen markhaltiger Fasern, die Riechstrahlung zur Rinde und der Tractus septo-mesocephalicus, ziehen.

Dies Gebiet, welches caudalwärts an Dicke zunimmt, ja durch einen eigenen kleinen Vorsprung des Ventrikels innen von der übrigen Hirnwand sich gut abscheidet, nenne ich Septum, hier in völliger Übereinstimmung mit Meyer. Man studiert am besten die Frontalschnittserie der Tafel I, Figur 4—7, wenn man diese Verhältnisse wohl verstehen will.

Aus dem Septum selbst entspringen noch Fasern. Meyer hat einige zuerst bei *Caltopeltis* als Natternbündel beschrieben, und auch meine Präparate ließen hier manchmal einen Zug erkennen, der im Septum beginnend rückwärts zieht und vielleicht in die *Commissura anterior* gerät.

Das Septum wird hinten durch die Schlufsplatte begrenzt. An seinem caudal dorsalen Ende liegt jenes oben als Markfeld der Innenwand geschilderte Gebiet. Dies Markfeld der Innenwand sowie die über das Septum und durch es ziehenden Fasern können erst unten genauer beschrieben werden, wenn die Commissurenbündel und das Marklager geschildert sind.

An größeren Reptilien erkennt man mit bloßem Auge, dafs auf der medialen Scheidewand mehrere distinkte Faserzüge verlaufen. Von der Basis her erhebt sich ein feiner, weißer Überzug, der *Tractus olfactorius septi*, die mediale Riechstrahlung, um rückwärts und aufwärts ziehend in der *Fissura sagittalis* zu verschwinden. Vom occipitalen Pole aus streben massenhaft Fasern vorwärts und abwärts. Sie enden zum Theile in dem deutlich sichtbaren Markfelde der Innenwand, zum Theil gesellen sie sich, die *Regio commissuralis* überschreitend, einem fächerförmig nahe der Mantelkante entspringenden Bündel zu, dem *Tractus septo-mesocephalicus*, dem Markbündel der sagittalen Scheidewand, das ich früher schon beschrieben habe. Dies Bündel sammelt sich nahe der Hirnbasis zu einem geschlossenen Zuge, s. Fig. 4, S. 337.

In der *Lamina terminalis* verlaufen die Commissuren. Man unterscheidet zweckmäfsig Commissuren des Stammes von solchen des Mantels.

Den ersteren sind die drei Bündel der *Commissura anterior* zuzurechnen, den letzteren eine vordere und hintere *Palliumcommissur*. Die hintere ist nicht bei allen Reptilien nachweisbar.

Dorsal von den Commissuren verdünnt sich die Schlufsplatte zu dem *Plexus choroides* und der auf ihn folgenden *Paraphyse*. Die Bogenfurche des Septums endet genau in dieser Höhe. Sie setzt sich ganz direkt in die bei Reptilien sehr kurze *Fissura choroidea* fort. Dadurch gewinnt sie denn eine gesicherte morphologische Stellung. Sie entspricht also nach ihrer Lage, aber auch wie man jetzt erkennt, nach ihren Beziehungen zur Rinde des Randbogens der *Fissura choroidea*, welche in der Entwicklung des Säugergehirnes wohl studiert ist. Direkt vor ihrer Endigung in dem Plexusgebiete ver-

breitert sich der Boden der Furche zu einer kleinen Grube, in deren Grund das Markfeld der Scheidewand liegt (Taf. I, Fig. 8 und 9).

Ich habe schon in meiner ersten Mitteilung erläutert, dafs ich die Rinde, welche das dorsale Gebiet der Scheidewand überzieht und sich über die Hirnkante hinweg verlängert, der Ammonsrinde der höheren Vertebraten homologisiere. Der Ursprung eines Fornix aus derselben und das bei den Eidechsen nachweisbare Vorkommen einer *Commissura fornicis*, eines Psalterium zwischen beiden Rindenfeldern, dann der in dieser Mitteilung zu erbringende Nachweis, dafs aus dem Riechfelde, ganz wie bei den Säugern, hierher die mediale Riechstrahlung zieht, schliesslich die Lage am medialen Hemisphärenrande, dicht an dem Aufhören desselben und seiner Verdünnung zum Plexus, berechtigen voll zu dieser Auffassung.

Bei den Säugern bezeichnet man die frontale Fortsetzung der Ammonsrinde, diejenige, welche nicht mehr eingerollt ist und über dem Ventrikel liegt, als *Gyrus limbicus*. Ich halte es für wahrscheinlich, dafs in dem Rindengebiete, welches bei den Reptilien als Ammonsrinde bezeichnete wurde, die Elemente des *Gyrus limbicus* und der Ammonsrinde gegeben sind.

Nennt man also diese Rinde Ammonsrinde, so darf man die *Fissura arcuata septi* wohl auch als *Aditus cornu Ammonis* bezeichnen und das Markfeld der Innenwand zu gröfserem Teile der *Fimbria* homologisieren. Auch die *Fimbria* liegt zwischen Rinde und *Plexus choroides*, auch sie entsendet den Fornix und das Psalterium. Aber da in dem erwähnten Markfelde auch noch andere Züge liegen, resp. es kreuzen etc. so ist es einem gröfseren Hirngebiete als der *Fimbria* homolog. Nur enthält es u. A. auch die *Fimbria*. Caudal vom Markfeld und ventral von ihm verdünnt sich also die mediale Wand zum *Plexus choroides*.

Ein sehr kräftig entwickelter *Plexus medialis*, der den Raum zwischen den Epiphysen und dem occipitalen Hirnpole erfüllt, sendet nach vorn beiderseits in die Ventrikel je einen *Plexus lateralis*, der bei verschiedenen Arten wechselnde fronto-occipitale Ausdehnung hat. Bei den Schildkröten erreichen diese Plexusbildungen ihre höchste Entwicklung. Die Blutgefäfsse, welche zwischen Mittelhirndach und Mantel hierher hinabtreten, bilden dort noch dorsal vom Gehirne in der Schädelkapsel grofsartige Geflechte die wohl ein eigenes Studium verdienen.

Die Plexusbildungen liegen bereits caudal von der Schlufsplatte des Vorderhirnes. Diese, welche den mittleren Ventrikel frontal abgrenzt, ist auferordentlich schmal, weil die Hemisphären, welche sich jederseits an sie anschliessen, ganz dicht bei einander liegen. Es gelingt selten, ein Reptiliengehirn so absolut richtig sagittal zu schneiden, dafs man die ganze Schlufsplatte in einen Schnitt bekäme. Des mittleren Ventrikels wird bei der Beschreibung

des Zwischenhirnes zu gedenken sein. Von ihm gehen beiderseits durch die engen *Foramina interventricularia* (Monroi) die Seitenventrikel ab. Diese ragen nach vorn bis an die äußerste Spitze des Riechlappens. Im Mantelgebiete haben sie, wenigstens in den vorderen $\frac{2}{3}$, einen Ω förmigen Querschnitt, der dadurch entsteht, daß in den Hohlraum des Mantels hinein das Stammganglion ragt. Der medial liegende Schenkel des Ω und der laterale sind außerordentlich eng, das Verbindungsstück an der dorsalen Hirnkante ist etwas weiter und enthält in seinem caudalen Abschnitte einen Plexus choroides. Die Seitenventrikel haben also je ein Außen- und ein Innenhorn. Auch einen temporalwärts gerichteten Fortsatz, ein Unterhorn besitzen sie, wie bereits erwähnt wurde und schließlicly sei angegeben, daß sie bei den Sauriern und Schlangen ein Hinterhorn besitzen, welches von dem frei in es ragenden caudalen Teil des Epistriatum fast erfüllt wird (Taf. I, Fig. 1—8; Taf. II, Fig. 7).

Aus dem Stammganglion, aus dem basilaren Abschnitt der Scheidewand und aus der Hirnrinde entspringt die Faserung, welche das Vorderhirn teils in sich, teils mit tiefer liegenden Centren verknüpft. Dazu gesellt sich noch die Riechfaserung aus den einzelnen Abschnitten des Geruchsapparates.

Das Vorderhirn ist auf das innigste mit den Ganglien des Zwischenhirnes und wahrscheinlich durch eine dünne Bahn mit dem Mittelhirn verbunden. Fasern zum Kleinhirn, zur Oblongata oder zum Rückenmarke sind nicht festzustellen.

Soweit die Beschreibung dessen, was makroskopisch unter Umständen sichtbar wird. Es sollen nun in einzelnen Abschnitten die Hirnteile und die von ihnen ausgehende Faserung geschildert werden. Dann mag ein Schlußkapitel versuchen die Beziehungen des Reptiliengehirnes zu den Gehirnen höherer Tiere festzustellen.

4. Riechapparat.

Formatio bulbaris, *Fila olfactoria*, *Tractus bulbo-corticales*. — *Lobus olfactorius*, *Tractus cortico-olfactorius* und *cortico-epistriaticus*. — *Area olfactoria*, *Tractus cortico-olfactorius septi*. — *Nucleus occipito-basalis Herriek*, *Tractus olfacto-habenularis thaeinae* und *Tractus transversalis thaeinae*.

1. Übersicht. Die Abbildungen des Reptiliengehirnes in den Abhandlungen und in den Handbüchern weisen merkwürdige Bezeichnungen der zum Riechapparate gehörigen Teile auf. Namentlich werden die Ausdrücke *Bulbus*, *Tractus*, *Lobus* ständig für verschiedene Teile

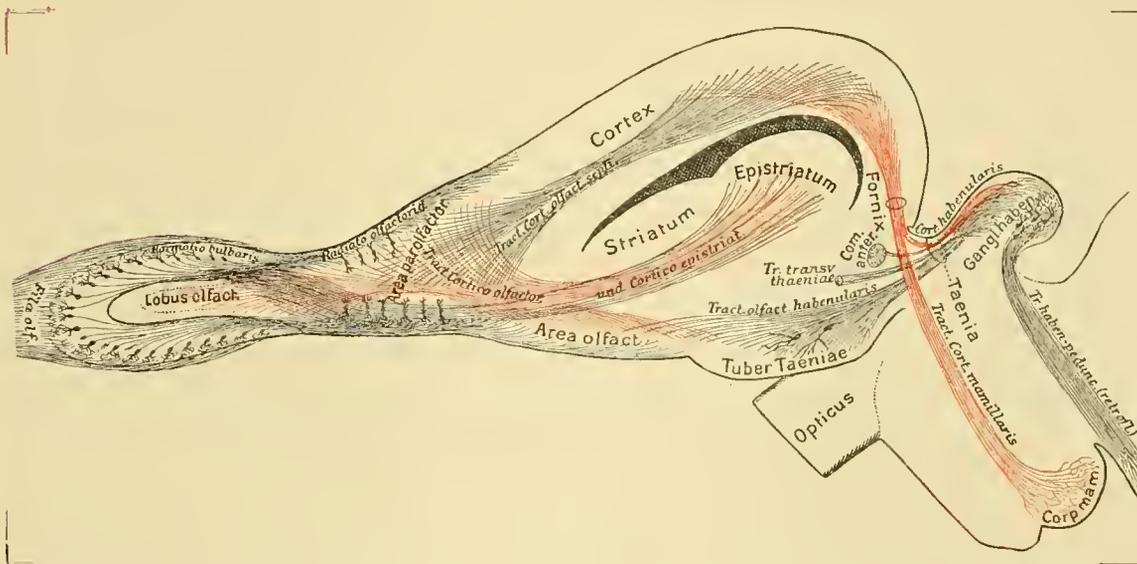
wechselnd gebraucht. Das liegt daran, daß sich fast alle älteren Angaben auf Untersuchungen stützen, die der mikroskopischen Kontrolle entbehren. Es ist aber das an dieser Stelle notwendiger als irgendwo anders. Man kann einem frontal vom Gehirn an der Schädelbasis liegenden langen Zuge nicht ohne Weiteres ansehen, ob er aus den eintretenden Fila olfactoria besteht, ob er also in einen Bulbus mündet, oder ob er aus einem Bulbus olfactorius stammend schon centrale Faserung zum Lobus etc. ist, oder auch ob es sich nur um einen dünnen Lobus olfactorius handelt, der sich erst caudal verdickt.

Bei den Schildkröten ziehen die Riechnervenfasern, ehe sie sich in den Bulbus einsenken, eine lange Strecke durch den Schädel, bei anderen Reptilien, dem Alligator z. B. und dem Krokodil, auch den Eidechsen, sind die Riechnervenbündel kurz, aber hinter dem Bulbus, wo sie sich einsenken, liegt ein langes dünnes Stück Lobus, von Riechstrahlung überzogen, das erst weiter hinten sich kegelförmig verdickt. So entsteht in beiden Fällen das gleiche Bild für die makroskopische Betrachtung. Einmal wird aber der lange Zug durch wirkliche Riechnervenfasern, ein zweites Mal durch die secundäre Strahlung gebildet, entspricht also dem, was man gewöhnlich einen Tractus olf. nennt.

Die Riechnervenfäden, welche bei Reptilien aus den Riechgruben in das Gehirn treten, bilden nicht wie bei den Säugern dort zunächst eine dicke Bulbusanschwellung. Es überzieht nur eine *Formatio bulbaris* den vorderen Teil des Lobus olfactorius auf längere oder kürzere Strecke. An den Lobus schließt sich caudal die *Area olfactoria* an, die ventralste Gehirnpartie, welche caudal sich zu dem *Tuber Taeniae* vorwölbt. Wenn die *Formatio bulbaris* ihr caudales Ende gefunden hat, wird die Lobusrinde frei. Sie geht unmittelbar über in die Rinde am Stirnpole des Mantels. Hier vereinen sich alle die verschiedenen Rindenplatten zu einer unregelmäßigen Rindenformation, welche den Stirnpol des Mantels umfaßt und von der Rinde des Lobus nicht scharf zu trennen ist. Diese Formation mag der *Area parolfactoria* zugerechnet werden, wenn man sie nicht überhaupt vom Riechlappen trennen will, wozu ihr Verhalten bei Schlangen, wo sie besonders ausgebildet ist, Veranlassung geben könnte.

Zum Riechapparate sind dann noch einige andere Teile des Gehirns zu rechnen, welche in besonders mächtiger Verbindung mit den eben erwähnten zweifellosen Riechgebieten stehen. Zunächst das Rindenfeld des Riechapparates in der mediodorsalen Rinde, dann das *Epistriatum* und schließlicly wohl der Apparat des *Ganglion habenulae* und des *Corpus mamillare*.

2. Einzelnes. Die *Formatio bulbaris* entsteht durch die Vereinigung der Riechnervenfäden mit den Ausläufern von Ganglienzellen. Die Riechnervenfäden *Fila olfactoria* treten in großer Menge durch die Schädelbasis herein zum Gehirn. Sie splitteln, dicht am Gehirn angekommen, jeder einzeln, zu einem sehr starken Pinsel der allerfeinsten Fäden auf und in diesen Pinsel senken sich ganz feine, außerordentlich dichte Endbäumchen aus Dendritenfortsätzen großer, in der *Formatio bulbaris* liegender Zellen. Das Kaliber dieser Dendriten ist stärker als dasjenige der *Fila olfactoria*. Der Riechnerv erreicht in dieser Kontaktverbindung, wie zuerst S. Ramon y Cayal, dann ausführlich Gehuchten nachgewiesen hat, seine primäre Endstätte. Die Imprägnierung der großen Bulbuszellen Mitralzellen, S. Ramon y Cajal gelingt sehr leicht. Ebenso ist der Nachweis nicht



Figur 5 Schema des Gesamtgeruchsapparates bei den Reptilien.

Dies Schema sollte zur Klarlegung des folgenden Textes ständig beigezogen werden. Es ist nur als Kommentar zu diesem bestimmt.

selten zu erbringen, daß die aus ihnen stammenden Axencylinder sich caudalwärts wenden, und da, wo die Bulbusformation aufhört, frei auf die Oberfläche des Riechlappens heraustreten. Diese Riechnervenfasern zweiter Ordnung sind bei allen größeren Reptilien durchweg markhaltig, bei den kleineren und den Schildkröten nur teilweise. Ebenso sind sie beim Alligator, im jugendlichen Zustande wenigstens, nur teilweise markhaltig. Am mächtigsten ist ihre Lage bei den Schlangen ausgebildet, selbst bei ganz kleinen Exemplaren. Zum Studium

empfehle ich die *Tropidonotus*, weil sie gute Übersichtsbilder giebt, besonders an Sagittalschnitten. Man muß aber beim Herausnehmen eines Schlangengehirnes aus dem engen, harten Schädel doppelt vorsichtig verfahren, sonst reißt man das vordere Lobusende mit der *Formatio bulbaris* ab und kommt leicht in den Irrtum, daß die nunmehr frei entspringenden markhaltigen Fasern die Riechnervenfäden seien. Ich glaube, dieser Irrtum ist mehrfach passiert (Taf. I, Fig. 1—3).

Oben ist angeführt, wie die *Formatio bulbaris* das frontale Ende des Lobus olfactorius überzieht. Der Lobus hat dort noch nicht seine ganze Rindenformation, es ragt vielmehr unter die Bulbusformation nur die dorsalste Schicht, das *Stratum moleculare*. Macht man Frontalschnitte oder Sagittalschnitte durch das von Bulbusformation überdeckte Lobusende, so begegnet man der *Radiatia olfactoria* zwischen beiden Schichten. (Siehe Fig. 5 und auch *Rad. olf.* an dem Fig. 7, Tafel II abgebildeten Schildkrötengehirne.) Die Fasern der Riechstrahlung bleiben auch noch eine Strecke weiter rückwärts dorsal von der Lobusrinde, deren Tangentialschicht bildend. Wenn sich aber etwas weiter caudal die Lobusrinde in voller Formation entwickelt, verlieren sich in ihr zahllose Fasern aus der Riechstrahlung. Sie treten da nicht nur in die Tangentialschicht, sondern auch in den tieferen Plexus, welcher medial von der Zellschicht liegt, ein. Ich vermute, daß sie frei aufgesplittert in der Rinde enden, denn gerade da, wo man sie eintauchen sieht, liegen massenhafte Dendriten von Rindenzellen, die wohl zu Kontaktverbindung geeignet sind (s. T. III). Die Golgimethode läßt jedenfalls nur freie Enden der feinen Riechfäserchen hier erkennen. Die Tangentialfaserschicht ist eine über das ganze Reptiliengehirn fast kontinuierliche.

Diese Faserung ist bekanntlich früher als diejenige der „Riechnervenwurzeln“ bezeichnet worden. Da man aber durch die Untersuchungen von *S. Ramon y Cajal* weiß, daß die wirklichen Wurzeln des Riechnerven in den Fila zu erblicken sind, welche den Epithelien der Nasenhöhle entstammen, so ist der ältere Name nicht mehr aufrecht zu erhalten. Besser wäre vielleicht die Bezeichnung *Tractus bulbo-corticales*. Die ganze Faserung aus dem Bulbus endet aber nicht in der Rinde, ein Teil gelangt vielmehr in die *Area olfactoria* und weiter; so soll zunächst: *Radiatio olfactoria* gebraucht werden.

Da die mannigfachsten Darstellungen vom Weiterverlauf dieser Riechfaserung gegeben worden sind, so muß hier etwas näher auf dieselbe eingegangen werden. Man hat mediale und laterale Riechfaserung abtrennen wollen. Das ist nicht richtig, schon weil der medial anscheinend in Verlängerung der Riechfaserung liegende Zug gar nicht aus dem Bulbus

stammt. Besser stellt man sich die Sache so vor, daß die Riechstrahlung, wenigstens mit ihren feineren Ästchen, die ganze Lobusspitze überkappt, etwa wie ein Pinsel, den man auf einen Konus drückt. Aber es sammelt sich lateral, Herrick hat das zuerst gesehen, die Mehrzahl der markhaltigen dicken Fasern an, nachdem die dünneren in die Rinde untergetaucht sind und bildet einen mächtigen Faserzug, die Riechstrahlung s. str. Bei den Eidechsen, wo er klein ist, bei den Schlangen, wo er seine größte Mächtigkeit erreicht, tritt dieser Faserzug zu einem guten Bündel geschlossen, an der Lobusmitte etwa, in die Tiefe unter die Rinde und wendet sich dann nahe der Basis lateral, um dann weiter rückwärts zu ziehen. Auf diesem Wege durchwandert er die Area olfactoria und hier läßt er zweifellos die Mehrzahl seiner Fasern, ein Teil aber gelangt in das Epistriatum (s. u.).

Die Riechstrahlung gehört zu den elementaren Gehirnfaserungen, denn sie wird überall an gleicher Stelle wiedergefunden. Die Endigung der aus den Mitralzellen des Bulbus kommenden Fasern nach längerem meist in markhaltigen Röhren erfolgenden Dahinziehen in der Lobusrinde und der Area olfactoria ist überall dieselbe. Nur ist bei Vögeln und Säugern die Endigung eines caudalen Abschnittes im Epistriatum noch aufzufinden.

Die Tractus bulbo-corticales entstammen also den Zellen des Bulbus und enden teils in der Rinde des Lobus olfactorius, teils in dem Corpus epistriatum.

Der Lobus olfactorius ist bei den Schildkröten im Verhältnis zum Gehirne viel größer als bei den Echsen und Schlangen. Er ist bei den ersteren etwa eiförmig und auf seine ganze Ausdehnung hin von den mächtigen Einstrahlungen der Fila olf. bedeckt. Fast überall überzieht ihn deshalb auch die Formatio bulbaris. Eine kleine nicht constante Incisur trennt ihn von dem Mantel des Vorderhirns. Der Ventrikel geht fast bis an seine Spitze vor und in diesen Hohlraum ragen gelegentlich die frontalsten Enden des Plexus choroides noch hinein.

Am frischen Gehirne scheint der Schildkrötenlobus nicht rundlich eiförmig, sondern länglich, wie bei den anderen Reptilien zu sein. Erst Schnitte zeigen dann, daß es sich um die mächtige Strahlung der Fila handelt, die in weitem Zuge an den Riechlappen herantretend und ihn überziehend, einen langen Lobus vortäuscht.

Bei den Schlangen, den Eidechsen, der Blindschleiche ist der Lobus langgestreckt, fingerähnlich etwa, und durch eine ganz seichte Grube nur von dem Großhirn abgesetzt, in dessen Oberfläche er direkt überzugehen scheint. Die Fila sind spärlicher, dünner und bilden relativ dünnere Bündel. Die Formatio bulbaris bedeckt bei den Schlangen und den Blind-

schleichen den Lobus nicht ganz. Namentlich an der medialen Seite reicht sie nur wenig weit caudal. Sie erfüllt da die *Fovea bulbi* (Taf. I, Fig. 1), eine kleine flache Grube im Lobus.

Auf Frontalschnitten durch die Lobi erhält man immer peripher die *Formatio bulbaris* und central die Lobusformation. Diese Unterscheidung rechtfertigt sich durch das mikroskopische Verhalten einerseits und durch vergleichend anatomische Erwägungen andererseits. In der Tierreihe ist es nicht überall so. Bei den Säugern z. B. sitzt die *Formatio bulbaris* der Lobusspitze nur für eine kurze Strecke auf, der Riechlappen selbst ist da aber sehr viel kräftiger entwickelt, als bei den Reptilien. Hier ist er oft so dünn, daß er eher dem zum *Tractus olfactorius* atrophierten Lobus des Menschen gleicht.

Dieser dünne Lobus olfactorius ist also an seiner Oberfläche überall, sowohl an dem noch von *Formatio bulbaris* bedeckten frontalen Abschnitte, als weiter hinten, von der Riechstrahlung bedeckt und sieht deshalb bei allen größeren Arten ziemlich hell aus. Auf die ganze Länge des Lobus aber, schon innerhalb der *Formatio bulbaris*, senken sich in seine Rinde Fäserchen aus jener Strahlung ein, ja dies Einsenken erstreckt sich noch weithin caudalwärts auf den ganzen frontalen Rindenabschnitt überhaupt. Auf Taf. IV ist das noch zu erkennen. Diese Figur ist durchweg nach Präparaten mit peinlicher Treue gezeichnet. Es sind aber mehr als 20 Schnitte, von denen der eine dieses, der andere jenes gut imprägniert zeigte, hier kombiniert. Man sieht, wie die Fasern dorsal und ventral von den Zellen eindringen und im Bereich der Dendriten frei enden. Eigentliche Endbäumchen kommen nicht vor. Die Lobusrinde zeigt etwas anderen Typus, als die hier gezeichnete Hirnrinde, bedingt durch die noch stärkere Einstrahlung der *Radiatio olfactoria*. An den Stellen, wo diese Rinde noch von *Formatio bulbaris* bedeckt ist, gelang mir selten eine gute Imprägnation. So leicht man dort die Endbäumchen und die Zellen in der *Formatio bulbaris* schwärzen kann, so schwer fällt die Imprägnation der tieferen Schicht. Hier und da bekommt man allerdings einzelne Zellen gut gefärbt. Sie gleichen den kleinsten Rindenpyramiden.

Auf allen Querschnitten durch das frontale Ende des Lobus kann man von außen nach innen unterscheiden: 1. Schicht der Fila. 2. Schicht der Glomeruli. 3. Schicht der Mitralzellen, 4. Markfaserung aus den Mitralzellen. 5. Rinde des Lobus olf. Von dieser Rinde ist in den frontalen Abschnitten nicht die ganze Dicke, sondern nur die Molecularschicht vorhanden. 6. Mark des Lobus olfactorius. 7. Ventrikel epithel.

Die Rinde vorn im Riechgebiete läßt sich übrigens nicht allzu schwer auf den gewöhnlichen Rindentypus zurückführen. Man muß nur die Mitralzellen einer der Rindenpyramiden-

formen gleich stellen. Dann ergibt sich sofort der folgende Typus: Eintauchen der Riechnervenfäserchen in die Molecularschicht der Rinde. Dort treten ihnen, ganz wie den Tangentialfasern die Pyramidendendriten, die Dendriten der Mitralzellen entgegen. Die Mitralzellen entsenden keine Stabkranzfasern, sondern, wie viele Rindenzellen, nur einen intracortical bleibenden und endenden Faserzug, eben die Riechstrahlung.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß ein großer Teil der Tractus bulbo-corticales sich nicht sofort in der Rinde des Riechlappens verliert, sondern an der Außen- und Unterseite des Gehirnes weiter rückwärts zieht. (Lat. Riechnervenwurzel d. Autt.) Dies dicke Bündel geht dann innerhalb der Area olfactoria, an der Hirnbasis so mannigfache Beziehungen zu dem feinen Markfasernetz ein, welches da liegt, daß es sich fast aufzulösen scheint. Aber gerade an dieser Stelle scheint ihm ein neuer Zuwachs zu kommen. Es gelangen nämlich hier an die Hirnbasis mächtige Fasern, welche bisher als der Bulbusformation entstammend galten und zu den Tractus bulbo-corticales gerechnet wurden, von denen mir aber eine ganz andere Abstammung wahrscheinlich geworden ist. Die Verstärkung stammt höchst wahrscheinlich aus dem Lobusmarke. Sie erreicht, ventralwärts ziehend, das enge Geflecht der Area olfactoria und die dort noch vorhandene Faserung aus dem Bulbus und ist, wenn sich beide Züge einmal getroffen haben, nicht mehr von jener zu scheiden. Das neu verstärkte Bündel wendet sich nun rückwärts und an die laterale Seite des Gehirnes, um da aufsteigend allmählich in das Epistriatum einzustrahlen. Man darf diesen Zug aus der Lobusrinde in das Epistriatum, welchem wohl noch Bulbusfasern beigemischt sind, bezeichnen als Tractus cortico-epistriaticus, rot in dem Schema Seite 343. In den Figuren der Tafeln sind meist beide Fasertheile zusammen als Radiatio olfactoria bezeichnet.

An Markscheidenpräparaten sieht man zwar den Ursprung aus der Lobusrinde, kann aber nicht mit aller Sicherheit die Fasern von den an gleicher Stelle liegenden Zügen der Tractus bulbo-corticales trennen (Taf. I, Fig. 3, 4, 5, 6, 10; Taf. II, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6; Taf. IV), sehr gut aber vermag man an solchen Präparaten, wenn sie sagittalen Schnitten entstammen, die Einstrahlung des ganzen Zuges in das Epistriatum zu sehen. Die Faserung ist bei den großen Eidechsen noch mächtiger als bei den Schlangen (vergl. Fig. 2, 3, Taf. II, Varanus und Python).

Dafür, daß man die zum Epistriatum ziehende Faserung von dem Tractus bulbo-corticalis trennen soll, spricht auch das Verhalten ihrer Markscheiden. Sie ist nämlich immer markscheidenhaltig, selbst in Fällen, wo bei kleinen Eidechsen, Blindschleichen und

jungen Schildkröten, die aus dem Bulbus stammende Faserung nur zu geringem, ja fraglichem Teile markhaltig ist.

Es gelingt keineswegs immer mit Sicherheit, den Tractus cortico-epistriaticus von dem Tr. bulbo-corticalis abzuschneiden, und ich glaube, daß eine gewisse Unsicherheit, welche immer wieder während der Nachforschungen über diesen Punkt bei mir eintrat, nur durch Degenerationsversuche zu entscheiden sein wird, wenn wir einmal eine für Reptilien verwertbare Degenerationsmethode besitzen.

Die Riechstrahlung würde sich also zusammensetzen aus den Tractus bulbo-corticales, soweit sie nicht schon in den frontaleren Rindengebieten eingehtaucht sind und aus den Tractus cortico-epistriatici, die dem Marke des Lobus olfactorius und der Area parolfactoria entstammen. Wie viel Anteil jedem einzelnen dieser Faserzüge hier zukommt, das ist noch unentschieden, ja es ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß bis in das Epistriatum gar keine Fasern aus der Bulbusformation mehr kommen, daß der in jenes Ganglion einstrahlende Zug allein aus dem Lobusmarke stammt.

Eine besondere Schwierigkeit bei der Verfolgung des Lobusmarkes erwächst noch aus dem Umstande, daß es einen Faserzug giebt, der parallel mit der Riechstrahlung, aus der Rinde am Stirnpole zur Faserung an der Hirnbasis herabzieht, den Tractus fronto-(thalamicus?) (Taf. II, Fig. 2). Näheres s. u.

Die Riechstrahlung sieht man bei allen Reptilien auf der Oberfläche vor dem Temporalpole von der Basis dorsalwärts hin sich fächerförmig ausbreiten (Fig. 3c, S. 335). Bei den Eidechsen und Schlangen tritt ihr mächtiger Zug fast geschlossen in das Epistriatum und den da liegenden Kugelkern, bei den Schildkröten zieht der Epistriatumanteil der Riechfaserung weiter lateral, ganz an der Aufseuffläche des Gehirnes dorsal und caudal, zum Teil innerhalb der Rinde, zum Teil über sie hinweg und senkt sich an der Stelle angekommen, wo die Rinde zum Epistriatum einbiegt (siehe oben), mit dieser in die Tiefe (vergl. Taf. II, Fig. 5 u. 6).

Die Trennung der Radiatio bulbo-corticalis von dem zum Epistriatum ziehenden Lobusmarke ist bisher von den Autoren, auch von mir selbst in früheren Mitteilungen, nicht vorgenommen. Man liefs die „laterale Riechnervenwurzel“ im Epistriatum euden.

Im Inneren des Lobus und der Regio parolfactoria endet immer ein Faserzug aus der Commissura anterior, der markhaltige und marklose Fasern gemischt führt. Es sind immer nur relativ wenige Fasern der Commissur, deren Hauptmasse in die Area olfactoria einstrahlt. Näheres s. u.

Area olfactoria, Riechfeld (Taf. I, Fig. 3—6, 10; Taf. II, Fig. 2, 5, 6; Taf. III; Taf. IV). Unter diesem Namen wird das Hirngebiet verstanden, das an der Basis liegend, vorn unmerklich in den Lobus olfactorius übergeht und hinten sich zu dem Tuberculae verdicke. Es schließt also in sich Teile von Meyers basalem Stammganglion und den Nucleus occipito-basalis von Herrick. Dies Gebiet ist bei den verschiedenen Reptilien ziemlich gleich stark entwickelt und immer wohl nachweisbar. Es setzt sich zusammen aus mehreren kleinen Ganglien, deren Zahl mir zu wechseln schien. 3—4 kleine Gruppen von Zellen glaube ich annehmen zu dürfen, die von einem feinen Netzwerke markhaltiger Nervenfasern und einem noch feineren von Fäserchen, die sich nur in Silber imprägnieren, erfüllt sind. Eine solche ganz frontal gelegene s. Fig. 3 andere Fig. 5, 6, 10, Taf. I. Im caudalen Gebiete vermag man speziell zwei durch die abgehende Faserung charakterisierte Ansammlungen abzuschneiden, den Nucleus occipitobasalis Herricks und eine davor liegende Zellgruppe, die ein Bündel dorsalwärts in die Scheidewand sendet (Taf. III; Taf. II, Fig. 4).

Wahrscheinlich ist die *Area olfactoria* nächst der *Formatio bulbaris* das älteste Riechgebiet. Denn sie tritt schon bei den Knochenfischen auf, wo von einem eigenen mit Rinde überzogenen Mantelgebiete nichts mit Sicherheit nachweisbar ist. Die Riechstrahlungen senken sich dort in die *Area* ein. Doch bedarf die vergleichende Anatomie dieses Riechfeldes noch weiterer Studien.

In der *Area olfactoria* endigt im Wesentlichen der laterale Abschnitt der *Radiatio bulbo-corticalis*. Hier zieht auch der *Tractus cortico-epistriatus* vorbei, so dicht, daß er nicht mit Sicherheit von der eben genannten Faserung an einfach gefärbten Präparaten zu trennen ist, s. o. Vor allem aber endet hier der größte Teil der *Commissura anterior olfactoria* (Taf. II, Fig. 1).

Eine scharfe Grenze zwischen der *Area olfactoria ventral* und dem dorsal von ihr liegenden *Striatum* vermögen die von mir verwendeten technischen Methoden nicht immer zu geben. Silberimprägnation führt noch am weitesten, weil sie die verschiedenen Zellarten erkennen läßt.

In den lateralen Gebieten der *Area olfactoria* findet man jene zuerst von Kölliker beschriebenen merkwürdigen Zellen, die an beiden Polen einen dichten Dendritenbüschel aussenden. Ein Axencylinder ist mir nie sicher begegnet. Dann aber giebt es, mehr medial, zahlreiche dreieckige Zellen, deren Dendriten, an beiden Zellpolen breit auseinander weichend, zu gutem Teile in horizontalen Längs- und Querebenen der Hirnbasis verlaufen. Sie geben nur relativ wenige Äste ab, und diese tauchen in die Aufsplitterung der Riechstrahlung. Die

Axencylinder gehen mir sofort in einem ungemein engen Flechtwerke verloren, das die ganze Formation erfällt (Taf. IV unten).

Bei *Chelone* findet man aufser dem feinen Netze noch viele sehr dicke Fasern, welche die einzelnen da liegenden meist marklosen Faserbündelchen korkzieherartig umwinden, ehe sie enden. Sie entstammen alle der Pars olfactoria Commissurae anterioris.

Bei keiner Reptilienfamilie ist die Area olfactoria so enorm entwickelt und faserreich wie bei den Schlangen (s. Taf. I und Taf. II, Fig. 1). An gut gefärbten ganz frisch eingelegten Markscheidenpräparaten von *Coronella*, an denen von *Tropidonotus*, von *Vipera* und besonders auch von *Python* liegt ein mächtiges Netz markhaltiger Nervenfasern in dieser Gegend. Starke Faserungen aus dem Riechlappen tanzen hier ein. Überall verbreiten sich große Zellen, wohl die gleichen Doppelpyramiden, die bei den Eidechsen imprägniert wurden. Auf die ganze Breite der Area strahlen — *Python* — von vorn her Fasern aus der Riechstrahlung des *Bulbus olfactorius* ein. Alle sind markhaltig und von relativ starkem Kaliber. Diese Züge habe ich nur bei den Schlangen so mächtig entwickelt gesehen. Sie sind in der That auch von den meisten Autoren nicht erwähnt, welche ihre Aufmerksamkeit anderen Familien zugewendet haben. In der Area olfactoria liegt also eine Hauptendstätte der secundären Riechstrahlung. Das Verdienst, dies zuerst voll erkannt zu haben, gebührt C. Calleja,¹ der bei einer Salamanderart — *Pleurodeles* — 1893 den histologischen Aufbau dieser Gegend zuerst richtig beschrieben hat.

Aus diesem Riechfelde führen nun mehrere Verbindungen weiter. Physiologisch vielleicht die wichtigste ist die zur Hirnrinde führende Faserung, der *Tractus olfactorius septi*. Sie entspringt der Area olfactoria an der medialen Seite und zieht in mächtigen Bündeln geordnet in dem Septum dorsalwärts, bis sie sich dann in die Rinde einsetzt (Taf. I, Fig. 4—6, 10; Taf. II, Fig. 5; Taf. IV). Dies Bündel ist bei allen Reptilien markhaltig. Es erhält auch schon sehr früh sein Mark, gleich nach den Riechstrahlungen und wohl gleichzeitig oder wenig später als der *Tractus cortico-epistriatus*.

Letztere Daten entstammen Untersuchungen an neugeborenen und etwa 20 Tage alten Blindschleichen. Bei diesen Tieren erhält überhaupt im Vorderhirn zuerst das zum Geruchsapparat Gehörige seine Markscheiden.

Der *Tractus olfactorius septi* ist von Herrick als mediale Riechnervenwurzel beschrieben worden, Meyer hat ihn als basales Randbündel bezeichnet und seinen Verlauf

¹ C. Calleja, La Region olfactoria del cerebro. Madrid 1893.

auch richtig geschildert. Diese Fasern unterscheiden sich durch Ursprung und durch Kaliber sehr gut von der Radiatio bulbo-corticalis. Man sieht sie im ganzen vorderen Teil der Area aus deren Fasergewirr austreten und sich medialwärts in die Scheidewand wenden. Dabei haben sie die stärkere Faserung des basalen Vorderhirnbündels immer dorsal und lateral. Sie laufen dann innerhalb der Septumwand und auch über diese weg schräg aufwärts und treten (siehe Fig. 4, S. 337) von unten und vorne her in die Sagittalfurche ein, welche hier zwischen Septum und Rinde verläuft. So gelangen sie in die Ammonsrinde. Dieser Faserzug, welchen Zuckerkandl längst bei den Säugern beschrieben hat, ist bei allen Reptilien sehr kräftig vorhanden, bei *Lacerta ocellata* und *Varanus*, auch bei den Schlangen mit bloßem Auge am halbierten Gehirne wohl sichtbar und deshalb besonders wichtig weil er eine Verbindung von großer Mächtigkeit zwischen Riechapparat und Hirnrinde darstellend, die stärkste Verbindung überhaupt ist, welche die Hirnrinde der Reptilien mit irgendeinem anderen Hirnteile besitzt.

Aus einem kleinen Zellhaufen der Area olfactoria, der dicht vor dem Nucleus occipito-basalis liegt, sehe ich bei *Tropidonotus* ein Bündelchen entspringen, das sich aufwärts und rückwärts wendet, um in der Scheidewand, nahe deren Commissuren zu verschwinden.

Aus der Area olfactoria ziehen dann marklose — bisher sicher nur bei *Chelone* nachgewiesene — Fasern caudalwärts, wo ich sie bis in die Basis des Mittelhirnes verfolgen konnte, in deren lateralen Partien sie mir verloren gingen. In der Nachbarschaft dieser marklosen Bündel sah ich die Endfäden der Commissura anterior aufzweigen. Sie wanden sich förmlich korkzieherartig um die Bündel herum, ehe sie endeten.

Ebenfalls nur bei *Chelone* habe ich ein Bündelchen markhaltiger Fasern gesehen, das aus dem caudalsten Gebiete der Area rückwärts über das Chiasma hinweg bis in das Mamillare zu verfolgen war.

Am caudalen Ende der Area olfactoria liegt eine besonders große Ansammlung von kleinen und größeren multipolaren Ganglienzellen, die central eine noch dichtere Zellgruppe umschließt, das ist Herricks Nucleus occipito-basalis (Köllikers Nucleus supraopticus bei den Säugern). Anschwellung der Area olfactoria und Kern zusammen soll als Tuber Thaeniae bezeichnet werden, denn aus diesem Gebiete entwickeln sich Fasern, welche den Riechapparat mit Teilen des Zwischenhirnes, mit dem Ganglion habenulae in Verbindung bringen (s. Fig. 5, S. 343). Diese Fasern gelangen alle in die Thaenia thalami. Daß dies Bündel dem Riechapparate angehört, habe ich vor einigen Jahren zuerst nachgewiesen, seitdem gab ich in der vierten

Auflage meiner „Vorlesungen“ weitere Beweise für die Säuger, und schliesslich hat Lothringer dieser Frage eine kleine Monographie gewidmet, welche zu gleichem Schlusse kommt. Mit dem Augenblicke, wo der Ursprung des Hauptteiles der Thaenia aus einem Riechgebiete nachgewiesen war, traten aber alle Kerne etc., zu denen die Thaenia in Beziehung gerät, auch in Beziehung zum Riechapparate. Das Ganglion habenulae und die aus ihm entspringende Faserung, Hirngebilde, welche von Petromyzon aufwärts bis zu den Säugern immer vorhanden sind, die Faserung zum Corpus mamillare und anderes erschien in neuem Lichte; ein grosser Teil der Zwischenhirnteile wurde damit mit einem Male einem bestimmten physiologischen Systeme zugeteilt. Über den Bau des Nucleus occipito-basalis orientiert — soweit er mir klar geworden ist — Tafel III. Aus seinen grossen, weitverzweigten Zellen stammt ein dickes Bündel zum Ganglion habenulae, der Tractus olfacto-habenularis (Taf. I, Fig. 8), der mit anderen Fasern gemischt als Thaenia dahinzieht. In diesen Tractus gehen aber auch Fasern aus der Area selbst ein. Diese hat Meyer als basales Längsbündel zur Thaenia beschrieben. Ein echtes geschlossenes Bündel derart habe ich nun nicht gefunden, aber ich sehe auch weithin aus der Area olfactoria Fasern rückwärts ziehen, die sich mehr und mehr der basalen Aufsenfläche nähern und sich schliesslich dem Tractus olfacto-habenularis zur Thaenia anlegen (Taf. II, Fig. 2 bei „Tuber thaeniae“).

Dieser Tractus olfacto-habenularis (Taf. I, Fig. 8 u. 9) entwickelt sich aus dem erwähnten Bezirke, zieht dann an der occipitalen Seite des Hirnmantels, dicht vor dem Opticus, also in der Spalte zwischen Vorder- und Mittelhirndach, in die Höhe, giebt Fasern in die Ganglia corporis habenulae und scheint dann mit einem Teile seiner Faserung direkt in die Commissura habenulae überzugehen. Er ist bei allen Reptilien bis auf wenige Fasern marklos. Nur bei einem Python war er fast ganz oder ganz mit Markscheiden versehen. Die marklosen Fasern bilden dann in der Commissur auch den mächtigen frontalen Abschnitt. Es sind aber immer auch markhaltige Fasern nachzuweisen, die von der Area olfactoria an bis in die Commissur mit dem Tractus ziehen. Sie halten sich aber stets gesondert lateral von der marklosen Faserung und liegen in der Commissur caudal (bei Alligator ventral).

Es giebt noch einen zweiten Zug aus der occipito-caudalen Gegend zur Thaenia, den Tractus transversalis, Taf. I, Fig. 9. Dieser zieht direkt, nachdem er den Tuber Thaeniae verlassen hat, medialwärts, überschreitet dabei die Faserung aus dem Striatum und legt sich für eine kurze Strecke an ihre mediale Seite. Bald aber entfernt er sich dorsalwärts tretend wieder von ihr und schliesst sich den anderen Thaeniasfasern an.

Ein drittes Bündel zur *Thaenia* ist der *Tractus cortico-habenularis*, Taf. I, Fig. 9. Er entstammt der Fornixfaserung, mit der er ein kleines Stück ventral zieht, um sich dann zu trennen und direkt rückwärts und aufwärts mit den vorhin erwähnten Zügen in das Ganglion habenulae zu ziehen. Er tritt einfach in dessen frontales Ende ein und beteiligt sich, soweit ich sehe, nicht an der *Commissura habenul.* Meyer hat diesen Zug zuerst richtig beschrieben. Auch hier war er begünstigt durch den Umstand, daß er an einer Schlange arbeitete. Denn bei den Schlangen, ganz besonders beim Python, sehe ich den Zug mächtig, während seiner Fasern bei den Eidechsen und bei meinen kleinen Alligatoren nur wenige waren. Bei vielen kleinen Reptilien liegt der caudale Teil des Hirnmantels so dicht an dem Ganglion habenulae, daß es gar nicht zu einem längeren Faserzuge kommt. Man sieht vielmehr ganz direkt aus der Tangentialfaserschicht und aus dem Mark unter der Rinde die Fasern in kürzestem Zuge hinüber zum Ganglion habenulae ziehen.

Schließlich treten 4. aus der Gegend der *Commissura anterior* einige Fasern habenulwärts. Ob sie in das Ganglion eintreten oder sich, wie es öfter schien, in dem Gebiete dicht unter dem *Corpus habenulae* verlieren, wage ich nicht ganz sicher zu entscheiden. Fasern aus der *Commissura anterior* zur *Thaenia semicircularis* — nicht der *Thaenia thalami* — sind zuerst von Ganser und von Bevan Lewis beschrieben worden, später hat sie Honegger wieder gesehen, und ich habe beim Kaninchen und Hunde diesen Zug als „*Commissurenanteil der Thaenia semicircularis*“ bezeichnet, weil da die *Thaenia* noch Fasern anderer Herkunft führt. Wie weit hier ein Homologon vorliegt, ist unsicher geblieben.

Die Zusammensetzung der *Thaenia thalami* aus den verschiedenen Faserkategorien erhellt aus dem Schema S. 243. Auf Schrägschnitten von *Emys* kann man gleichzeitig den markhaltigen und den marklosen Anteil des *Tractus olfacto-habenularis* und außerdem noch den *Tractus transversalis Thaeniae* zur Ansicht bekommen.

Die *Thaeniacommissur* gehört zu den frühesten, markhaltig werdenden Fasern des Gehirnes. Sie ist es schon bei der 20tägigen Blindschleiche, wo außer der Riechstrahlung im Vorderhirne überhaupt noch keine markhaltigen Fasern nachweisbar sind. Ich sehe deutlich den medialen und den lateralen Schenkel, desgleichen die *Commissur* mit Markfasern umgeben.

Erst im nächsten Hefte dieser Beiträge wird des Ganglion habenulae und seiner weiteren Verbindungen zu gedenken sein. Hier kam es zunächst nur darauf an, die Zuzüge aus dem Vorderhirn klar zu stellen.

Den Tractus olfacto-habenularis hat bei den Reptilien zweifellos Herrick zuerst entdeckt und auch in seinem Verlaufe zur Commissura habenularis richtig beschrieben. Er hat aber merkwürdiger Weise die Homologie mit der Thaenia nicht erwähnt, ja den Faserzug mit wechselnden Namen, meist als Schenkel der Supracommissur, einmal gar als Fornix benannt. Herrick ist, wenn ich ihn richtig verstehe, geneigt nur die wenigen Fasern aus der medialen Mantelwand zum Ganglion habenulae, wahrscheinlich nur die aus der Commissura anterior, Thaenia zu nennen. Erst Meyer kommt das Verdienst zu, alle Bestandteile der Thaeniefaserung richtig erkannt zu haben. Er bezeichnet sie als „Zuzüge zur Flügelplatte des Zwischenhirnes.“

Das sind die Grundlinien des Riechapparates bei den Reptilien. Sie sind möglichst präzise dargestellt, aber ich möchte gerne bekennen, daß ihre Entwirrung mich Jahre der Arbeit gekostet hat, und daß mir in hirnanatomischen Dingen nie bisher ein annähernd so schweres Problem begegnet ist. Die Untersuchung mußte sich auf rein anatomische Verhältnisse beschränken. Bei den kleinen, lebend zur Verfügung stehenden Tieren war ein Versuch, sekundäre Degenerationen zu erkennen, ganz ergebnislos. Eine Nachprüfung mit besseren Methoden ist aber nötig, um das sicherzustellen, was auf so schwierigem Wege nur erschlossen ist. Ich habe erst dann meine Aufgabe als gelöst betrachtet, als es gelungen war, alle vorkommenden Schnittbilder unter den einmal erlangten Ansichten richtig zu deuten und vollständig zu verstehen. Möge Niemand erwarten, an einem einzelnen Exemplare irgend eines Reptiles alle Verhältnisse überschauen zu können. Am meisten haben mir die Schnittserien von Golgipräparaten genutzt, deren ich sicher über 30 durchgearbeitet habe. Ferner empfehle ich für das Studium der Radiatio bulbo-corticalis und für dasjenige der Thaeniefaserung Schnitte durch Schlangengehirne in sagittaler Richtung anzulegen und mit der Hämatoxylinmarkscheidenfärbung zu behandeln.

5. Stammlappen. Hirnstamm, Stammganglion.

Meinen früheren Angaben über den Stammlappen habe ich Wesentliches beizufügen. Ich vermag jetzt da Manches besser zu deuten, bin aber überzeugt, daß mir völlige Klarstellung trotz sehr eifriger Bemühens noch immer nicht gelungen ist.

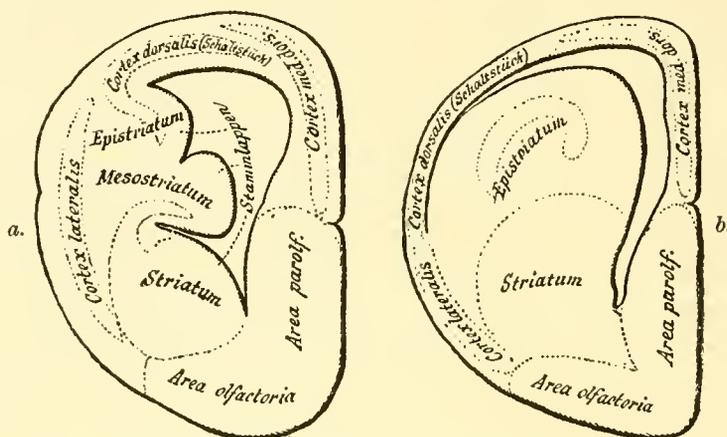
Zunächst anerkenne ich völlig die Berechtigung des von Meyer erhobenen Einwurfes, daß keineswegs Alles, was an der Hirnbasis innerhalb des Mantels liegt, ohne Weiteres als dem Stammganglion der Säuger, dem Striatum, homolog aufzufassen ist.

Wenn man die *Area olfactoria* nicht direkt zum Stammlappen rechnet, sondern wesentlich nur den in den Ventrikel hinein ragenden Körper so bezeichnet, so kann man an diesem zwei in ihrer Entwicklung bei den einzelnen Familien ganz verschiedene Einzelganglien unterscheiden. Ventral, also direkt dorsal von der Riechgegend, liegt, in den frontalen Hirnpartieen besonders gut entwickelt, das *Corpus striatum*, das Stammganglion *sensu stremito*. Charakterisiert ist es durch den Ursprung des basalen Vorderhirnbündels, der in der ganzen Tierreihe aus diesem Ganglion erfolgt. In meinen früheren Veröffentlichungen habe ich den ganzen Stammlappen zum *Striatum* gerechnet und nur für die Eidechsen angegeben, daß ihm dorsal und caudal ein kugelförmiger Kern eingelagert sei. Es hat sich nun gezeigt, daß man bei allen Reptilien eine Gangliennasse abtrennen muß, die dorsal vom *Striatum* liegt und wesentlich in den caudalern Hirnabschnitten mächtig entwickelt ist, und da auch die Außenseite ganz bedeckt. In ihm liegt jener kugelschalenförmige Kern, den ich von den Eidechsen und Schlangen beschrieben habe. Dieser vergrößert sich bei einzelnen Arten, *Varanus* z. B., ganz enorm und, wenn ich die Schnittbilder richtig zurückkonstruiere, bildet er da einen Körper etwa von der Form eines an der Oberfläche mannigfach gefalteten Eies (siehe Tafel II, Fig. 3). Feinerer Bau, Endigung ganz bestimmter Faserung und auch äußere Form, ja bei den Schildkröten tiefe Furchen, gestatten sehr wohl diesen Körper vom Stammganglion abzuschneiden. Trotzdem der Nachweis bereits sicher zu erbringen ist, daß es sich hier um eine Endstätte der Riechfaserung handelt, soll einstweilen der topisch bezeichnende Name: *Epistriatum* gewählt werden.

Bei den Schlangen, den Eidechsen und dem Alligator ragen die beiden Teile des Stammlappens von der Hirnbasis aus frei in den Ventrikel hinein, die Rinde ist nur lateroventral auf eine kurze Strecke ihnen fest verbunden; ein breiter Spalt, ein laterales Horn des Seitenventrikels liegt auf dem größten Teile der Außenwand zwischen Stammlappen und Mantel. Erst unweit der Hirnbasis verschmelzen beide zu einer Masse. Hier grenzen dann Mantel und *Area olfactoria* dicht aneinander. Die Rinde, welche an dieser Stelle in nicht ganz regelmäßiger Lage über den Stammteil des Gehirnes außen hinwegzieht, ist schon von Meyer als besonderer Rindenteil geschildert worden; bei den Vögeln und den Säugern ist sie auch längst als ein Besonderes aufgefallen und als *Streifenhügelrinde* etc. beschrieben.

Anders aber verhält sich das Gehirn der großen Schildkröten. Das *Epistriatum* ist hier nämlich enorm entwickelt und der Stammlappen auf die allergrößte Ausdehnung mit der lateralen Mantelwand verbunden. Es existiert kaum ein laterales Ventrikelhorn. Bei den Schildkröten sind auch *Striatum* und *Epistriatum* durch eine tiefe Furche geschieden.

Das Epistriatum ist hier so enorm entwickelt, dafs es auf eine lange Strecke hin, in den Ventrikel sich umbiegend, überhängt (Fig. 5 u. 6, Taf. II). Auch das Striatum ist sehr grofs. In ihm vermag man bei Emys und Chelone wieder zwei Abteilungen, eine dorsale und eine ventrale, zu scheiden. Die erstere, welche ebenfalls durch eine Längsfurche von der ventralen geschieden ist, mag vorläufig als Mesostriatum bezeichnet werden. Dieser wenig präjudizierende Name ist absichtlich gewählt. Aber ich habe begründete Vermutung, dafs hier jene Teilung des Linsenkernes in Einzelglieder, sich bemerkbar macht, welche bei den Säugern zur Trennung in Putamen und Globus pallidus geführt hat. Dem Putamen und dem Kopfe des Caudatus entspricht, wie die durch die Tierreihe hindurch fortgesetzte Vergleichung und die Beziehungen der abgehenden Faserung zeigt, das Striatum allein.



Figur 6. Typus eines Frontalschnittes durch das Gehirn.
a. einer Chelone. b. einer Eidechse.

Die enorme Entwicklung des Stammganglionapparates bei den Schildkröten, namentlich die Ausbildung eines Mesostriatums und des grofsen Epistriatums, das Verschwinden des seitlichen Ventrikelhornes und das so völlig von dem der anderen Reptilien verschiedene Hirnquerschnittsbild erinnern sehr an das Vogelgehirn. In der That findet man dort ganz ähnliche, nur noch weiter entwickelte Anordnungen. Das Verhältnis von Hirnrinde zu Stammlappen bei den Eidechsen nimmt schon bei den Schildkröten sehr ab zu Ungunsten der Rinde. Das Schildkrötengehirn mit seinem enormen Stamm und der geringen Entwicklung des Mantels ist dem Vogelgehirne ähnlicher als irgend ein anderes Reptiliengehirn. Seine Hauptmasse besteht, ganz wie die des Vogelgehirnes, aus dem enormen Stammlappen, über den sich ein nur kleines Mantelstück legt.

Bei den Eidechsen und Schlangen ist das Striatum nicht durch eine so tiefe Furchung vom Epistriatum geschieden, wie bei den Schildkröten. Aber der feinere Bau beider Teile des Stammklappens und die Faserung gestatten an Schnitten sofort die Trennung.

1. Das Striatum. Aus dem Striatum entspringt immer eine mächtige Faserung, die hinab bis in den Thalamus und in einige kleine, an der Mittelhirnbasis liegende Ganglien verfolgt werden kann. Diese, die *Radiatio strio-thalamica*, welche ich zuerst bei den Reptilien geschildert habe, ist seitdem von allen Seiten bestätigt worden. Es ist mir dann (Ber. d. Deutschen Anat. Ges. Versammlung in Straßburg 1894) der Nachweis geglückt, daß die gleiche Faserung überall in der Tierreihe von den Fischen bis hinauf zu den Säugern sich nachweisen läßt. Degenerationsversuche an Hunden und Vögeln haben diese, schon in dem ersten Hefte dieser Beiträge geäußerte Vermutung bestätigt.

Der weitaus größte Teil des „basalen Vorderhirnbündels“ — so habe ich diese Faserung damals genannt — ist markhaltig, und der Ursprung dieser großen Menge markhaltiger, zumeist recht dicker Fasern auf sehr kleinem Raume giebt dem Striatum immer ein charakteristisches Aussehen. Einige der Fasern sind dünner als andere. Es sind diejenigen, welche in den frontaler gelegenen Thalamusganglien enden. Ihr Kaliber bestätigt das von der Schwalbe gefundene Verhältnis zwischen Weglänge und Kaliber der Nervenfasern. Die weiter hinten hin gelangenden sind dicker. Eine mir zunächst unklare Ausnahme macht der medialste Abschnitt, welcher in das Infundibulum ausstrahlt. Er besteht fast ausschließlich aus feinen Fasern.

Die Golgimethode läßt bei den Eidechsen erkennen, daß das basale Vorderhirnbündel multipolaren Zellen entstammt, deren Axencylinder in einem außerordentlich reichen Flechtwerk von Fasern meiner Verfolgung entging. Nur hier und da hatte ich den Eindruck, daß er unter Abgabe reicher, sich rasch aufästelnder Collateralen basalwärts laufe. Es kommen aber daneben Fasern vor, welche von dem basalen Vorderhirnbündel hier in das Stammganglion eintreten, um sofort sich in dem Reticulum aufzulösen. Ich gestehe, daß ich trotz vielen Suchens in keinem Punkte zu einer weiteren Erkenntnis gelangt bin. Fast das ganze Stammganglion ist von dem Reticulum erfüllt. Die Dendriten der großen Zelle sind dick und nach allen Richtungen hin orientirt (Taf. IV).

Bei den großen Schildkröten, wo zwischen Striatum und Epistriatum jener markfaserreiche Körper des Mesostriatum mit eigenen Ganglienzellengruppen liegt, glaube ich Fasern des basalen Vorderhirnbündels in diesen verfolgen zu können.

2. Epistriatum. Das Epistriatum ist immer die Endstätte einer mächtigen Strahlung aus dem Riechapparate, des Tractus cortico-epistriaticus.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich aus einer Einstülpung der Hirnrinde, welche über den Stammlappen hinweg zieht, entwickelt hat. Die Verhältnisse bei den Schildkröten drängen, wie ich das schon früher entwickelt habe, zu dieser Annahme. Man erkennt bei diesen nämlich leicht, daß eine Rindenplatte, die „dorsale Platte“, von außen oben her kommend auf der Höhe des Stammlappens plötzlich medialwärts umbiegt und nun mit ganz unverändert bleibenden Zellen dessen Oberfläche überzieht (siehe Schema Fig. 6, S. 356 und Taf. II, Fig. 6, Chelone. Dadurch entsteht eine kleine Lücke zwischen der dorsalen und der ihr ventral folgenden lateralen Rindenplatte und in diese Lücke dringen die Tangentialfasern der letztgenannten Rinde so ein, daß ein ganz eigenartiges Bild an dem Spalte entsteht Fig. 5, Taf. II, ein Bild, das mich früher leider zu dem Irrtum verführt hat, daß an dieser Stelle das Homologon der Ammonsrinde zu suchen wäre. Direkt ventral von der Einrollung der dorsalen Rindenplatte liegt die laterale Rindenplatte, die auch noch einen eigenen, nicht mit eingestülpten Tangentialfaserüberzug besitzt. An ihrem ventralen Ende dringt die Riechstrahlung in die Tiefe, welche unter der Rinde nun dorsal laufend in das Epistriatum gelangt.

Die Zellen des Epistriatum unterscheiden sich bei den Schildkröten, soweit ich an *Emys litaria* sehe, gar nicht von denen der Hirnrinde. Es sind die gleichen konischen Gebilde, wie man sie weiter unten für die Rinde beschrieben finden wird. Die Dendritenfortsätze sind ventrikelwärts gerichtet. An der Rinde stehen sie pialwärts. Die Einrollung läßt die veränderte Richtung leicht verstehen (s. Taf. III).

Ein sehr feiner Plexus markhaltiger Nervenfasern sammelt sich im Epistriatum der Schildkröten, nahe dem Übergange derselben in das Mesostriatum. Er stammt zum Teile aus der Commissura anterior.

Ein noch dichter wird im Mesostriatum selbst beobachtet. Faserzüge gelangen aus dem einen in den anderen hinein (Fig. 7, Taf. II).

Die mächtigen, markhaltigen Fasern der Riechstrahlung habe ich bei *Emys* nicht alle mit Silber imprägnieren können. Man sieht ihren Zug sehr gut auf den Fig. 5 u. 6, Taf. II abgebildeten Markscheidenfärbungen.

Bei den Eidechsen und den Schlangen hat sich im Epistriatum der Kugelschalenkern deutlich von der Rinde abgeschieden. Fig. 7, Taf. I, Fig. 2, 3 u. 4, Taf. II geben guten Anschluß über die Formen, welche er annehmen kann. An allen sieht man auch die Riechstrahlung von

unten her in ihn eindringen. Für die Form der Zellen vergleiche man Taf. III. Es sind mächtige Pyramiden, die in mehrfacher Schicht geordnet liegen und ihre starken Dendriten ventrikulwärts aussenden. Um sie herum ist ein so mächtiges Geflecht feiner Axencylinderfasern, das ich nie sicher erkannt habe, wohin zumeist sich der Axencylinder der einzelnen Zelle richtet. Ich hatte mehrfach den Eindruck, das er sich zu dem Plexus von Nervenfasern wendet, welcher den ganzen Körper einer Tangentialfaserschicht gleich überzieht. Dieser Plexus ist bei *Varanus* markhaltig, aber bei den Schlangen, selbst bei *Python*, konnte ich hier keine markhaltigen Fasern finden. Höchst wahrscheinlich enden im Inneren des Epistriatum die Axencylinder aus der Riechfaserung frei, allerfeinst aufgezweigt. Sie verlieren noch unterhalb der Zellschicht ihr Mark und lösen sich dann in einem feinen Flechtwerk auf, welches die Zellen umspinnt. Irgend eine Zellverbindung habe ich nie gesehen. Dies Flechtwerk bildet unter der Tangentialfaserschicht und teils innerhalb, teils unter der Zellschicht einen zweiten dichten Plexus.

Über die Zellen im Mesostriatum der Schildkröten kann ich nichts aussagen, da mir das immerhin beschränkte Material nicht gestattete, so lange mit Versuchen der Golgi-färbung fortzufahren, wie ich es gewünscht hätte. Jedenfalls sind sie alle von einem Plexus markhaltiger Fasern umspinnen, was die Mesostriatumformation sofort auch mit bloßem Auge von der dorsal gelegenen Epistriatumformation abheben läßt. Fasern aus dem basalen Vorderhirnbündel können auch in das Mesostriatum verfolgt werden, namentlich in einen feinen Plexus zumeist längs gerichteter Fasern, der an seiner ventralen Grenze liegt. (Siehe Fig. 7, Taf. II.)

Ein an gleicher Stelle bei Vögeln liegender Plexus ist von Bumm als *Lamina medullaris Nuclei lentiformis* gedeutet worden. Ich behalte aber — um gar nichts zu präjudizieren — den Namen *Plexus corpus mesostriati* zunächst noch bei. Vielleicht gelingt später weitere Homologisierung.

Ziemlich genau an der Grenze von Mesostriatum und Striatum liegt bei den Schildkröten zwischen Stammlappen und lateraler Rinde ein kleiner Kern mit spindelförmigen Zellen. Ich weiß nichts Näheres über seine Beziehungen, erwähne ihn aber ausdrücklich deshalb, weil er auch bei Alligator und *Python* vorkommt.

Bei den Schlangen, dem Alligator und den Eidechsen, giebt es keinen Plexus und kein geschlossenes Ganglion, welches, ventral vom Epistriatum liegend, als Mesostriatum deutbar wäre. Immerhin gelingt es vielleicht später, wenn die Verhältnisse dieses noch ganz dunkeln Gebietes klarer liegen, vielleicht unter Benützung der Lage jenes kleinen Kernes, in den

zerstreuten Ganglienzellgruppen ventral vom Kugelschalenkerne auch das Homologon des Mesostriatum zu finden.

Der Ursprung des basalen Vorderhirnbündels aus dem Striatum und dem Markplexus des Mesostriatums, die Endigung des Riechfaserzuges im Epistriatum sind leicht bei den Schildkröten nachweisbar. Nur für den letzteren muß bemerkt werden, daß er an einigen kleinen Emyssexemplaren nicht markhaltig war. Bei *Chelone* ist er sehr mächtig.

Aus dem Inneren des Epistriatums und aus dessen Tangentialfaserschicht sammeln sich dünne, bei den meisten Reptilien zunächst marklose, bei *Varanus* schon gleich beim Ursprung markhaltige Faserbündelchen an. Sie treten ventralwärts, bilden unter dem Epistriatum eine feine markhaltige plexusartige Lage (Taf. II, Fig. 2 u. 7, Taf. III) und wenden sich dann, zu dickerem Strange gesammelt, medialwärts. Dieser Strang tritt dann als dorsales Bündel der Commissura anterior hinüber auf die andere Hirnseite.

Die Durcharbeitung der im Stammlappen der Reptilien vorkommenden Zellanhäufungen scheint mir deshalb besonders wichtig, weil es nur, wenn sie einmal genau bekannt sind, gelingen wird, das komplizierte Striatum der Vögel zu verstehen und endlich auch der Bedeutung jenes *Globus pallidus* näher zu kommen, welcher wohl der noch am schlechtesten bekannte Teil des Säugergehirns ist.

6. Hirnmantel und mediale Wand. Die Rinde und das Marklager.

(Siehe besonders Tafel III und IV.)

Der Hirnmantel ist überall von Rinde bedeckt. Von außen nach innen gehend vermag man an ihm zu unterscheiden: Molecularschicht, Corticalschicht, Subcorticalschicht und Marklager. Dann folgt das Ventrikel epithel. Die Epithelzellen haben mehrfach aufgeteilte, reich verzweigte Fortsätze, welche die ganze Manteldicke durchziehen und erst unter der Pia enden.

Seit dem Erscheinen meiner ersten Mitteilungen ist das Vorkommen getrennter Rindenabschnitte bei den Reptilien von allen Seiten bestätigt worden. Ich unterscheide mit heute exakterer Nomenclatur als früher (siehe Fig. 6, S. 356):

1. Dorso-mediales Blatt der Rinde, auf der medialen Hirnfläche beginnend und über die Hirnkante weg auf die Oberfläche ziehend, wo es bald endet.
2. Dorsale Platte (Schaltstück), wesentlich auf der dorsalen Seite, etwa da beginnend, wo Nr. 1 endet, aber ventral von dessen Lage und seitlich mehr oder weniger weit hinausreichend. Ihre Länge wechselt nach den Arten.

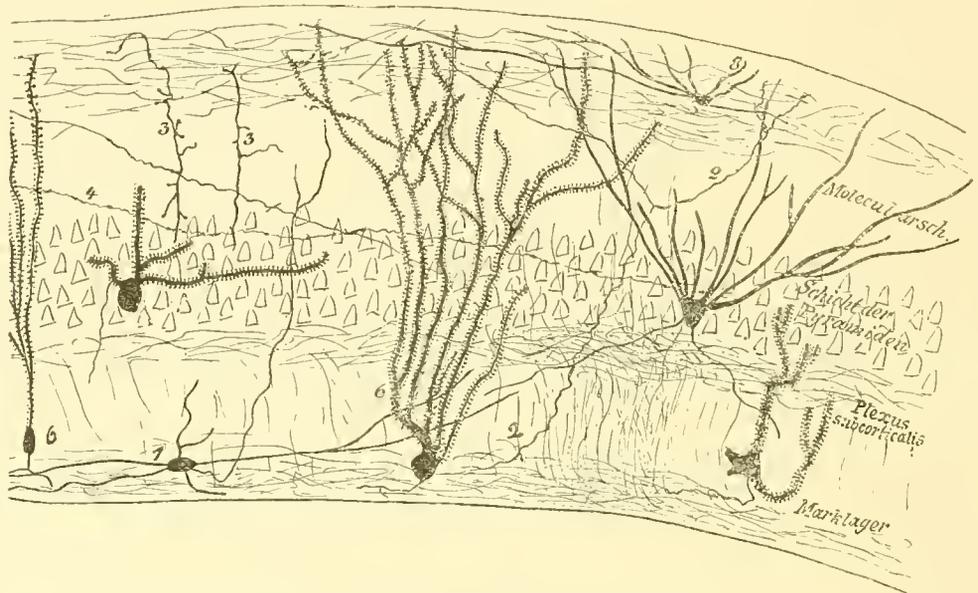
3. Laterale Rindenplatte. Sie liegt wesentlich auf der Aufsenseite des Gehirnes, ist durch einen kleinen Zwischenraum von dem Schaltstücke getrennt und zieht fast über die ganze Aufsenseite hin. Bei den Schildkröten ist sie in ihrer größten Ausdehnung mit dem Stammlappen verwachsen — sog. Streifenhügelrinde —, bei den anderen Reptilien ist sie durch den Seitenspalt des Ventrikels von dem Stammlappen bis weit an die Basis getrennt. Sie geht basal direkt an das Gebiet der Regio olfactoria und frontal direkt an die Riechlappenformation heran.
4. Rinde des *Conus frontalis pallii*. Sie überzieht die Gegend, wo der Riechlappen an das Gehirn stößt, und ist von diesem nicht scharf zu trennen. Sie muß aber von den anderen drei Rindenplatten geschieden werden, weil dies Gebiet einen eigenen caudal und basal gerichteten Faserzug, den *Tractus cortico-(thalamicus?)* entsendet. Die hier liegende Rindenplatte ist bei den verschiedenen Arten nicht gleich scharf von der übrigen Rinde abcheidbar. Man kann aber gewöhnlich ganz deutlich erkennen, daß es sich um eine Platte handelt, die über den frontalen Hirnpol zieht und so gelagert ist, daß sie die hierher reichenden frontalen Enden der anderen Hirnrindenplatten etwas überkappt.

Es ist schon erwähnt, daß alle diese Rindenabschnitte wohl von einander getrennt sind. Das ist wichtig, weil wir hier, wo überhaupt zuerst gut formierte Rinde auftritt, gleich mehrere Abschnitte haben, die der Ausgangspunkt für weitere Entwicklung von Rindenfeldern in der Tierreihe werden können.

Die großen Chelonen, welche ich untersuchte, ließen den Spalt zwischen Nr. 1 und 2 nicht immer, wohl aber sehr gut denjenigen zwischen 2 und 3 erkennen. Es ist möglich, daß hier die Platte 2 fehlt, resp. mit 1 zusammenhängt. Der laterale Teil dieser langen dorso-medialen Platte krümmt sich bald, nachdem er auf die Aufsenseite des Gehirnes übergetreten ist, in die Tiefe, medialwärts und zieht über die Oberfläche des Stammlappens dahin, so die *Epistriatumrinde* bildend. (Taf. II, Fig. 5 n. 6.)

Die Platte 3, die laterale Rinde, reicht bei *Chelone* nur soweit ventral als das *Mesostriatum*; im Bereich des *Striatum* ist mir ihr sicherer Nachweis nicht gelungen. An der Grenze zwischen *Mesostriatum* und *Striatum* lagert sich ihr medial jener S. 359 beschriebene Kern spindelförmiger Zellen an. Bei *Python* und *Tropidonotus* ist mir aufgefallen, daß im Bereich der lateralen Rinde mehrfach eine Anordnung der Zellen zu Nestern sichtbar wird. (Taf. I, Fig. 10.)

Den Aufbau der Rinde selbst, ihre Schichten etc. habe ich in meiner ersten Mitteilung geschildert. Aber damals standen mir noch nicht Methoden zur Verfügung, wie wir sie heute besitzen. Bald nach dem Bekanntwerden der Silberimprägnation habe ich begonnen zu untersuchen, wie weit sich durch dieselbe meine älteren Angaben vertiefen ließen. Ich habe seit Jahren diesem wichtigen Teile des Reptiliengehirnes die allergrößte Aufmerksamkeit gewidmet, aber in den Resultaten bin ich nicht wesentlich über das hinausgekommen, was, während meine Studien noch fortliefen, von den verdienten Brüdern Ramon y Cajal veröffentlicht worden ist. In ihren oben zitierten Arbeiten wird man für manche Details auch mehr finden, als ich hier zu berichten gedenke, wo ich die Rinde nur als Teil des Gesamtgehirnes in ihren Beziehungen zu diesem zeichnen will.



Figur 7. Cortex von Lacerta. Sagittalschnitt.
Kombination mehrerer Präparate.

Meine ältere Schichteneinteilung bleibt zu Recht bestehen, aber die Namengebung muß nach der neu gewonnenen Erfahrung geändert werden.

Das rindenbedeckte Gebiet des Mantels besitzt überall eine breite Molecularschicht. In dieser liegt ein mächtiger Plexus feiner Nervenfasern, welche bei allen kleinen Tieren fast durchweg marklos sind. Bei der Natter, bei Varanus, bei Lacerta ocellata und bei den ganz großen Schildkröten, ferner bei Python fand ich viele markhaltige zwischen- durch (Taf. I, Fig. 8, Taf. II, alle Figuren). Diese Fasern bilden die Tangentialfaser-

schiebt. Im frontalen Gebiete tauchen hier die Tractus bulbo-corticales zu gutem Teil ein und verlieren sich in dem feinen Netze (Taf. III).

Bei *Chelone midas*, wo so viele Tangentialfasern markhaltig sind, erkennt man leicht, daß der Tractus cortico-epistriaticus, indem er, bedeckt von der lateralen Rindenplatte, dorsocaudal zieht, sich oben einsenkt in den Spalt, welchen die laterale und die dorsomediale Rindenplatte zwischen sich lassen. Diese Fasern treten dann von unten her in die letztgenannte Rindenplatte ein. (S. Fig. 5 und 6, Taf. II.)

Die Tangentialfaserschicht ist an den verschiedenen Gebieten des Mantels sehr verschieden stark entwickelt. Am mächtigsten ist sie über der dorso-medialen und über der dorsalen Rindenplatte (s. Taf. III und IV). Es läßt sich unschwer erkennen, daß im caudalen Gebiete keine direkten Züge aus dem Riechapparate mehr vorhanden sind, daß vielmehr die Tangentialschicht Zellen entstammt, die entweder in ihr selbst liegen, oder sich weit entfernt von dem Orte befinden, wo ihre Ausläufer in der Rinde erscheinen.

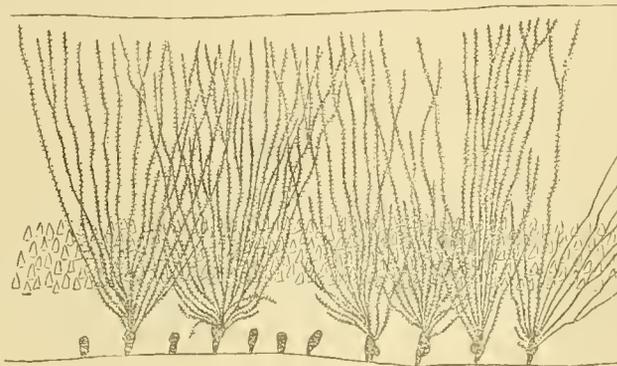


Fig. 8. *Lacerta* Cortex.

Gerüst der Stützsubstanz, ausgehend von den Epithelien der Ventrikel.

Von innen, aus der Gegend des Stabkranzlagers und des subcorticalen Plexus treten eine ganze Anzahl von Fasern durch die ganze Rindendicke zwischen den Zellen aufsteigend in die äußerste Zone. Man kann dieser eintretenden Fasern mehrere unterscheiden: Einige wenige (1 der Fig. 7) stammen aus basal, nahe dem Ventrikel liegenden Zellen, welche sie als Axencylinder verlassen, um auswärts zu biegen. Sie zweigen dann mit wenig Ästen auf. Viel mehr (2) treten aus dem Marklager frei aus und stammen aus Zellen, die irgendwo sonst im Mantel liegen müssen, denn sie sind nie in benachbarte Zellen zu verfolgen. Von diesen, welche meist etwas stärkeres Kaliber haben und alle mit freien Spitzen enden, wird

man annehmen dürfen, daß sie zu den Commissurensystemen gehören, die ja — darauf weisen alle Degenerationsversuche an Säugern hin — Ursprungszellen haben, deren Axencylinder in der gekreuzten Hemisphäre frei aufzweigen. Dann sah ich aber wiederholt bei *Emys* und *Lacerta* Fasern (3), welche die Rindenschicht durchbrechend, auch in der Molecularzone eintreten. Dort aber lösen sie sich nur mit einigen kurzen Seitenästen auf, welche regelmäßig mit einem Knopfe enden. Ihre Herkunft ist mir unklar geblieben. Ebenso ist es mir nicht gelungen, den Ursprungsort langer Fasern (4 der Fig. 7) zu ermitteln, welche direkt dorsal von der Zellschicht der Rinde, also bereits in der Molecularschicht, über weite Strecken dahinziehen, Intracorticale Associationsbahnen?

Es giebt schließlic ein Eigensystem der Tangentialfaserschicht. Dort liegen nämlich vereinzelte Zellen (s. Fig. 7 Nr. 8 und besonders Taf. III), deren dicke Dendriten der Hirnoberfläche etwa parallel laufen und sich erst eine längere Strecke nach Abgang vom Zelleib in wenige Zweige spalten. Ihnen entstammen dünne Axencylinder in mehrfacher Zahl, die sich wieder verzweigen und namentlich ventrikelwärts ihre Aufzweigungen senden. Ganz feine Geflechte variköser Fäserchen, die in der Nähe jener Axencylinder liegen, entstammen ihnen vielleicht. Golgi und die beiden Ramon y Cajal haben für solche Axencylindergeflechte den Zusammenhang mit Zellen erkannt. Hier in der Molecularschicht ist er mir entgangen. Überhaupt ist in den Fällen, wo nicht zufällig die Imprägnation sehr spärlich ist, sehr schwer zu sagen, welche Zellbeziehungen alle die Fasern haben, die innerhalb eines so engen Maschenwerkes liegen, wie es die Molecularschicht der Reptilienrinde erfüllt.

Zudem ist dies Faserwerk gar nicht immer, selbst wo es gut imprägniert ist, wohl erkennbar. Es giebt nämlich noch ein anderes, sehr mächtig entwickeltes Element in der Molekularschicht; das sind die langen, weithin aufgezweigten Dendritenfortsätze der nächstfolgenden Schicht, der Schicht der Rindenpyramiden. Diese Fortsätze stehen außerordentlich dicht. Gleich dem Geäste eines Eichwaldes im Winter strecken sie, nach allen Seiten sich mit benachbarten Fasern überkreuzend, ihre langen Linien aus. Sie sind nicht glatt, sondern durchweg mit feinen Auflagerungen besetzt, die fast immer die Form allerfeinster, kurz gestielter Kölbchen haben. Die Möglichkeit zu Contacten von Rindenpyramidenanteilen und Anteilen der in die Molekularschicht eingetretenen Systeme ist deshalb eine unendlich große. S. Ramon y Cajal hat zuerst auf diesem Punkt aufmerksam gemacht. Es ist absolut neu für mich und erstaunlich gewesen, als ich erkannte, welche Fülle von Verbindungsmöglichkeiten schon in einem so relativ tiefstehenden Gehirne möglich ist. Ich bitte den Leser, einen Blick auf Tafel III und IV zu werfen. Er wird

dann mein Erstaunen teilen, wenn er mit S. Ramon y Cajal und mir der Ansicht ist, daß die feinen Fasern Leitungswege für seelische Vorgänge abzugeben wohl geeignet sind.

Die zweite Rindenschicht ist diejenige der Rindenpyramiden. Diese Zellen haben in allen drei Rindenplatten im Prinzip den gleichen Bau, sie unterscheiden sich nur dadurch von einander, daß die Zellen der lateralen Platte kleiner und mit sehr viel mächtigerem Dendritenwerk versehen sind (s. bes. Taf. IV), als die in den anderen beiden Platten liegenden. Es handelt sich immer um in mehrfacher Schicht liegende konische und polygonale Formen, deren reichliche Dendriten in basilare und apicale eingeteilt sein mögen. Der basilaren sind immer relativ wenige, die nach allen Richtungen der Manteloberfläche hin orientiert sind. An den Zellen der lateralen Platte sind besonders wenige vorhanden. Es sind dicke Ausläufer, die sich näher oder entfernter von der Zelle aufzweigen. Die apicalen Dendriten gehen an den meisten Zellen der mediodorsalen und der dorsalen Platte einfach ab, ziehen gegen die Molekularschicht hin und zweigen erst dort rasch zu einem enorm dichten Geäste auf, von dem jeder Zweig noch mit unzähligen feinen Endknöpfchen besetzt ist. All das taucht in das Faserwerk der Molekularschicht ein. Die Zellen der lateralen Platte zweigen den apicalen Fortsatz sofort auf, nachdem er von der Zelle abgegangen ist. Am Pole, welcher dem apicalen entgegengesetzt ist, geht jedesmal an der Zelle oder dem ihr benachbarten Teile eines Dendriten der Neurit ab. Soweit ich sehe, ziehen die Neurite zumeist in das feine subcorticale Flechtwerk und zum Teil durch dieses hindurch in den Stabkranz, oft unter dichotomischer Teilung (6 d. Fig. 7). Nur hier und da erhebt sich ein Axencylinder hinauf zur Molekularschicht. P. Ramon y Cajal beschreibt verschiedenes Verhalten für einzelne Axencylinder, Verlauf dahin und dorthin, zumeist in das Commissurengebiet etc. Mir sind an meinen Imprägnationen nicht so viele weithin verlaufende Axencylinder begegnet, daß ich Sicheres über den Verlauf der einzelnen aussagen möchte. Da fast jeder Neurit sich auch noch teilt, sobald er im Stabkranzgebiete ankommt, da fast jeder zudem noch massenhafte Collaterale in das subcorticale Flechtwerk abgibt, wird die Verfolgung recht unsicher und schwierig. An einigen Stellen kann man aber Sicheres sehen, so vor allem an den Zellen der mediodorsalen Platte. Sie schicken ihre Neurite in schön klarem, geschlossenem Zuge hinaus in das Riechbündel und in andere hier abgehende Faserzüge. Besonders leicht bekommt man beweisende Bilder an Frontalschnitten durch das caudalste Mantelgebiet, wo viele Commissurenfasern entspringen (s. Taf. IV).

Es gibt unter den Pyramidenzellen der Hirnwand allerlei Formen. Ich habe deren viele in den Tafeln und in Figur 7 abgebildet, enthalte mich aber der Beschreibung, zumal

man solche bei Pedro Ramon y Cajal ausführlich genug findet. Ich enthalte mich auch deshalb einer auf die Form hin gemachten Einteilung, weil ich glaube, daß die Golgimethode mit ihren Silhouettenbildern hierzu nicht ausreichend ist. Die Zellen in der Hirnrinde müssen nach der Nissl'schen Anilinfarbenmethode einmal studiert werden. Es ist eine eigene, sicher lange Zeit in Anspruch nehmende Arbeit, die zu leisten mir später vielleicht vergönnt ist.

Dicht unter den Rindenzellen liegt ein Flechtwerk feiner Fasern, der *Plexus subcorticalis* (siehe Taf. III). Er entspringt den Axencylindern der Pyramiden, wohl zumeist deren Collateralen. Außerdem enthält er Fasern aus unregelmäßig zerstreut liegenden polygonalen, vielfach mit ihren Dendriten sagittal gestellten Zellen. In ihn münden, nahe dem Stirnpol, auch Riechstrahlungen, ganz wie in den *Plexus tangentialis*.

Der *Plexus* geht unmittelbar in das Marklager über. Auch innerhalb dieses finden sich noch Pyramidenzellen und jene Zellen mit zur Ventrikelwand parallelen Dendriten (Fig. 1, Fig. 7 und Taf. III).

Die Stabkranzfaserung enthält nicht nur die aus den Rindenzellen über ihr stammenden Fasern sondern eine sehr große Anzahl von solchen, die, aus entfernt liegenden Gebieten stammend, durch sie in die Rinde eintreten. Auf Tafel III erkennt man am caudalen Mantelpole gut eine große Anzahl solcher eintretender Fasern, die nicht an Zellen herangehen.

Das Marklager unter der Rinde ist nur bei den größeren Arten wirklich vorwiegend aus markhaltigen Fasern zusammengesetzt. Bei den kleineren und bei allen Schildkröten begegnet man nur wenig markhaltigen Zügen da, aber einer großen Menge noch markloser. Zum Studium empfehle ich die Schlangen, dann *Lacerta ocellata* und *Varanus*. An diesen ist im wesentlichen von mir die Zusammensetzung studiert worden. Unsere kleinen einheimischen Eidechsen besitzen nur wenig markhaltige Fasern, die, zumeist in die Tangentialschicht hinauftretend, gut zum Beweise der oben erwähnten Abstammung von Tangentialfasern aus dem Marklager dienen können (Taf. II an vielen Figuren gut sichtbar).

Die Mehrzahl der Marklagerfasern bei den Reptilien gehört Commissurensystemen an, die Minderzahl einigen Stabkranzbündeln. Es bedarf sehr sorgfältiger Untersuchungen, besonders solcher an Sagittalschnitten, um die Abstammung der einzelnen Teile festzustellen.

Die meisten Fasern sind caudalwärts gerichtet in ihrem Verlaufe. Sie streben unter der Rinde dahinziehend in der Richtung nach dem Markfeld der Innenwand. Dort gelangen sie an die Oberfläche und verlaufen nun als Commissurenbündel hinüber zur anderen Hirnhälfte oder als Fornix zum Mamillare oder zum Ganglion habenulae. Dazu kommen noch

ein Bündel aus dem Polus frontalis zur Hirnbasis in dem Zwischen- oder Mittelhirn, und ein über das Septum ventralwärts verlaufendes, im Mittelhirn endendes System. Dem Marklager nahe am Stirnpol mischt sich dann noch das System des Tractus cortico-epistriatus und cortico-olfactorius bei, da es eben aus der Rinde an der Basis des Riechlappens zu gutem Teile entspringt. Dann wäre noch als in das Mark der mediodorsalen Rindenplatte eintretend der Tractus cortico-olfactorius septi zu erwähnen. Alle diese Züge setzen natürlich ein nicht geringes Fasermaterial zusammen. Man wird sie weiter unten einzeln geschildert finden. Hier sei nur erwähnt, daß in den bisherigen Untersuchungen des Reptiliengehirnes der subcorticalen Lage des Marklagers nicht genügend Berücksichtigung geschenkt worden ist. Wahrscheinlich weil sie eben an kleinen Tieren kaum sichtbar und an großen außerordentlich schwer entwirrbar ist.

Die Faserung des Marklagers verläßt die Hemisphäre auf verschiedenen Wegen. An der Stelle des Markfeldes der Innenwand treten die Commissurensysteme heraus, um die andere Hirnhälfte zu gewinnen. Hier taucht auch der Tractus cortico-mammillaris und der Tractus cortico-habenularis des Fornix aus der Tiefe.

Ventral, mit den Fasern des basalen Vorderhirnbündels gemeinsam, zieht unter den Commissuren hinweg der Zug aus dem Stirnpole, mit der erwähnten Faserung zusammen das Homologon resp. erste Auftreten einer Hirnschenkelhaubenfaserung darstellend.

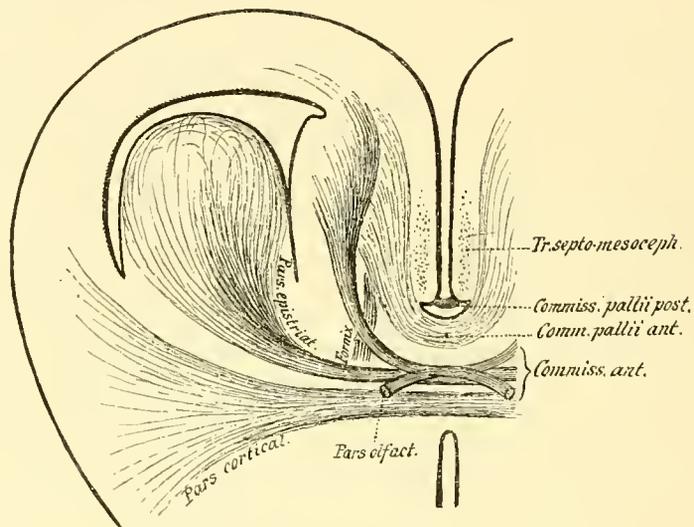
Dem Reptilien- und Vogelgehirn speziell gehört die Faserung des Tractus septomesencephalicus an, welche an dem Septum herabzieht und sich unten um den Hirnschenkel herumschlägt.

Im Marklager des Vorderhirnes bleibt die ganze dem Riechgebiete angehörige Faserung. Außer ihr habe ich keine lange intercorticale, markhaltige Faserung bisher gefunden. Es ist, soweit ich sehe, bei den Reptilien noch nicht zur Ausbildung von Associationsbahnen gekommen, die — langen Verlaufes — Teile einer Hemisphäre unter sich verbinden. Aber ein Blick auf die Abbildungen der Tafeln III und IV lehrt, daß wohl die Möglichkeit zu gemeinsamem Wirken verschiedener Rindencomplexe oder zum Ansprechen des einen von dem anderen her gegeben ist. Die Faserung der Molecularschicht und diejenige des subcorticalen Plexus sind zu solcher Leistung geeignet.

7. Faserung aus der Rinde.

1. Die Commissuren. Nirgendwo zeigte sich besser der große Nutzen guter Methoden, als in der Entwirrung der Fasermassen, welche von Anderen und mir bisher als Commissura anterior, Fornix, Commissura olfactoria, Balken etc. beschrieben worden sind.

Im wesentlichen waren eigentlich sicher bisher nur die Mittelstücke der hierher gehörigen Faserbündel bekannt, auf eine kürzere oder längere Strecke waren sie aber doch nach den Seiten hin verfolgt. Die Angaben, welche Teile kreuzen, welche sich frontalwärts begeben, wechseln außerordentlich, einzelne Teile, so die aufsteigenden Äste, sind überhaupt, trotzdem sie hier und da gesehen und beschrieben wurden, den meisten späteren Untersuchern wieder entgangen. Richtig und vollständig hat eigentlich früher nur Bellonci — bei *Podarcis muralis* — die Commissuranteile beschrieben; richtig abgebildet und weiter verfolgt sind sie nur bei Pedro Ramon y Cajal, der aber nicht alle Teile näher beschrieben hat. (Vergl. Fig. 1, S. 319.)



Figur 9. Das Commissurensystem der Reptilien

Alle Commissuren auf eine Ebene projicirt. Ihre wahre Lage zu einander giebt am besten Fig. 4, S. 337 wieder, außerdem die Figuren der Taf. I und II.

Das System der Commissura anterior besteht aus einer Mehrzahl von marklosen und einer Minderzahl von markhaltigen Fasern. Wesentlich nur die letzteren sind meist beschrieben, von den anderen bekommt man bei allen Färbemethoden, außer bei der Silberimprägnierung, nur undeutliche und seitlich verwaschen endende Bilder.

Die Durcharbeitung des gesamten Materiales mit möglichst mannigfacher Methodik, ganz besonders aber einige in Golgibehandlung vortrefflich gelungene Gehirne, gestatten mir über die Commissuren das Folgende sicher anzusagen:

Die Commissura anterior besteht aus mindestens drei Anteilen:

1. Ein *Ramus transversus corticalis* verbindet die Rinde im ventralen Gebiete der lateralen Rindenplatte. Er ist der mächtigste und am meisten caudalliegende Ast der Commissur. Seine Ausbreitung beiderseits ist breit pinselförmig, und es gehen die Fasern im Geäste medial von der Rinde, also etwa an der latero-ventralen Grenze des Striatum verloren.

2. Der *Ramus connectens Corporis epistriati*. Er liegt frontal von dem vorigen, ist etwas weniger kräftig als dieser und endet beiderseits mit prachtvoller Aufsplitterung im Corpus epistriatum. Seine Fasern dringen zum Teil zwischen den Zellen des Epistriatum hindurch auf die Oberfläche dicht unter das Ventrikelepithel und da bilden sie einen schönen Plexus. Dies Bündel ist bei den kleineren Reptilien nicht markhaltig, aber obgleich es z. B. bei den Lacerten marklos ist, oder doch nur wenige markhaltige Fäserchen enthält, finde ich es bei *Varanus* markhaltig, allerdings mit sehr dünnen Scheiden. Bei *Varanus* ist der ganze Plexus von Fasern über dem Epistriatum, ein reines Stratum zonale des Epistriatum, markhaltig, und die allermeisten Fasern gehen in die Commissur (Tafel I, Figur 7, Tafel II, Figur 2, Tafel III).

3. Der *Ramus connectens Lobi olfactorii*. Dieser Zweig, der von allen Autoren in seinem frontalen Abschnitt richtig gesehen wurde, entstammt mit seinem caudalen nicht etwa, wie meist angenommen wird, einem der beiden eben erwähnten horizontalen Zweige, sondern er ist ohne Schwierigkeit aus der medialen Rinde abzuleiten, wo er herabzieht bis in die Commissurhöhe, um dann zu kreuzen und die Kreuzungsschenkel nach dem Riechlappen hin zu senden. Ihrem Querschnitt begegnet man weiter frontal immer wieder; immer weiter rückt er der Basis zu, und schliesslich geht er im Riechlappen und auch im Riechfelde verloren (Taf. I, Fig. 3—6, Fig. 10, Taf. II, Fig. 5 u. 6). Seine Fasern sind stark und immer zu einem Teile markhaltig.

Die Figur 9 giebt eine Kombination aller Teile der Commissura anterior wieder. Sie ist direkt nach Präparaten gezeichnet, aber so, dafs alle Schnitte auf eine Ebene gelegt sind.

Über das Ende des *Ramus connectens corticalis* habe ich schon gesprochen. Der *Ramus connectens Corporis epistriati* löst sich beiderseits in dicke Endäste auf, die etwas auseinander fahrend die Oberfläche und das Innere, wesentlich aber die Oberfläche, des Epistriatums umgreifen und mit derjenigen der anderen Seite irgendwie verbinden. Ein auferordentlich feines Faserwerk (Taf. III) erschwert das Erkennen der letzten Aufzweigung dieser Nervenfädchen. Dies Faserwerk entstammt den Zellen im Epistriatum, dem *Tractus cortico-epistriaticus* und den Commissurenfasern, wenigstens ist mir bisher keine ordentlich

sichere Auftrennung gelungen. Der Ramus connectens Lobi olfactorii entspringt, wie oben erwähnt, aus der Rinde an der medialen Seite des Gehirnes. Er entwickelt sich aus dem immer stark verdickten medialen und dorso-caudalen Abschnitte der Hemisphärenwand und zieht hinab zur Kreuzung. Seine Fasern stehen in Beziehung zu einem ungemein feinen Netzwerke, das besser als durch Beschreibung durch die Figur 1, S. 319 zur Kenntnis kommen wird. Gerade an der Stelle, wo diese Fasern herabziehen, wenden sich aus der Rinde noch viele andere Bündel ventralwärts resp. treten Bündel in die Rinde ein. Mit der Markscheidenmethode ist hier wirklich — wenn sie gut ausgeführt ist — keine Abscheidung der verschiedenen Abschnitte möglich und Meyer hat ganz Recht gethan, die ganze Fasermasse zunächst unter einheitlichem Namen zusammen zu beschreiben. Die Golgimethode zeigt aber mehr. Man erkennt durch sie, daß sich die Bündel wohl abscheiden lassen, weil in den meisten Präparaten immer nur das eine oder das andere schön geschwärzt ist. Dieser Zweig der Commissur enthält immer (Taf. I, Fig. 5, 6, 10) neben den markhaltigen einen Kern von marklosen Fasern. Das Ganze zieht frontalwärts, und in der Area olfactoria sowohl als im Lobus — aber nicht im Bulbus — fahren die einzelnen Züge auseinander. Bei den großen Schildkröten — wo die markhaltigen Bündel besonders dickfaserig sind, erkenne ich besonders gut — (Fig. 5 und 6, Taf. II), wie sich die Fasern der Commissur hakenförmig und pfropfzieherförmig um die Längsbündel und die Fasern des Netzes innerhalb der Endstätten herumschlagen. Wie das wirkliche Ende ist, das vermögen vielleicht einmal Golgipräparate zu zeigen: mir ist isolierte Imprägnation, die allein in so faserreichem Gebiete einen Schluß gestattet, nicht gelungen. Man muß sich die Endausbreitung dieses ganzen Commissurenzweiges als fächerförmig denken, wobei die Peripherie des Fächers an der Hirnbasis im Riechgebiete liegt, während der Stil eben vom Stamm der Commissur gebildet wird.

Wenn auch dem bisherigen Sprachgebrauch folgend, nur dieser eine Ast speziell als Commissur der Riechlappen bezeichnet worden ist, so ergibt eine leicht anzustellende Betrachtung doch sofort, daß von Zweigen des ganzen Systemes der Commissura anterior nur solche Gebiete verbunden werden, welche irgendwie zum Riechapparate in anatomischer Beziehung stehen. Der speziell als Rindenast bezeichnete Anteil endet in einem Rindengebiete, wo die letzten Ausläufer der Tractus bulbo-corticales liegen, der Ramus epistriaticus verbindet die Epistriata, wo ein so mächtiger Teil der Riechstrahlung endet, und der an der Innenwand aufsteigende Teil der eigentlichen Riechcommissur entstammt Rindengebieten, wo die Radiatio cortico-olfactoria endet.

Zug aus der Commissura anterior zum Ganglion habenulae. Auf feinen Sagittalschnitten — *Coronella laevis*, *Varanus* — erkenne ich mit aller Sicherheit, daß aus der Commissurengegend, wahrscheinlich aus der Commissura anterior, ein feiner, nur aus einigen Fäserchen bestehender Zug rückwärts zieht. Er ist bis in die Gegend des Ganglion habenulae zu verfolgen. Auf seinem Zuge schließt er sich den medialsten Thaeniabündeln an. Bei Säugern kommt ein Faserzug gleicher Richtung und Abstammung vor, der aber die *Thaenia thalami* verläßt, um in der *Thaenia semicircularis* als Commissurenbündel der *Thaenia semicircularis* einherzuziehen. Der eben beschriebene Zug mag einstweilen *Tractus commissuro-habenularis* heißen. Es wurde schon oben bei Besprechung des *Thaenia* dieses Bündels gedacht.

Dieser den allgemeinen Verhältnissen entsprechenden Schilderung, seien einige Punkte beigelegt, die sich hier und da bei einzelnen Arten ergeben haben.

Sehr auffallend ist die relative Dünne der zur Commissura anterior gehörenden Züge bei der großen *Chelone midas*. Es sind hier auch die einzelnen Abschnitte nur schwer zu unterscheiden — falls nicht etwa eine zufällig abweichende Schnittrichtung hier mich zu Irrtümern verleitet. Prüfung an weiterem Material ist erwünscht.

Bei Python ist es mir fraglich geblieben, ob der caudale Abschnitt der *Ramus connectens Lobi olfactorii*, also der im Mantel aufsteigende, sich wie bei den anderen Reptilien kreuzt. An dem von mir auf sagittalen Schnitten studierten Exemplare war er der einzig markhaltige. Es konnten aber gerade an den ganz medialen Schnitten keine markhaltigen Fasern gefunden werden. Man erhielt den Eindruck, daß dies Bündel sich zwar ganz, wie bei den anderen Reptilien aus der medialen Hirnwand entwickle, daß es aber ungekreuzt weiter nach vorn zum Riechlappen laufe. Da diesem Zuge bei der großen Schlange sehr viele marklose Fasern beiliegen und ich von Python keine Golgipräparate habe, so besteht eben die Möglichkeit, daß nur die markhaltigen Fasern ungekreuzt bleiben, daß aber unter den marklosen die gekreuzten zu suchen sind. Leider war an dem zweiten, frontal geschnittenen Exemplar gerade die hier wichtige Gegend durch einen Einschnitt verdorben, der behufs guter Erhärtung am frischen Exemplar ganz überflüssiger Weise gemacht worden war.

Commissura pallii anterior und *Commissura pallii posterior*-Psalterium. Dorsal von dem System der Commissura anterior findet man bei allen Reptilien ein mächtiges, hufeisenförmig beide Hemisphären verbindendes Fasersystem. Mit Osborn habe ich es früher als Balken bezeichnet. Das war, wie mich die von Meyer geäußerte Kritik, der sich neuerdings (für die Säuger) E. Smith anschließt, belehrt hat, ein falscher Schluss. Die genannten Autoren haben ganz recht, wenn sie hervorheben, daß für die Benennung „*Corpus callosum*“ nicht so sehr die Lage über dem Ventrikel, als namentlich auch die Beziehungen wichtig sind, in welchen die lateralen Zweige zur Rinde stehen. Muß die Rinde an dieser Stelle als Ammonshorn angesehen werden, so wären Commissurenverbindungen derselben nicht dem *Callosum*, sondern dem *Psalterium* zuzurechnen

Bei den Monotremen, wo man (Symington, E. Smith) sehr gut erkennt, daß alle Commissurenfasern zu dem Marke eines typisch gebauten Ammonsbornes in Beziehung stehen, ist der Nachweis leicht erbringbar, daß eine andere Mantelcommissur, also ein Callosum, fehlt, daß diese Tiere nur ein Psalterium haben. Da ich nun glaube, zeigen zu können, daß an der medialen Seite des Reptilienmantels nur Riechrinde liegt, so muß die Commissur daselbst auch nur als eine solche zwischen zwei Ammonsgebieten angesehen werden, also als ein Psalterium. Wenigstens so lange, als nicht der Nachweis erbracht ist, daß das in Rede stehende Gebiet der Reptilienrinde noch größere Anteile andersartiger Rindenfelder enthält.

Man kann nun zwei Commissuren am ventralen Mantelrande hier unterscheiden, eine vordere und eine hintere. Nur die erstere ist konstant. Ich acceptiere, um keiner Deutung durch den Namen vorzugreifen, trotzdem ich beide für zum Psalterium gehörig einstweilen ansehe, die von Meyer eingeführten und von Rabl-Rückhardt aufgenommenen Namen einer *Commissura pallii anterior* und *posterior*. (Fig. 4, S. 337, Fig. 9, S. 368.)

Commissura anterior pallii. (Taf. II, Fig. 1 und Fig. 10 S. 373.) Unter den zahlreichen Fasern dieses mächtigen Bündels sind immer nur ganz wenige markhaltige: nur bei *Varanus* ist der größte Teil markhaltig. Bei den Schildkröten hat diese Commissur nur eine relativ schwache Ausdehnung. Nur die Golgimethode zeigt, wie sich seitlich die Fasern der vorderen Palliumcommissur in das Marklager verlieren. Sie scheinen da nicht weit zu ziehen, vielmehr früh schon sich in dem subcellularen Plexus aufzulösen. Da aber an gleicher Stelle viele andere Fasern herabziehen, ist ein Irrtum nicht ausgeschlossen. Die vordere Mantelcommissur habe ich bei allen meinen Reptilien gefunden. Anders ist es mit der

Commissura pallii posterior. Diese fehlt sicher den Schildkröten und wahrscheinlich den Schlangen. Sie ist vorhanden bei den Eidechsen und Blindschleichen, bei *Varanus* ist sie sogar sehr stark entwickelt (vgl. Fig. 4, S. 337, Fig. 10, S. 373 und Fig. 11, S. 374). Es ist das die gleiche Commissur, welche ich früher schon mit Rabl-Rückhardt als *Commissura fornicis* bezeichnet habe. Sie stammt nämlich mit einem Teile des Fornix aus den Zellen am medialen und am occipitalen Mantelgebiete, wohin man ihre Züge sehr gut an Frontalschnitten verfolgen kann. Wahrscheinlich handelt es sich um die Axencylinder langer Pyramiden.

Die caudale Mantelcommissur liegt direkt vor der Stelle, wo die Hirnwaud sich zum Plexus verdünnt, wie ich das schon in meinen ersten Mitteilungen gezeichnet habe.

Ihre Züge bilden ventral die Mantelgrenze und liegen direkt hinter dem Markfeld der Scheidewand.

Die Hervorragung, welche sie zusammen mit den weiter vorn der Rinde an gleicher Stelle entquellenden Fasermassen macht, ist es, welche ich früher als Fornixleiste bezeichnet habe. Dieser Name ist mehrfach mißverstanden worden. Meyer hat z. B. gemeint, ich verstehe darunter das Septum pellucidum. Die Fasermasse aber liegt dorsal vom Septum pellucidum und deckt sich mit dem ventralen Teil dessen, was ich nun Markfeld der Innenwand nenne. Fornixleiste ist aber deshalb keine so schlechte Bezeichnung für sie, weil in der That alle hier zu Tage tretenden Fasermassen entweder in den Fornix oder in die Mantelcommissuren gelangen, welche das Ursprungsgebiet des Fornix verknüpfen und nur zu einem ganz geringen Teil in die Commissura ant. ziehen.

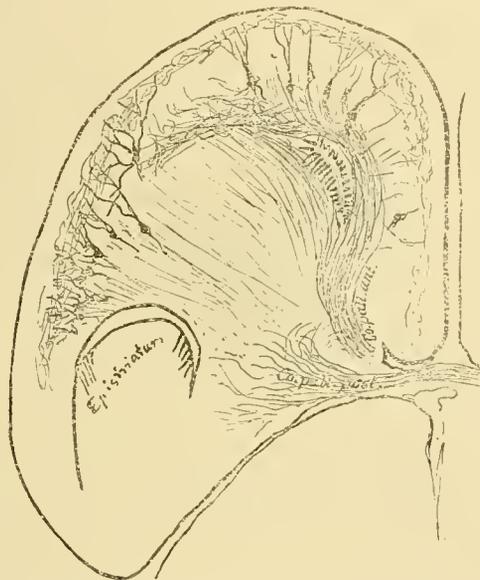


Fig. 10. Commissura pallii posterior. Golgipräparat von der Eidechse.

2. Der Fornix: Tractus cortico-mamillaris und Tractus cortico-habenularis. (Taf. I. Fig. 7, 8, 9, Taf. II, Fig. 1.) Schema s. Fig. 5. S. 343.

Aus der mediodorsalen Rinde entwickelt sich bei allen Reptilien, welche untersucht wurden, ein Fornix. Fächerförmig aus der ganzen Innenwand entspringend, vereinen sich die Fasern dicht hinter und über der Commissura anterior zu einem gut geschlossenen Bündel. Dieses wendet sich sofort caudal- und ventralwärts und endet in der Gegend hinter dem Chiasma, wo eine Ganglienzellansammlung als Corpus mamillare später zu schildern ist. Ich habe bisher die Fasern des Tractus cortico-mamillaris nicht

in das Ganglion hinein verfolgt, sondern sie immer dicht dorsal von demselben verloren. Vielleicht werden sie da so dünn, daß sie nicht mehr richtige Markscheidenfärbung geben, denn um ein markhaltiges Bündel handelt es sich immer. Nur selten ist — so bei den Schildkröten und bei einer *Tropidonotus* — die Mehrzahl der Fornixfasern marklos gefunden worden. Die Fornixfaserung liegt nicht ganz medial, sondern lateral, dicht an dem Endstück des *Ramus connectens lobi olf. der Commissura anterior*. Sie kann, da sie auch etwas caudaler besonders mächtig ist, wohl von diesem, ja auch in der medialen Wand aufsteigenden, Zuge abgeschieden werden. Wahrscheinlich nimmt sie Fasern aus der ganzen Innenwand auf. Ich konnte nie sicher ermitteln, ob in den Fornix gekreuzte Fasern gelangen.

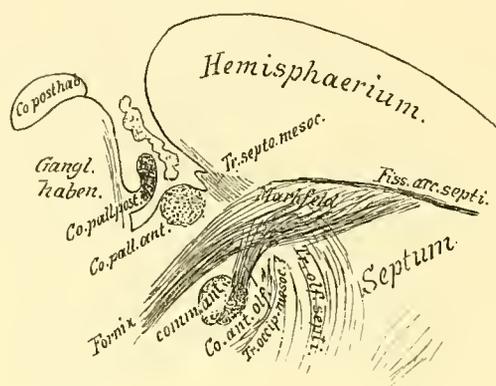


Fig. 11. Sagittalschnitt von *Varanus*. Nicht schematisiert.
(Erklärung im Texte.)

Dieses bei einigen Tieren, *Varanus* z. B., besonders mächtige Bündel dicker Nervenfasern zieht also über die *Commissura anterior* weg und hat über sich die *Commissura pallii anterior*, während die *Commissura pallii posterior* caudal und dorsal bleibt. Ein Schnitt von *Varanus*, der etwas seitlich von der Mittellinie angelegt ist, also im Vorderhirn das Markfeld der Scheidewand, im Zwischenhirn das *Ganglion habenulae* trifft, giebt sehr guten Aufschluss über die Lage des Fornix innerhalb dieser Gegend.

Es ist nicht so leicht, den Verlauf des Fornix ganz zu übersehen. Jahre hat es bedurft und vieler hunderte von Präparate, ehe ich mit Sicherheit das oben über ihn Gesagte festzustellen vermochte. Die unsicheren Angaben in der Litteratur beweisen, daß es anderen Arbeitern auch nicht besser ging. Die erste Schwierigkeit liegt in der Erkennung des Ursprunges mitten unter all den Fasermassen, die sich dorsal von der Sagittalspalte aus der

Rinde entwickeln. Tritt hier doch das Riechbündel ein und treten eben da doch die Fasern der *Comm. ant.*, wenigstens ihres *Ramus olf.* herab, sammeln sich doch die Fasern der *Commissura anterior* und *posterior pallii* im gleichem Gebiete und wird doch das Ganze von Zügen überdeckt, welche der *Radiatio septo-mesocephalica* angehören (vergl. Fig. 4, S. 337). Sagittalschnitte, namentlich die von den großen Schlangen und von *Varanus*, von dem ich drei Serien völlig durcharbeitete, liefen klare Erkenntnis erwachsen. Eine zweite, noch größere Schwierigkeit wird durch die zahlreichen Faserzüge im Zwischenhirn gegeben, welche der Fornixfaserung parallel laufen. Ich habe deshalb erst, nachdem das Zwischenhirn mir gut bekannt war, hier die Fornixfaserung ganz sicher stellen können.

Zur Erleichterung für Nacharbeitende will ich hier die Züge aufzählen, welche in Betracht kommen. Ein Teil ist Fig. 2, Taf. II sichtbar. Die Fornixfaserung ist von diesen Zügen der am weitesten medial gelegene, aber einige liegen ihr so dicht an, daß sie kaum als wesentlich lateraler bezeichnet werden können.

Zunächst ziehen frontal von der *Commissura anterior* die Fasern des *Tractus septo-mesocephalicus* herunter, dann liegt dicht caudal vom Fornix der *Tractus thalamo-mamillaris* aus dem *Ganglion anterius* des Zwischenhirnes. Etwas von diesem entfernt, und über das *Ganglion rotundum* des Zwischenhirnes dorsal wegziehend, erkennt man den *Tractus habenulo-peduncularis*: diese drei Züge alle in ganz gleicher Verlaufsrichtung wie die Fornixfaserung und alle drei sehr nahe der Mittellinie. Weiter lateral können auf Sagittalschnitten zu Verwechslung veranlassen: ein Zug aus dem *Nucleus praetectalis* zum *Ganglion ectomamillare*, der dicht unter der *Opticusfaserung* diese gerade in ihrem Verlaufe kreuzt und ein mächtiger Zug aus dem großen runden *Thalamuskern*, der *Tractus thalamo-tectalis*.

Dem *Tractus cortico-mamillaris* des Fornix ist noch ein Bündel angelegt, das nicht zum *Corpus mamillare* hinabgelangt. Es trennen sich nämlich von ihm, wenig weiter ventral als die *Commissura ant.* liegt, bei *Python*, *Chelone* und wahrscheinlich auch bei den anderen Reptilien, die Züge des *Tractus cortico-habenularis*. *Processus Ganglii habenulae ad Proencephalon* habe ich sie früher genannt. Als „Anteil des Fornix zur *Thaenia*“ sind sie bei den Säugern wiederholt beschrieben. Diese Fasern, besonders stark bei dem *Python* entwickelt, legen sich bald, scharf abbiegend, an die *Thaenia thalami* an, welche hier am caudalen Ende des Vorderhirnes hinauf zum *Ganglion habenulae* zieht. Sie gelangen mit den *Thaeniazügen* hinein in das *Ganglion habenulae*. Bei den kleinen Schildkröten und den kleinen Eidechsen, die ich untersuchte, entging vielleicht der *Tractus cortico-habenularis* meiner Beobachtung. Bei *Chelone* ist er viel stärker als der *Tractus cortico-mamillaris*.

3. *Tractus septo-mesencephalicus*. (Fig. 4, S. 337, Fig. 11, S. 374 und Taf. I, Fig. 7; Taf. II, Fig. 1.) Aus der Rinde, an der mediodorsalen Hirnwand, entspringt

ein Bündel, das in breitem Zuge, fächerförmig über den hinteren Teil der medialen Wand ausgebreitet, beginnt, um sich basalwärts immer mehr und mehr zu dünnem Zuge zu sammeln. Dieses habe ich in meiner ersten Mitteilung als Bündel der sagittalen Scheidewand bezeichnet. Seit ich die breite Ursprungsgegend des Fornix und den Tractus cortico-olfactorius septi kennen gelernt, stiegen Zweifel auf, ob nicht mit dem einen oder anderen dieser Züge eine Verwechslung passiert sei. Ich habe deshalb das Ganze immer wieder revidiert, bin aber doch zur Überzeugung gekommen, daß es ein Bündel giebt, das jener ersten Beschreibung entspricht. Das Scheidewandbündel ist aber viel unbedeutender, als es zu Anfang mir erschien, wo ich jene eben genannten Faserzüge noch nicht von ihm zu trennen wußte.

Der Tractus septo-mesencephalicus entspringt immer aus derjenigen Rindenschicht, welche der Oberfläche am nächsten liegt, aus der Molecularsehicht, wenigstens wird sie in dieser zuerst als geschlossener Zug sichtbar. Welche Zellen ihr Ursprung geben, das habe ich nicht ermitteln können.

Man kann leicht erkennen, wie die fächerförmige Faserung dieses Bündels über alle übrigen, aus der Rinde tretenden Fasern hinweg zieht, dann in die Tiefe der septalen Wand eintaucht und nun sich mehr und mehr zum Bündel schließend an die mediale Seite der Radiatio strio-thalamica (basales Vorderhirnbündel) sich anlegt. Eine kurze Strecke zieht sie hier, immer neue Fasern von oben her empfangend, dahin, dann aber beginnt sie sich um jenes Bündel aus dem Stammganglion herum lateralwärts zu schlagen, also sich nach der äußeren Hirnseite zu wenden. Das geschieht an der Hirnbasis, ganz hinten, in der Nähe der Schlußplatte. Nun aber gehen die Fasern mir verloren. Es scheint als schlugen sie sich frontal vom Opticus aufwärts, aber das kann ich nur unsicher sagen; ganz diesen Weg nehmen auch die Fasern der Thaenia im caudalen Hirngebiete, und von diesen Fasern kann ich von der Umschlagstelle ab mein Bündel nicht mehr sondern. Selbst an Tieren, wo der Zug sehr ausgebildet ist, an *Varanus*, *Lacerta ocellata*, *Python* geht er mir dicht vor dem Chiasma an der Hirnbasis verloren. Beim Alligator, selbst an den kleinen Exemplaren, die mir zur Verfügung standen, ist es sehr gut entwickelt und hier, wie stets, markhaltig. Ich kann aber nur sagen, daß die Fasern aus der Scheidewand des Gehirnes herabsteigen und sich frontal von der Commissur an die Basis begeben, wo sie sich nach außen wenden.

Wo die Untersuchung an den Reptilien zunächst versagt, weil viele angestellte Degenerationsversuche unsichere Resultate brachten, da vermag ein Blick auf eines der Resultate einer Untersuchung, die ich gemeinsam mit Dr. Jensen in Straßburg an Vögeln

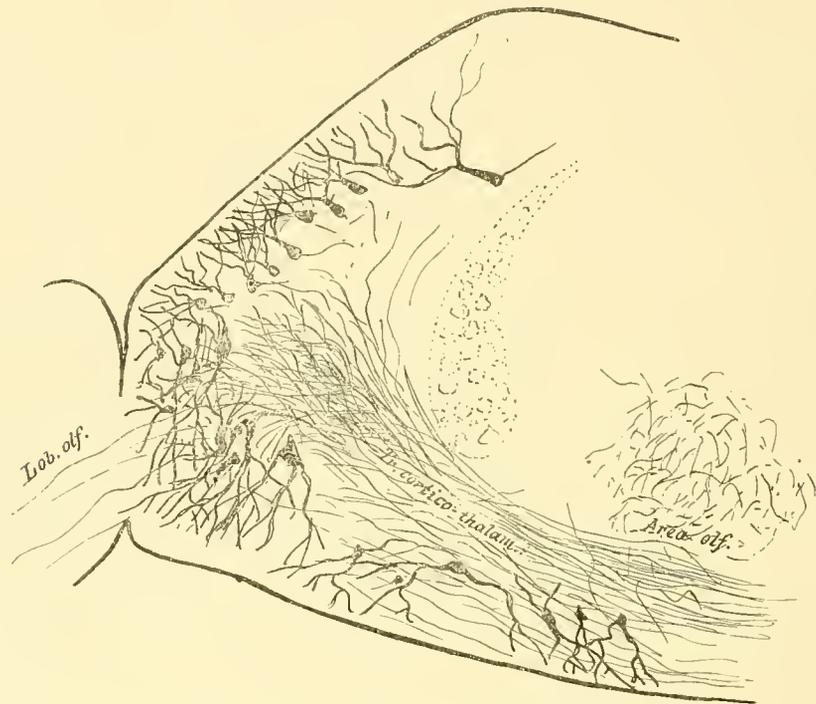
anstellte und über die an anderer Stelle zu berichten sein wird, Aufklärung zu bringen. Bei Vögeln existiert nämlich ganz das gleiche Bündel, mit gleichgeartetem Ursprung, an gleicher Stelle des Mantels, und da ist es lange als Bündel der Scheidewand bekannt.

Dr. Jensens geübter Hand ist öfters seine Durchschneidung gelungen. Einige Wochen nach der Operation habe ich die inzwischen eingetretene Degeneration mittels der Marchi-Methode bis in das Gebiet frontal und lateral von dem Mittelhirndache verfolgen können. Dort bei den Vögeln ist man also vollauf berechtigt, die Faserung als *Radiatio septo-mesencephalica* zu bezeichnen. Dort geht das sehr viel mächtigere Bündel auch nach dem Umschlage um die Hirnschenkel der Verfolgung nicht verloren; man erkennt leicht, daß es sich frontal vom Opticus und caudal von den hier dorsalwärts ziehenden Fasern der Thalamia zum Mittelhirndache begiebt. Bei den Vögeln wendet es sich aber direkt, wenn es an der Hirnbasis angekommen ist, um diese herum, während es bei den Reptilien — oder doch einigen derselben — eine Strecke weit erst mit dem basalen Vorderhirnbündel rückwärts verläuft, ehe es umbiegt.

4. *Tractus fronto-thalamicus* (Taf. II, Fig. 2). Nicht bei allen Reptilien, wohl aber bei denjenigen Arten, die sich durch Größe und mächtige, markhaltige Faserzüge auszeichnen — bei Varanus, bei Python, fraglicher bei Chelone — habe ich einen starken Faserzug gefunden, der, aus dem frontalen Pol des Mantels entspringend, direkt vor dem Stammganglion herabzieht und rückwärts abbiegt. So gerät er ventral dicht an die jenem Ganglion entquellende Faserung des basalen Vorderhirnbündels. Er zieht dann, sich caudalwendend, über die Area olfactoria weg und ist jenseits des Chiasma nicht mehr sicher von den Fasern des basalen Vorderhirnbündels zu scheiden. Dieser Zug endet wahrscheinlich im Thalamus. Das wird aus Folgendem geschlossen: Einseitig entrindete Eidechsen und Schildkröten lassen schon innerhalb der Mittelhirnbasis keine Differenzen mehr zwischen rechts und links erkennen. Bei Vögeln, wo die Marchi'sche Methode bessere Resultate giebt, als bei den Reptilien, existiert der gleiche Zug, und hier erkenne ich mit Sicherheit, daß er caudalwärts bei einseitiger Enthirnung nicht über den Thalamus hinaus degeneriert. Jedenfalls kann ich ihm mit den heute mir zur Verfügung stehenden Methoden nicht weiter rückwärts verfolgen.

5. *Tractus occipito-mesocephalicus?* Bei den Vögeln entspringt aus dem Hinterhauptlappen ein mächtiges Bündel, das erst frontalwärts tritt, dann aber vor der Commissura anterior sich ventral und caudal wendet und diese hakenförmig umgreift, um schließlich im Mittelhirndache zu verschwinden. Dies Bündel, der *Tractus occipito-meso-*

cephalicus — Sehstrahlung — wird bei den Reptilien nicht mit Sicherheit gefunden. Aber ich erkenne doch an einigen mit Golgi gut durchimprägnierten Eidechsengehirnen, welche in von vorn nach hinten schräg abfallender Richtung geschnitten sind, Fasern, welche aus dem Septum medianum hervortretend, resp. dies nur von hinten her durchmessend, in den Thalamus gelangen, wo sie mir verloren gehen. Sie liegen lateral vom Fornix und medial von der Strahlung des basalen Vorderhirnbündels. Diese Fasern, die ich mit Hämatoxylin selten imprägniert sah, von denen ich bei Python z. B. gute Markscheidenfärbung bekomme, liegen



Figur 12. Ursprung des Tractus fronto-thalamicus Eidechse, Golgipräparat.
Der Zug ist irrtümlich als „cortico-thalamicus“ bezeichnet

dem erwähnten Bündel der Vögel ähnlich und lassen sich vielleicht später mit demselben identifizieren. Einstweilen ist mir nicht gelungen, Sicheres über sie zu ermitteln. Dennoch wäre mehr zu wissen sehr erwünscht. Denn es handelt sich hier um die Frage, ob die Reptilien — oder wenigstens die höher stehenden — schon eine Sehstrahlung aus der Rinde zu den ersten optischen Centren besitzen.

6. Markloses Bündel, aus dem Vorderhirn bis in das Mittelhirn verfolgt. Dieses Bündel ist mir zuerst bei Chelone aufgefallen, ich habe es aber nach-

träglich, wenn auch weniger dick und deutlich, auch bei dem Alligator und bei den Schlangen gefunden. Die folgende Beschreibung gilt für Chelone. Das Bündel beginnt ganz frontal im allerbasalsten Gebiete, etwa im Riechfelde oder schon im Bereiche des Lobus olfactorius. Seine dicken Bündel ziehen caudalwärts, liegen immer dicht medial von dem Tractus opticus und weiter hinten unter dem Corpus geniculatum laterale. Da, wo der Sehtractus sich hinauf in das Mittelhirndach begiebt, liegt das Bündel frei an der Hirnbasis und grenzt dicht an die lateralsten Fasern der Decussatio postoptica. Dieses Bündel hat auf seinem ganzen Verlaufe immer medial eine eigentümliche Schicht glasiger, in Kugeln geordneter Substanz liegen, etwa ähnlich wie die Substantia gelatinosa der aufsteigenden Quintuswurzel, und aus dieser Substanz ziehen ständig Züge in das marklose Bündel hinein; diese sind markhaltig, verlieren aber, wie es scheint, bald ihre Markscheide oder geben die spärlichen innerhalb des marklosen Bündels laufenden Markfäserchen her. Innerhalb des Zwischenhirnes trennen sich die markhaltigen Fasern wieder und ziehen dorsal, um sich, zu einem neuen Bündel gesammelt, dem hier vorbeiziehenden basalen Vorderhirnbündel dorsal anzulegen.

Dieser ganze Faserzug ist mir von allen, welche im Reptiliengehirn vorliegen, am unklarsten geblieben. Ich erwähne ihn nur, um vollständig meine Beobachtungen mitzuteilen. Sollte es sich um eine zum Mittelhirn absteigende Olfactoriusbahn handeln?

7. Das Riechbündel des Septum. Tractus cortico-olfactorius septi. (Tafel I, Figur 4, Tafel IV.) Dieses Bündel ist schon anlässlich des Riechapparates geschildert worden. Es ist der stärkste Zug innerhalb des Septum. Wenn man einen Varanus untersucht, oder ein anderes großes Reptil, so bemerkt man schon mit bloßem Auge, wie sich die Fasern dieses Zuges auf eine lange Strecke hin aus der Area parolfactoria entwickeln und, in die Fissura arcuata septi eintretend, immer dichter sich zum Bündel sammeln, das in der Rinde sich dann auflöst. An vielen Stellen dieser Darstellung ist schon des für die Innenwand des Reptiliengehirnes sehr charakteristischen Faserzuges gedacht. Man findet ganz das gleiche Bündel an der gleichen Stelle auch bei Säugern, wie ein Vergleich der Figur 14 von einem Bentler mit Fig. 4, S. 337 lehrt. Vom Kaninchen habe ich es in der 4. Auflage meiner Vorlesungen abgebildet. Dieser Zug ist zuerst von Zuckerkandl als Riechbündel des Ammonshornes beschrieben worden. Er gehört auch zu den Fasern, welche längst im Septum pellucidum als „Stiel des Septum“ geschildert worden sind, Meynert, Honnegger u. A. Aber bei den Reptilien liegt er absolut klar und deutlich vor, deutlicher, isolierter und besser abcheidbar, als

bei irgend einem Säuger. Hier ist auch sein Entstehen aus der Area olfactoria leicht sicher zu stellen.

Das also wären die Faserkategorien, die ich bisher am Vorderhirn der Reptilien zu erkennen vermocht habe. Nachdem sie so geschildert worden sind, verlohnt es sich wohl einen Blick auf ihre wechselseitige Lage zu werfen und damit speziell jenes bisher öfter erwähnte Markfeld der Innenwand nochmals zu betrachten. (Vergl. Fig. 4, S. 337, Fig. 11, S. 374, Fig. 1, Taf. II.) Hier strömen zusammen: Aus dem Rindengebiete, also aus dem dorsalen Abschnitte der Hirnscheidewand: die Fasern des Fornix zum Corpus mamillare und zum Ganglion habenulae. Sie entspringen in langgestrecktem Zuge fast an der ganzen ventralen Seite jener Fissura arcuata septi. Diese Fissur ist aber analog der Rinne zwischen Fimbria und Plexus choroides der Säuger.

Die Fornixlage könnte man dem Fornix longus aus dem Gyrus limbicus der Säuger homologisieren, wenn man nicht vorzieht — erst weitere Untersuchungen können Sicherheit bringen — das ganze Rindengebiet nur der Ammonsrinde zu homologisieren, wo dann die Längsfaserung der Fimbria entspräche.

Etwas weiter caudal in der Rinde entspringen die Fasern des Ramus connectens loborum olfact. Commissurae anterioris. Sie ziehen herab zur caudalen Abteilung des Markfeldes, wo sich etwas dorsal von ihnen die Fasern der beiden Palliuncommissuren finden. Das alles liegt im Markfelde dicht bei einander. Überzogen wird es noch von dem Tractus septo-mesencephalicus.

Aus dem ventralen Gehirnabschnitte, aus der Area olfactoria treten massenhaft nach oben bis in das Markfeld die Fasern des Riechbündels der Scheidewand. Sie senken sich am frontalen Pole des Markfeldes in dieses und dann weiter in die Rinde ein.

Übersicht der Resultate.

Wir kennen bisher kein einziges Vorderhirn bei irgend einer Tierart annähernd vollständig oder doch so weit, daß mit den heute vorhandenen Mitteln nicht überall noch Lücken ausgefüllt werden könnten.

In der vorstehenden Abhandlung ist versucht worden, diese Aufgabe für das Vorderhirn der Reptilien zu lösen. Dieser Hirnabschnitt verlockte deshalb namentlich zu möglichst vollständiger Durcharbeitung, weil frühere — eigene und fremde — Untersuchungen gezeigt hatten, daß hier alle Verhältnisse noch ganz einfach liegen, welche bei den höheren Vertebraten außerordentlich compliziert sind.

Die Beschreibung der äusseren Form, welche unterstützt von den Zinkographien des Textes auf S. 330—341 gegeben wird, lehrt sofort, welche grosse Bedeutung im ganzen Aufbaue des Gehirnes dem Riechapparate zukommt. Ausser dem Riechlappen selbst ist das ganze Areal an der Hirnbasis und ein grosser Teil von dem, was bisher dem Stammganglion von mir zugeschrieben worden ist, als dem Riechapparat zugehörig erkannt worden. Über den Riechapparat wölbt sich, klein im Verhältnis zu ihm, der Hirnmantel. Er trägt in seinem Inneren eine wohlgeordnete Rinde.

Es gelang, eine ganze Anzahl von Verbindungen des Riechapparates aufzudecken, deren Anordnung sich im Wesentlichen dahin zusammenfassen läßt: Die Riechnervenfäden aus den Epithelzellen der Nasenschleimhaut senken sich in die Rinde des Lobus olfactorius ein. Dort kommen ihnen die Dendriten der Mitralzellen, Homologa der grossen Rindenpyramiden in der übrigen Rinde, entgegen, und da, wo diese beiden Elemente aufsplintern, entsteht ein enger Kontakt zwischen ihnen. Die Axencylinder der Mitralzellen enden als Riechstrahlung zum Teil in der Rinde des Lobus olfactorius, zum Teil in der Tangentialfaserschicht und im subcorticalen Netzwerk der übrigen Hirnrinde. Ein Teil von ihnen aber zieht, verstärkt durch Züge aus der Rinde des Lobus selbst, dem Lobusmark, in einen Abschnitt des Stammklappens, das Epistriatum.

Aus den Endstätten der secundären Riechfaserung entwickeln sich neue tertiäre Bahnen, die wohl auch zum System des Olfactorius gerechnet werden müssen. Die komplizierteste, mindestens aus drei Teilen zusammengesetzte Bahn dieser Art ist die Riechstrahlung zum Ganglion habenulae, welche den Hauptteil der Thaenia thalami ausmacht. Durch sie wird namentlich das Gebiet der Area olfactoria, dasselbe, welches bei Sängern als Lobus olfactorius posterior bezeichnet wurde, mit dem Zwischenhirne verbunden.

Aus dem Riechlappen und aus der Area olfactoria an der Hirnbasis zieht ein wohl charakterisierter Faserzug hinauf zur Rinde im Hirnmantel, wo er im dorsomedialen Abschnitte endet. Diese Riechstrahlung zur Rinde wird als besonders wichtig angesehen, weil sie die erste Rindenverbindung mit einem Sinnesapparat darstellt, welche uns in der Tierreihe bis heute begegnet ist. Es ist möglich, dafs sie schon bei den Amphibien existiert, doch nur bei den Reptilien läfst sie sich ganz sicher feststellen.

Alle Teile des Gehirnes, welche Anteile des Riechapparates aufnehmen, sind durch Querfasern mit den gleichen Gebieten der anderen Seite verbunden. Diese Fasern verlaufen teils in der Commissura anterior, für welche drei distinkte Bündel nachgewiesen und ver-

folgt werden könnten, teils in Mantelcommissuren, welche als Psalterium bezeichnet werden können. Es sind bisher keine Commissuren nachzuweisen gewesen, welche andere als Riechgebiete verbinden.

Gegenüber den Bahnen, die in irgend einer Beziehung zum Geruchsapparate stehen, erscheint alles Übrige im Vorderhirne der Reptilien als unbedeutend und klein.

Die Hirnrinde ist wesentlich mit dem Golgiverfahren untersucht worden. Es hat sich gezeigt, daß sie außer einer mehrfachen Schicht von Pyramidenzellen noch Zellen nach außen von diesen und ebensolche im subcorticalen Lager enthält. Sie ist überzogen von einem mächtigen Plexus von Tangentialfasern und entsendet Faserzüge und nimmt solche auf. Der feinere Bau der Rinde läßt erkennen, daß hier schon bei einem sehr niedrig stehenden Gehirne eine unendlich große Möglichkeit von Associationen gegeben ist. Es giebt keinen Punkt und keine Zelle hier, der nicht mit jedem anderen Punkte durch Fasern in Beziehung treten könnte. Eigentliche lange Associationsbahnen aber wurden nicht gefunden, selbst bei ganz großen Reptilien nicht, die sich vor den kleineren häufig durch ihre entwickeltere Rinde, insbesondere durch die größere Dichtigkeit ihrer kurzen Associationsbahnen auszeichnen.

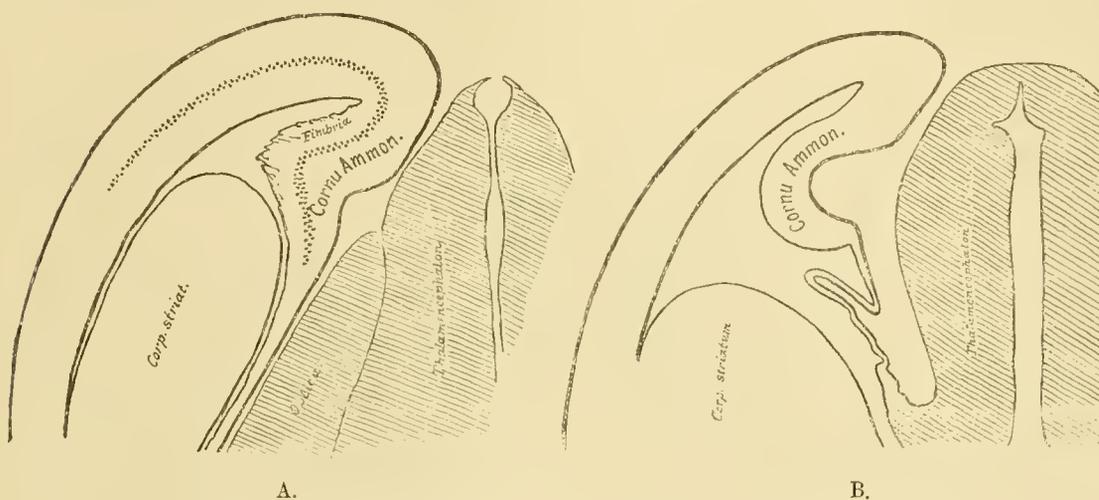
Außer dem oben erwähnten Zuge aus dem Riechapparat in die dorsomediale Rindenplatte ist von keinem Sinnesapparat her mit Sicherheit ein stärkerer Zug in die Rinde verfolgt worden, doch liefs sich nachweisen, daß aus dem Gebiete dicht vor der Opticusendigung ein Bündel, der Tractus septo-mesencephalicus, in das Vorderhirn gerät, und ist die Existenz eines echten Rindenbündels zum Tectum mesencephali, wo der Sehnerv und ein großer Teil der sensorischen Faserung endet, sehr wahrscheinlich geworden. Doch ist dieser Zug, der seinem Verlaufe nach als Sehstrahlung aus den Opticuscentren zur Rinde anzusehen wäre, nur schwach, ja er ist erst nachweisbar geworden, als das gleiche Bündel in sehr viel mächtigerer Ausbildung bei den Vögeln bekannt geworden war.

Schließlich ist ein Zug aus der Rinde an Stirnpole aufgefunden worden, welcher höchst wahrscheinlich im Thalamus endet, also das erste Auftreten einer Radiatio thalamo-corticalis, die ja bei den Säugern so entwickelt ist, darstellt.

Zweifellos ist der größte Teil der Reptilienrinde Riechrinde. Daß die Rinde da, wo sie zuerst in der Tierreihe auftritt, im wesentlichen nur ein einziges Sinnescentrum darstellt, das Centrum für den Geruch, daß alle Associationen, welchen sie als Unterlage dient, alle Erinnerungsbilder, die sie bewahren mag, solche sind, die vorwiegend dem Riechen dienen, das betrachte ich als eines der wichtigsten Ergebnisse der

Arbeit. Es scheint mir durch diesen Befund ein Ausgangspunkt für neue Untersuchungen auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie gegeben, welcher fester ist, als einige der bisher verwendeten. Tierpsychologische Studien sind bisher so gut wie immer an zu komplizierten Erscheinungen angestellt worden. Wir müssen erst wissen, welche Sinneseindrücke ein niederes Tier bekommen kann, welche es zurückzuhalten weifs, und welche es, allein oder unter den Zeichen associativen Denkens, zu verwerthen vermag. Dann erst können wir an die komplizierteren Probleme gehen, welche bisher zumeist in Angriff genommen sind.

Riechrinde ist die Rinde der dorsomedialen Platte deshalb, weil eben hier die Faserung aus den Endstätten der sekundären Riechbahn endet. Für die anderen Rindengebiete ist eine solche Verknüpfung, die Licht auf ihre funktionelle Bedeutung werfen möchte, noch nicht gefunden. Sie können dem Riechapparate angehören, müssen es aber nicht.



Figur 13. Frontalschnitte. A. Von Varanus, B. von einem Mausembryo.

In meinem früheren Aufsätze über das Reptiliengehirn und in einigen späteren Publikationen habe ich schon darauf hingewiesen, dafs die Rinde ganz oder zum Teile dem Ammonshorne entsprechen möchte, von dem bei den Säugern eine Beziehung zum Riechapparate festgestellt ist. Die neuen Untersuchungen bringen den damals angeführten, rein morphologischen Verhältnissen noch den neuen Beweis zu, dafs, ganz wie im Ammonshorne der Säuger, auch in der dorso-medialen Rindenplatte der Reptilien die Riechstrahlung endet. Damit scheint mir der Ring der Beweise geschlossen.

Zufällig besitze ich zwei Schnitte, den einen von einem Säuger, den anderen von einer grofsen Eidechse, welche auch im Äufseren das Gleichartige zeigen, welches zwischen

Ammonswindung der Säuger und Rinde an der Innenwand des Reptiliengehirnes vorliegt. Ich bilde hier den Frontalschnitt durch das Gehirn einer Mausembryo neben demjenigen ab, der bei *Varanus* die gleiche Gegend zeigt. Bei dieser großen Eidechse macht die Ammonsrinde sogar ganz die gleichen Krümmungen wie das embryonale Ammonshorn der Maus.

Es ist noch nicht möglich zu sagen, wie weit die Reptilienrinde dem Ammonshorn allein entspricht, wie weit sie Elemente des ganzen Gyrus limbicus enthält, und wie weit etwa noch andere Rindencentren hier schon angelegt sind. Nur das läßt sich sicher bestimmen, daß der größte Teil der Reptilienrinde mit dem Riechapparat zusammenhängt.

Die Stellung der erwähnten Rinde als Ammonsrinde wird nun noch weiter bekräftigt durch den Ursprung eines Fornix aus ihr. Es gelang, diesen Faserzug, den ich schon vor Jahren beschrieben hatte, nun genauer zu studieren und namentlich in zwei Bündel, eines zum Corpus mamillare, ein zweites in das Ganglion habenulae hinein, zu zerlegen.

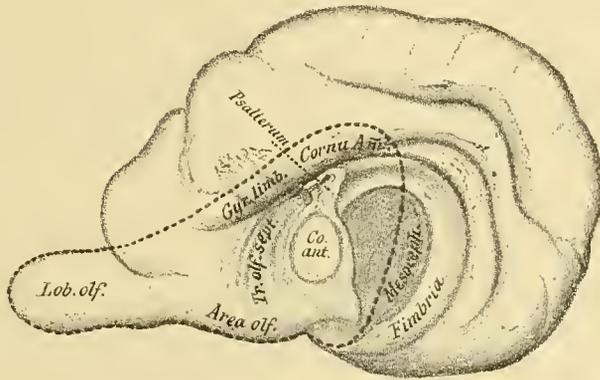
Wenn die Rinde an der Innenseite als Ammonsrinde erkannt ist, wenn der Fornix aus ihr nachgewiesen ist, dann müssen natürlich die Commissuren zwischen diesen Rindengebieten ein Psalterium sein. S. o. Meyer und Elliot Smith.

So sind eine Anzahl fester Punkte gegeben, und man kann es wagen, einmal ein Reptiliengehirn direkt auf den Umriss eines Säugergehirnes aufzuzeichnen. Dies ist in der folgenden Abbildung geschehen. Es wurde natürlich ein niedriger Vertreter der Säuger gewählt und hier trifft es sich glücklich, daß gerade in den letzten Jahren das Marsupialiergehirn durch Symington und E. Smith, aber auch durch andere Arbeiter mehrfach, eben wegen der Commissuren durchgearbeitet worden ist. Die genannten Autoren sind zum Schlusse gekommen, daß den Marsupialiern und Monotremen, welche bis jetzt untersucht worden sind, der Balken fehle, und daß die Commissuren, welche man dort kennt, im wesentlichen dem Psalterium zuzurechnen seien, weil sie nur Teile der Ammonswindungen unter einander verknüpfen.

Fig. 14 zeigt nun in die Flowersche Abbildung des *Thylacinus*gehirnes ein Reptiliengehirn so eingezeichnet, daß die beiden Psalterien sich decken. Nun springt sofort die Ähnlichkeit beider Gehirne ins Auge, man sieht: wie der Ammonswindung des einen der gleiche Zug im anderen entspricht, ja, man erkennt sogar, daß das Riechbündel, welches von der Basis vorn in das Ammonshorn einstrahlt, sich in beiden Abbildungen genau deckt. Vergl. namentlich Fig. 4, wo im *Varanus*gehirn dieses Bündel ganz ebenso aussieht,

wie es Flower von *Tylacinus* zeichnet. Auch in den Abbildungen von Symington und in den Bildern von Elliott Smith tritt der *Tractus cortico-olfactorius* an gleicher Stelle klar hervor.

Es ist bisher nur schwer möglich gewesen, ein niederes Vertebratengehirn direkt mit dem Säugergehirne zu vergleichen. Der hier angestellte Versuch hat seine Bedeutung aber nicht allein nach der rein morphologischen Seite. Er soll nämlich auch zeigen, nach welchen Richtungen hin das Gehirn sich weiter entwickelt, wenn man von den Reptilien einmal ausgeht. Man erkennt zunächst, daß von dem Marsupialiergehirne zu demjenigen der Reptilien ein viel geringerer Schritt ist, als von dem Beutliergehirne hinauf zu demjenigen des Menschen. Verhältnismäßig unbedeutend nur ist das Wachstum des Hirnmantels, verglichen mit demjenigen, welches innerhalb der Säugerreihe erst eintritt.



Figur 14. Gehirn von *Tylacinus* nach Flower. Die Contour eines Reptiliengehirns ist eingezeichnet. Für Detail vergleiche man noch Fig. 4, S. 333.

Nun wissen wir heute sicher, daß die höheren geistigen Funktionen, besonders diejenigen, welche associativer Natur sind, direkt an die normale Existenz einer Hirnrinde gebunden sind, und wir wissen auch, daß bestimmte Leistungen von einzelnen Rindengebieten ausgeführt werden, daß die Rinde in eine Anzahl von Einzelterritorien zerfällt, die sich funktionell unterscheiden. Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre haben uns mit der Oberfläche des Säugermantels genauer bekannt gemacht. Ihre Ergebnisse lehrten, daß je nach der Tierart bestimmte Rindengebiete mehr, andere weniger, ausgebildet sind. Noch ist unser Wissen von der physiologischen Bedeutung dieser Rindenterritorien in vielen Fällen recht gering, aber es ist eine Aufgabe der nächsten Zukunft, eine Aufgabe, die erfreulicher Weise auch schon für einzelne Säuger in Angriff genommen ist, die Entwicklung dieser

Rindfelder in der Reihe zu studieren. Die Lösung der hier auftauchenden Fragen wird der vergleichenden Psychologie neue Wege zeigen. Auf unserer Abbildung erkennt man sofort, wohin die Entwicklung des Mantels, die bei den Amphibien beginnt, bei einem niederen Säuger geführt hat. Offenbar haben sich dem einfachen Riechzentrum der Reptilien mehr und andere Centren angelagert.

Diese Schrift ist dem Nachweise gewidmet, dafs in dem Reptiliengehirne ein Ausgangspunkt für Untersuchungen über die Entwicklung des Hirnmantels geboten ist, Untersuchungen, welche hoffentlich einmal zur Kenntnis von der Entwicklung des höheren Seelenlebens in der Tierreihe überhaupt führen.



Die Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparate in Contouren aufgenommen, aber dann bei etwas stärkerer Vergrößerung durchgearbeitet. So erscheinen die Details vielfach deutlicher, als sie bei der relativ schwachen Vergrößerung sonst sichtbar sind. Dazu trägt bei, daß die Ganglienzellen und Epithelien der Ventrikel immer rot gehalten sind, auch da, wo sie — bei der einfachen Weigertfärbung — nur braun erscheinen. Die beiden Tafeln mit Silberbildern sind starke Reduktionen der sehr viel größeren Originale. Sie verlangen deshalb besonders eingehende Betrachtung, weil die Details nicht sehr in die Augen springen.

Tafel I.

Figur 1—9. Frontalschnitte von der Riesenschlange, *Python molurus*.

Figur 10. Frontalschnitt von der Ringelnatter, *Tropidonotus natrix*. Hierzu sind zwei Exemplare benutzt, von denen eines mit Carmin, das andere mit der Markscheidenfärbung behandelt war.

Tafel II.

Figur 1 und 4. Sagittalschnitte durch das Gehirn von Python.

Figur 2 und 3. Ebensoleche von der Wüstenechse, *Varanus griseus*.

Figur 5 und 6. Frontalschnitte von der Riesenschildkröte, *Chelone midas*.

Figur 7. Ein Sagittalschnitt von der gleichen Schildkröte.

Tafel III.

Sagittalschnitt, etwas seitlich von der Mittellinie, von der Eidechse, *Lacerta*. Golgibehandlung. Kombiniert aus vielen Schnitten, die vielen Exemplaren entstammten.

Tafel IV.

Frontalschnitt von *Lacerta*. Golgibehandlung. Kombination aus ca. 4 Schnitten, die zwei Tieren angehörten.

