

SEP 1905

Das Centralnervensystem von *Ceratodus forsteri*.

Von

Dr. Robert Bing und Prof. Rudolf Burckhardt.

Mit Tafel XLII und 36 theilweise farbigen Figuren im Text.

Herrn Professor Ludwig Edinger

in dankbarer Verehrung

Die Verfasser.

Vorbemerkungen.

Zu Beginn des Jahres 1903 übergab, im Einverständniss mit Herrn Prof. RICHARD SEMON, Herr Geh. Hofrath MAX FÜRBRINGER, Director der Anatomie in Heidelberg, dem einen von uns die Materialien, welche Herr Prof. SEMON auf seiner Reise nach Australien speciell für die Zwecke der Bearbeitung des Gehirns von *Ceratodus forsteri* vorbereitet hatte. Sie bestanden in 2 Köpfen mit eröffneter Schädelhöhle, welche in Alkohol conservirt waren, und 3 in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirten Einzelgehirnen erwachsener Individuen von ca. 60—80 cm Länge.

Eine Theilung der vorliegenden Aufgabe ergab sich schon aus dem Stoffe. Die peripheren Nerven zu bearbeiten, lag nicht in unserer Aufgabe. Für das Centralnervensystem handelte es sich aber um zweierlei: einmal um eine möglichst sorgfältige anatomische und histologische Beschreibung des Gehirns selbst; zweitens aber um die Werthung dieses Organs im Zusammenhang mit den übrigen Organsystemen einerseits und den Gehirnen verwandter Formen anderseits. In diese Aufgabe theilten wir uns so, dass der eine von uns die Bearbeitung des anatomisch-histologischen Theiles, der andere die des zoologisch-systematischen übernahm.

Herr Prof. SEMON überliess uns in freundlichster Weise Schnittserien und Ganzexemplare des embryonalen *Ceratodus*-Gehirns, die wir nachfolgend ebenfalls berücksichtigen werden.

Wir sprechen an dieser Stelle den Herren Geh. Rath FÜRBRINGER und Prof. SEMON den verbindlichsten Dank aus für die uns anvertraute Aufgabe, sowie für ihre Unterstützung mit Rath und That.

Erster Theil.

Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gehirns von *Ceratodus forsteri*.

Von Dr. Robert Bing.

I. Einleitung.

Die Aufgabe, Bau und Organogenie des *Ceratodus*-Gehirns zu studiren, ist um so interessanter, als die bisherigen Mittheilungen über das Centralnervensystem gerade dieses Dipnoers sehr spärlich sind, ihre Ergebnisse lückenhaft und zum Theil auch einander widersprechend. Es haben eben alle früheren Untersucher sich mit mangelhaftem oder schlecht conservirtem Material behelfen müssen.

GÜNTHER, dem wir ja die ersten eingehenden Arbeiten über *Ceratodus*¹⁾ verdanken, erhielt die ihm überwiesenen Fische mit herausgenommenem Gehirne, glaubte sich jedoch nach der Beschaffenheit der Schädelhöhle zum Schlusse berechtigt, dass ihr Contentum dem Gehirne der dipneumonon Dipnoer sehr ähnlich sein müsse.

HUXLEY²⁾ erhielt als erster *Ceratodus*-Gehirne zur Untersuchung, zwar, wie er selbst beklagt, in

1) A. GÜNTHER, Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoïd Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Proc. of the Roy. Soc., 1871, No. 427. — Ders., *Ceratodus* und seine Stelle im System. Arch. f. Naturg., Bd. XXXVII, 1871.

2) T. H. HUXLEY, Contributions to morphology. Ichthyopsida. No. 1. On *Ceratodus forsteri*. Proc. Zool. Soc., 1876, p. 24.

äusserst schlechtem Zustande, doch immerhin so weit conservirt, dass er eine knappe Beschreibung des Organes nebst einigen Skizzen liefern konnte.

Vorerst fand er, dass das Gehirn jenes Dipnoers das Schädelcavum nicht völlig ausfülle, sondern dass zwischen Cerebrum und Schädelwand vielfach ein von eigenthümlichem reticulären Gewebe erfüllter freier Raum sich vorfinde. Von der äusseren Configuration des Gehirns selbst giebt er folgende Beschreibung:

Die Medulla oblongata ist sehr schlank und erweitert sich erst in der Gegend des 4. Ventrikels. Ueber letzteren spannt sich eine Tela vasculosa mit leichter medianer Einziehung und oralwärts zu beiden Seiten des Cerebellum ausgezogenem vorderen Abschlusse. Das Kleinhirn ist nur schwach entwickelt. Vor ihm liegt das Mittelhirn, als rundliche Prominenz mit angedeuteter Mediantrennung in zwei Lobi optici. Das Thalamencephalon geht nach unten ins Infundibulum über, an welchem eine grosse, in eine Sella turcica eingesenkte Hypophyse sitzt.

Auf der Dorsalseite geht das Zwischenhirn in ein herzförmiges Gebilde über, welches HUXLEY für die Epiphyse hält (statt für das Epiphysenpolster), und dessen Spitze er mit einer Grube des knorpeligen Schädeldaches durch ein gefässreiches Gewebe verbunden sah.

Die Vorderhirnhemisphären sind ovale Gebilde, die dorsal in der Mittellinie von einem breiten und dicken Streifen von Tela vasculosa überdeckt sind. Rostralwärts gehen vom Prosencephalon die Lobi olfactorii aus, die sich nach vorn allmählich verbreitern und durch den Mesethmoidknorpel getrennt sind; sie reichen bis an die Riechkapseln heran.

Ueber Fehlen oder Vorhandensein eines äusserlich sichtbaren Chiasmas konnte sich HUXLEY nicht aussprechen.

In den caudalen Theilen des Gehirns findet HUXLEY eine sehr geräumige centrale Höhle, deren Trennung in einen 4. und 3. Ventrikel nur durch leichte Einziehungen der Gehirnwandungen angedeutet ist. Die weite Höhlung des Vorderhirns ist zum Theil in 2 einzelne Ventrikel gesondert, und zwar durch ein ventrales sich als Einfaltung der Gehirnwand darstellendes Septum. Jeder dieser Ventrikel setzt sich in die geräumige Höhlung des Lobus olfactorius fort.

Den Oculomotorius fand HUXLEY, den Trochlearis und den Abducens konnte er nicht entdecken; dem Trigemini weist er eine dicke, cylindrische, gemeinsame Wurzel zu, ebenso dem Acustico-facialis. Die Ursprungsfasern des Glossopharyngeus und Vagus sollen 3 Bündel bilden, welche, am hinteren Ende des Velum medullare entspringend, schräg caudalwärts zu ihrem Austritte gelangen.

Die erste ausführlichere Darstellung des *Ceratodus*-Gehirns stammt von BEAUREGARD¹⁾, der das seltene Object durch POUCHET zur Beschreibung erhielt. Es liegen ihr 2 in Alkohol conservirte Exemplare zu Grunde. Immerhin hatte diese Conservirung das Material so brüchig gemacht, dass BEAUREGARD von einer Zerlegung in Schnitte absehen musste.

Im Vergleich zu den übrigen Dipnoer-Gehirnen, denen dasjenige von *Ceratodus* ähnlich sei, hebt der Autor einige wichtige Besonderheiten hervor. Umgeben von Bindegewebe und Blutgefässen, fülle das Gehirn die Schädelhöhle vollständig aus. Während bei den Dipneumonien das Rhinencephalon nicht deutlich vom übrigen Vorderhirn abgesetzt sei, seien die Lobi olfactorii von *Ceratodus* völlig gesondert und als längsovale Körper durch einen Stiel mit dem Vorderhirne verbunden, der, selbst hohl, auch den Ventrikel des Riechlappens mit dem Vorderhirnventrikel verbinde. Der Stiel münde in einer grossen Wölbung des Vorderhirns, die an ähnliche Bildungen bei Selachiern erinnere — immerhin mit dem Unterschiede, dass sie hier die ganze Oberfläche des Vorderhirns in Anspruch nehme. Mit dem oralen Ende erreichen die Lobi olfactorii beinahe die Riechschleimhaut. Ein weiterer Unterschied bestehe in dem grösseren Breitendurch-

1) H. BEAUREGARD, Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus forsteri*. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1881.

messer des Vorderhirns bei *Ceratodus* im Vergleich zu den Dipneumonien. Die beiden Hemisphären seien durch eine ventral einschneidende mediane Spalte bis auf ihre dorsalste Partie von einander geschieden — im Gegensatze zu *Lepidosiren*, bei dem HYRTL¹⁾ ihre Vereinigung constatirte. Bei *Protopterus* dagegen sei die Trennung eine vollständige, auch die dorsalen Partien betreffende.

Wie die übrigen Dipneumonien-Gehirne dehne sich auch das Cerebrum von *Ceratodus* in dorso-ventraler Richtung stark aus und dominire daher mit seiner Masse das übrige Gehirn.

Das Zwischenhirn gleiche bei bedeutender Entfaltung der Hypophyse dem des *Protopterus* und des *Lepidosiren*. Die Decke des 3. Ventrikels enthalte ein herzförmiges Körperchen eingelagert, das wahrscheinlich der Epiphyse entspreche. Lobi inferiores fehlen. Das Mittelhirn sei sehr schwach entwickelt und insofern von dem von *Protopterus* verschieden, als es bei letzterem unpaar, bei *Ceratodus* rundlich und in der Mitte durch eine Furche getrennt sei. Das Hinterhirn sei beträchtlich und werde durch einen unpaaren, hohlen Abschnitt gebildet, der sich durch eine Querfurche vom Mittelhirn absetze. Auch der hinter diesem Abschnitt gelegene Theil, der die vordere Wand der Rautengrube begrenze, sei stattlich emporgewölbt, der Eingang zur Rautengrube eng.

Im Verhalten der Lobi olfactorii und des Kleinhirnes sieht BEAUREGARD die wichtigsten Unterschiede vom Gehirn der übrigen Dipnoer, während es anderseits an mannigfachen Uebereinstimmungen nicht fehle. Vom Standpunkte der Gehirnentwicklung würde er den *Ceratodus* zwischen die übrigen Dipnoer und die Selachier einreihen.

Ueber die Hirnnerven konnte der Autor Folgendes eruiren: Der Olfactorius entspringt direct aus dem Riechlappen und löst sich beim Eintritt in die Nasenschleimhaut in zahlreiche Verästelungen auf. Die Optici sind von beträchtlichem Volumen. Ein äusserliches Chiasma existirt nicht. Einen Oculomotorius konnte BEAUREGARD beobachten, einen Trochlearis nicht. Der Trigemini, der stark entwickelt, wird in seinem Verlauf eingehend beschrieben. Dahinter folgt der Acustico-facialis, mit einer vorderen facialis und einer hinteren akustischen Doppelwurzel. Der Vagus entspringt mit wenigstens 5 Wurzeln. Auch deutet BEAUREGARD eine derselben als Glossopharyngeus. Zwei Wurzeln treten zum Hypoglossus zusammen. Im Allgemeinen entspricht die Beschaffenheit der Nerven von *Ceratodus* der bei den übrigen Dipnoern.

WILDER²⁾ konnte etwas später an Hand dreier gut conservirter *Ceratodus*-Gehirne einige, allerdings recht kurz ausgefallene Mittheilungen über deren Structur veröffentlichen. Er hebt die Uebereinstimmung mit *Protopterus* [nach FULLIQUET's³⁾ Beschreibung] hervor, die sich im Bau des Prosencephalons kundgebe. Dieses besteht nämlich aus 2 breiten Hemisphären, deren Höhlungen (Seitenventrikel, Procoele) durch eine relativ schmale Aula verbunden sind, ähnlich wie bei den Amphibien und höheren Vertebraten. Im Gegensatze zu *Protopterus* erstreckt sich dagegen zwischen den dorsalen Theilen der Hemisphären ein langer und dicker „Supraplexus“, welcher in jeden Seitenventrikel einen von Ependym überkleideten Fortsatz herabsendet. Dieses Eindringen des Plexus in die Ventrikel erfolgt durch eine Lücke im eigentlichen nervösen Parenchym. Dies Verhalten findet sich ja auch im Cerebrum der höheren Wirbelthierklassen, jedoch hebt WILDER hervor, dass sich bei diesen jene „Rima“ (die Fissura cerebri magna der menschlichen Anatomie) caudal von der Porta (Seitenöffnung der Aula) erstrecke, bei *Ceratodus* dagegen rostral von ihr: er spricht deshalb von einer „Praerima“. — Soweit nicht durch den Supraplexus eine Verbindung zwischen den beidseitigen Vorderhirnhälften hergestellt wird, sind sie durch eine starke bindegewebige Scheidewand getrennt, welche die Fortsetzung einer medialen (bei *Protopterus* nicht vorhandenen) Crista der Schädelbasis bildet.

1) J. HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*, Leipzig 1840, u. Abhandlungen d. böhm. Ges. d. Wiss., 1845.

2) B. G. WILDER, The Dipnoan brain, *Ceratodus*. American Naturalist, Vol. XXI. 1887. p. 544.

3) G. FULLIQUET, Recherches sur le cerveau du *Protopterus annectens*. Thèse Genève, 1886.

Die Lobi olfactorii sind gestielt. Im Gegensatz zu Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern, wo ein dorsalwärts gerichtetes Auswachsen des Vorderhirns stattfindet, wölbt sich dasjenige von *Ceratodus* unter dem dorsal gelegenen Riechhirne ventralwärts vor.

Des Weiteren findet WILDER eine dicht oral vom Chiasma am Fusse der Lamina terminalis liegende „Präcommissur“ und hebt die ausserordentlich starke Ausbildung der Valvula, d. h. der Faltung des Hirndaches zwischen Mittel- und Kleinhirn hervor. Das Conarium ist gross und im Schädeldache eingelassen. Das Mittelhirn soll keine ausgeprägte Furche zwischen den paarigen Lobi optici aufweisen.

SANDERS¹⁾ fügte den Beobachtungen seiner Vorgänger Weiteres bei. Er verfügte über Materialien, die, in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirt, ihm die Anwendung der Schneidetechnik und die Färbung mit Anilinblau gestatteten. Er macht folgende Besonderheiten namhaft:

Das Gehirn liegt der Schädelhöhle ventral an, nicht jedoch dorsal, und gleicht darin dem *Protopterus*-Gehirn. An der Basis der Medulla oblongata, wo sie die Schädelhöhle betritt, bildet SANDERS eine mächtige Schwarte von Dura ab, die er fälschlich als Pia bezeichnet.

Die Decke des 3. Ventrikels ist stark gefaltet, spitzt sich dorsal zu und enthält eine rudimentäre Epiphyse.

Die langgestreckte Oblongata geht allmählich ins Mittelhirn und Zwischenhirn über. Die Wände des Vorderhirns sind sehr dünn. Der von BEAUREGARD als Rhinencephalon gedeutete Abschnitt besitzt dieselbe Structur, wie das übrige Vorderhirn. Am Zwischenhirn sind die Ganglia habenulae nachzuweisen. In der Tiefe erblickt man eine Verbindung zwischen den Hemisphären, die Commissura anterior. Die Hypophysis ist grösser als bei *Protopterus*. Beim Abschälen der Pia ist das Aufsteigen der optischen Faserzüge zum Mittelhirn deutlich sichtbar. Das Cerebellum ist nicht sehr entwickelt, übertrifft aber das von *Protopterus*. Der Sinus rhomboidalis öffnet sich breit. In der Tiefe erblickt man die vorderen Längsbündel. Das Trochlearispaar lässt sich mikroskopisch nachweisen; nicht dagegen der Abducens.

Den Angaben BEAUREGARD's über die Nerven werden weitere Einzelheiten beigelegt.

Schon der Centralkanal ist relativ weit, ebenso die Hirnventrikel, während die Wände durchweg schwach ausgebildet sind.

Die mikroskopische Untersuchung ergab eine ähnliche Beschaffenheit des Vorderhirns wie bei *Protopterus*: Ependymzellen, kleine Ganglienzellen in mehreren Schichten und weisse Substanz, der grössere Ganglienzellen (Rindenzellen) eingelagert sind. Im Lobus olfactorius finden sich Glomeruli als Ueberzug der übrigen Vorderhirnschichten. Die Lobi inferiores bilden nur die Trichterwand und sind gleich gebaut wie das Vorderhirn, entbehren aber der grösseren Ganglienzellen.

Die Lobi optici erinnern an die der Plagiostomen. Ausserhalb des Ependyms sind 4 Schichten zu unterscheiden: 1) kugelige, diffus angeordnete, kleine Nervenzellen; 2) ein circuläres Fasersystem, in welches grössere Zellen sehr spärlich eingestreut sind; 3) eine zellenlose Schicht; eine äussere, nur mit vereinzelter Zellen, welche von Längsfasern durchzogen ist.

Die Seitenwandungen des Mittelhirns werden von einem problematischen Körper bedeckt, der mit der Quercommissur der Oblongata in Verbindung zu stehen scheint.

Das Kleinhirn hat denselben Bau wie bei allen Vertebraten. An ihm sind 4 Schichten zu unterscheiden: eine fibröse, eine granulöse, eine Zwischenschicht und eine Molecularschicht. Die PURKINJE-Zellen sind sehr unregelmässig, mit zahlreichen Fortsätzen versehen, oft auch mehr spindelförmig.

1) A. SANDERS, Contributions to the anatomy of the central nervous system in *Ceratodus forsteri*. Annals and Magazine of Natural History, March 1889.

Das Rückenmark zeigt einen unregelmässigen Querschnitt der grauen Substanz. Die MAUTHNER'sche Faser ist sehr stark ausgebildet¹⁾.

Des Ferneren wird der Ursprung der wichtigsten Nerven beschrieben.

Endlich ist eine vorläufige Mittheilung von SEWERTZOFF²⁾ zu erwähnen, worin neben Beobachtungen über den Schädel und seine Entwicklung auch solche über Gehirn und Nerven gemacht werden. Das Gehirn des Stadiums 47 wurde nach Sagittalschnitten graphisch reconstruirt, an ihm die Hauptregionen unterschieden, wenn auch, wie wir sehen werden, in nicht ganz einwandfreier Weise. Den Olfactorius lässt SEWERTZOFF dorsal vom L. olfactorius ventralwärts abbiegen. Er beschreibt den N. praeopticus, worauf später noch von uns eingegangen werden soll; schildert ausführlicher die Verhältnisse der Ganglien und peripheren Ausbreitung vom Trigeminus bis Vagus, ohne indes den Abducens zu erwähnen. Sein wesentliches Resultat ist der Nachweis, dass der Nervenverlauf von *Ceratodus* mit dem von *Protopterus*, wie ihn PINKUS dargestellt hat, völlig übereinstimmt und dass BEAUREGARD's Beschreibung in vielen Punkten unrichtig sei.

Für die Entdeckung des N. praeopticus beim erwachsenen *Ceratodus* durch K. FÜRBRINGER³⁾ sei auf p. 23 verwiesen.

Aus dieser gedrängten Zusammenfassung von Angaben der Autoren ist eine entschiedene Wandlung in der Auffassung und Anschauung des *Ceratodus*-Gehirns ersichtlich. Entgegen der ursprünglichen Annahme ist nämlich erkannt worden, dass das Cerebrum von *Ceratodus* ganz wesentliche Unterschiede von demjenigen der anderen Dipnoer aufweist. Und dieser Punkt giebt einer möglichst vollständigen Durchuntersuchung desselben ein mehr als lediglich descriptives Interesse. Das *Protopterus*-Gehirn ist ja durch BURCKHARDT's Monographie in eingehendster Weise dargelegt worden, und in Bezug auf *Lepidosiren* berechtigen uns die bisherigen Untersuchungen, obwohl nicht ebenso gründlich durchgeführt, immerhin zur Annahme der grössten Analogie mit den Verhältnissen bei *Protopterus*. Es ist nun klar, von welcher Bedeutung für die systematische Zoologie die sich auch im Bau des Gehirns aus drückende Sonderstellung des ancestralsten Dipnoers sein muss, wie sehr es nothwendig ist, gerade auf die Unterschiede vom Gehirne des *Protopterus* und des *Lepidosiren* zu achten. In diesem ersten Theile werde ich hie und da Gelegenheit haben, kurze Hinweise in diesem Sinne zu machen, mich aber im Ganzen auf eine möglichst rein beschreibende Darstellung beschränken, um RUDOLF BURCKHARDT die vergleichenden Ausblicke auch auf diese nächstverwandten Formen nicht vorwegzunehmen.

II. Die Beziehungen des Gehirns zu den umliegenden Theilen.

Für die wissenschaftliche Betrachtungsweise jedes Organs, besonders aber des Gehirns, das als Relationsapparat zwischen Organismus und Aussenwelt die specifische Eigenart der Gattung gewissermaassen synthetisirt, ist die Würdigung seiner Beziehungen zu benachbarten Gebilden unerlässlich. Soll die in seinem Baue sich äussernde Verschiedenheit nicht als der Ausdruck regelloser Variation hingenommen, sondern dem Causalitätsbedürfnisse thunlichst Rechnung getragen werden, so ist stets zu bedenken, dass die wichtigsten gestaltenden Factoren erstens die nach den äusseren Lebensbedingungen des Organismus verschiedene Function, zweitens aber der vielfach variirte Bauplan der dem Organe zukommenden Um-

1) Mit dem Rückenmarke von *Ceratodus* hat sich übrigens auch KÖLLIKER beschäftigt (Handbuch der Gewebelehre, Bd. II: Nervensystem des Menschen und der Tiere, 1896, p. 176). Er beschreibt ein bandförmiges Organ, dessen graue Substanz, ohne Spur von Hinterhörnern, eine quere dünne Platte darstellt, in der namentlich die Lateralzellen stark entwickelt sind. Er erwähnt ferner 2 mächtige MAUTHNER'sche Fasern und das Vorkommen einer gewissen Zahl recht starker Nervenfasern in den Ventralsträngen der weissen Substanz, welche letzteren keine Commissura accessoria besitzen. Somit glaubt KÖLLIKER, dass *Ceratodus* sich durch das Rückenmark sowohl an *Protopterus* als an die Urodelen anschliesse.

2) A. N. SEWERTZOFF, Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

3) K. FÜRBRINGER, Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.

gebung sind. Speciell für das Gehirn wird also zu achten sein: einerseits auf die Entwicklung der Sinnesorgane, von welchen wir Aufschluss über physiologische Bedingungen erwarten dürfen — anderseits auf den Situs cerebri, der uns von mannigfachen Wechselbeziehungen und Correlationen zwischen Continens und Contentum Kunde geben kann.

A. Horizontal-Situs (siehe Textfig. 1).

Die Figur, welche wir unserer Betrachtung zu Grunde legen, ist folgendermaassen zu verstehen: Es wurden am Kopfe eines erwachsenen *Ceratodus* von ca. 80 cm Länge die äusserst harten und spröden

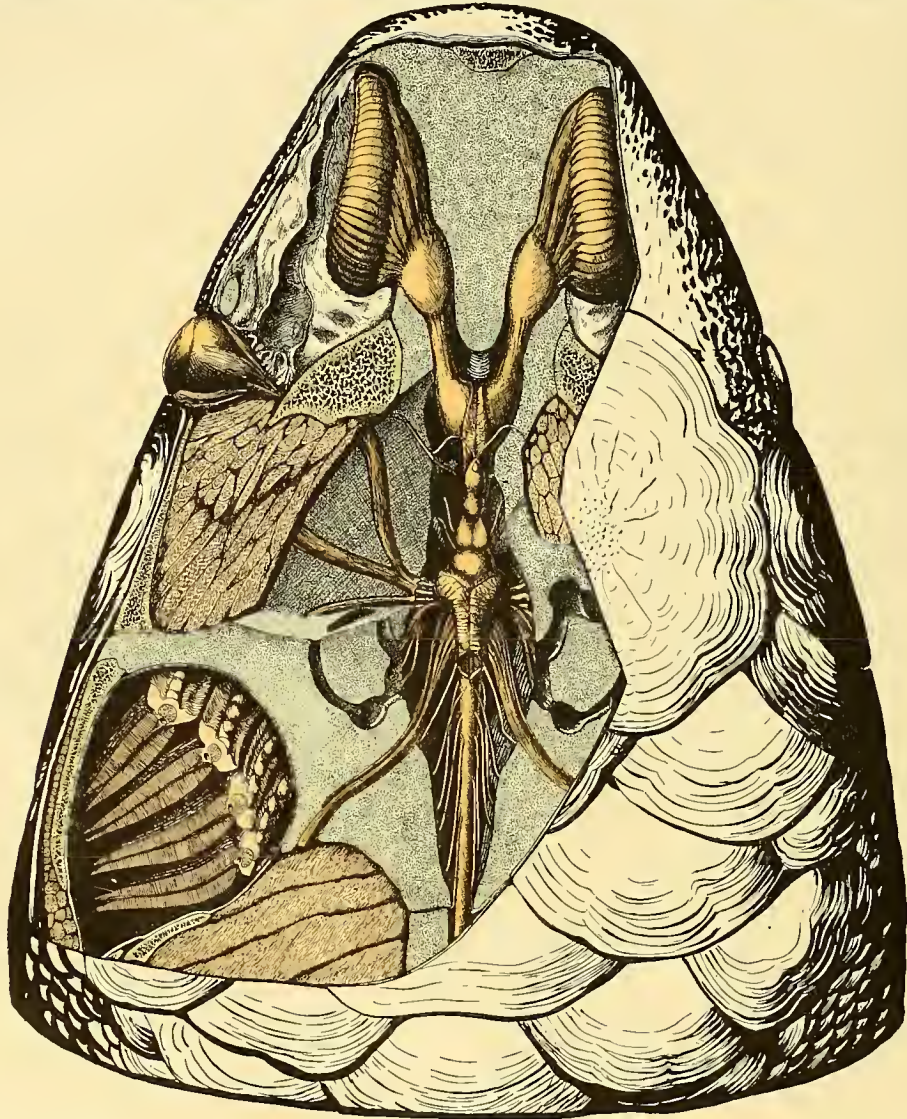


Fig. 1. Horizontalsitus des Gehirns von *Ceratodus*. Nat. Grösse. Braun = Hirn und Sinnesorgane, roth = Muskeln und Kiemen, blau = Knorpel, gelb = Knochen.

Deckknochen des Schädels abgehoben, und weiterhin durch vorsichtige Flachschnitte die knorpeligen Wandungen schichtweise abgetragen, bis Schädel- und Rückenmarkshöhle als continuirliches Cavum eröffnet waren. Dadurch, dass dann noch auf der einen Seite im Gebiete des Sphenoidalknorpels die ursprüngliche Schnittfläche bis ins Niveau der Trigeminkanäle tiefer gelegt wurde, ergab sich ein deutliches Uebersichtsbild von den gegenseitigen Verhältnissen des Gehirns und seiner Umgebung.

Im Cervicaltheile der Wirbelsäule noch ziemlich eng (2,5 mm), gewinnt der Vertebraalkanal schon innerhalb des 1. Halswirbels bedeutend an Breite. Im Occipitalknorpel nimmt dann diese Erweiterung äusserst rasch trichterförmig zu. Die Distanz zwischen den beiderseitigen Vagusaustritten (sie liegen 7,5 cm oral vom Niveau des Hinterhauptsloches) beträgt bereits 1,7 cm. Mit dieser rapiden Verbreitung seiner Kapsel hält die Massenzunahme der gracilen Oblongata auch nicht annähernd Schritt, so dass sie in eine Höhlung zu liegen kommt, welche nach den Seiten bis 6 mm von ihr absteht.

In ihrem nun nach vorne anschliessenden Abschnitte, der seitlich von den mächtig in die Breite auslegenden Labyrinthknorpeln begrenzt wird, erreicht dann die Schädelhöhle ihren grössten Transversaldurchmesser, während das Rautenhirn noch immer schmal und schlank bleibt. Es ist die Stelle des Acusticusaustrittes und der stärksten medialen Prominenz des Labyrinthes gegen das Cavum cranii. Letzteres ist hier 2,3 cm breit und steht seitlich je 1 cm vom Nachhirne ab. Diese Stelle maximaler Capacität der Schädelhöhle liegt 6 cm oral vom Hinterhauptsloche.

Rostralwärts aber, in ihrem Verlaufe zwischen den Sphenoidalknorpeln verengt sich dagegen die Schädelhöhle wieder rasch. Beim Trigemino-Facialisaustritte, wo allerdings das Gehirn durch das seitliche Hervorquellen des Rautenhirndaches sich ansehnlicher präsentirt (Breite 1,2 cm), ist die Schädelwandung schon nahe (bis 0,34 cm) an dasselbe herangerückt. Aber auch weiter nach vorne, während wieder in oraler Richtung Klein-, Mittel- und Zwischenhirn beständig schmaler werden, besteht keine so hochgradige Incongruenz mehr zwischen Hülle und Inhalt. Der Querdurchmesser des Cavum cranii verengt sich nämlich bis zum Niveau der Epiphyse auf 7 mm, wobei der seitliche Abstand von der Gehirnoberfläche von $4\frac{1}{2}$ mm auf 1 mm herabgeht.

Die stark entwickelte Masse des Vorderhirns füllt nun vollends den ihr zu Gebote stehenden Raum aus. Dieser hat am caudalen Ende des Prosencephalons eine Breite von 6 mm und erweitert sich bis zu dessen vorderem Ende und dem Abgange der Tractus olfactorii auf 14 mm. Die Tractus olfactorii, welche leicht divergiren und 1 cm oral von ihrem Abgange sich zu den Bulbi olfactorii aufblähen, liegen im Ganzen ebenfalls den seitlichen Schädelwandungen und der sie trennenden Scheidewand des Mesethmoidknorpels eng an; nur an ihrem Abgange vom Vorderhirn bleibt zwischen ihnen ein Praecerebralraum von 5 mm Sagittaldurchmesser frei. Die Bulbi olfactorii sind den ihnen zukommenden Aushöhlungen des Schädelknorpels durchaus congruent. An ihrem rostralen Pole weist der sie scheidende Mesethmoidalknorpel eine Breite von 1,2 cm auf.

Der ganze zwischen Cranium und Gehirn frei bleibende Raum ist vom ausserordentlich engmaschigen, beinahe schwammig aussehenden Bindegewebsnetz der Arachnoidea eingenommen¹⁾. Längs derberer zwischen Schädel und Gehirn ausgespannter Trabekeln derselben verlaufen die das Gehirn verlassenden Nerven und einzelne bedeutendere Venenstämm e.

Von letzteren sind auf Textfig. 1 nur die beiden stärksten dargestellt, nämlich die sich in ganz analoger Weise wie bei den Selachiern präsentirenden Venae cerebri anteriores und posteriores. Die vorderen Gehirnvenen verlassen das das Zirbelposter bildende Adergeflecht an dessen oral-dorsalwärts ausgezogener Spitze, wobei zuerst die beidseitigen Stämmchen einander eng anliegen, dann aber, rasch divergirend, die Seitenwände des Schädels erreichen; der Sphenoidalknorpel wird in einem caudalwärts abbiegenden Kanale durchzogen, und der Venenstamm verschwindet unter dem Kaumuskel.

Die hintere Gehirnvene zweigt am vorderen Ende der Rautenlippe von der Taenie des Nach-

1) Auf ein ähnliches Verhalten bei *Protopterus* (sehr weites Cavum cranii, stark entwickelte und vascularisirte Arachnoidea) hat WIEDERSHEIM (Morphologische Studien, p. 73, Jena 1880) die Hypothese gestützt, dass hier ein der Secretion von Subarachnoidealflüssigkeit dienender Apparat vorliege.

hirns ab, ist dann in einer Länge von 1,4 cm durch das Cavum cranii ausgespannt, mit scharf caudalwärts gerichtetem Verlaufe, und verlässt schliesslich den Schädel durch ein unmittelbar hinter dem Glossopharyngeovagus-Austritte gelegenes seitliches Foramen.

Besondere Erwähnung verdient auch ein System fächerförmig angeordneter, in mehr oder weniger sagittaler Richtung den Praecerebralraum durchziehender Venenstämmchen, die an der Incisura interolfactoria das Gehirn, bezw. dessen Pialüberzug verlassen und sich in feine Oeffnungen des Mesethmoidknorpels einsenken. Diese Venen sind, um das Cavum praecerebrale deutlich zu machen, in der Abbildung weggelassen.

Von den Nerven, deren Wurzelverhältnisse, Abgang vom Gehirn etc. im morphologischen Abschnitte geschildert werden sollen, muss an dieser Stelle nur der bei Präparation des Horizontalsitus sich ausserordentlich übersichtlich darbietende intracraniale Verlauf Erörterung finden.

Der Praeopticus nimmt den von K. FÜRBRINGER bezeichneten Verlauf. Da er makroskopisch nicht gefunden wurde, legten wir Schnitte durch die Bindegewebsschwarte, welche die Fila olfactoria umhüllt. Darin fand er sich in Gestalt eines feinen Nervenastes, der in seinem Verlauf auch einzelne Ganglienzellen eingestreut enthielt. Seine Vermischung mit den Fila olfactoria konnte indes nicht festgestellt werden.

Den Opticus sehen wir, nachdem er unter dem Zwischenhirne hervorgetreten, direct auf die seitliche Schädelwand tendiren, um sich dort in einen langen, leicht geschwungenen, lateral- und oralwärts gerichteten Kanal einzusenken. Auf der linken Seite dieser Figur ist dieser Kanal durch Tieferlegung des Schnittes im Sphenoidalknorpel sichtbar gemacht. Dann zieht der Sehnerv unter dem Os pterygopalatinum hindurch, um seitlich davon wieder sichtbar zu werden und sich in den Fundus oculi einzusenken. Die Gesamtlänge des Opticus beträgt ca. 3,7 cm, wovon 0,6 auf die Schädelhöhle, 0,7 auf die Orbita kommen.

Oculomotorius und Trochlearis treten unter dem Mittelhirn dicht hinter einander hervor und ziehen schräg oralwärts der Seitenwand zu, wo sie in zarten Kanälen ihren Weg fortsetzen. Der Canalis trochlearis ist auf der rechten Hälfte der Abbildung gerade von der Schnittebene getroffen. Die Strecke zwischen Gehirn und Schädelwand beträgt beim Oculomotorius 6, beim Trochlearis 4 mm.

Noch rascher nach dem Abgange vom Gehirne gelangt der Trigeminus, der in seinen centralen Partien nur aus 2 Stämmen besteht, zum Eintritte in seine Kanäle. Der Verlauf durch die Schädelhöhle misst nur 2—3 mm und erfolgt ungefähr rechtwinklig zur Längsaxe des Gehirns. Der oral gelegene Stamm (Truncus ophthalmicus) zieht, in eine starke bindegewebige Scheide eingeschlossen, durch die Tiefe des Sphenoidalknorpels auf das Os pterygopalatinum zu, was eine ziemlich scharfe Biegung nach vorne bedingt. In einer analogen Hülle durchdringt der caudale Stamm den Sphenoidalknorpel, jedoch unter ziemlich genauer Innehaltung seiner ursprünglich transversalen Richtung. Die Trigeminuskanäle weisen ein relativ bedeutendes Kaliber, nämlich bis zu 3,5 mm, auf.

Gleich hinter dem caudalen Trigeminusstamme tritt der Facialis hervor. In einer Länge von 4,5 mm frei im Cavum cranii ausgespannt, hat er in diesem Theile seines Weges einen zwar noch ziemlich transversalen, aber doch schon deutlich zur caudalen Richtung hinneigenden Verlauf. Dieser wird auch während des Trajectes durch den Knorpelschädel eingehalten, der in demselben Horizontalniveau erfolgt wie derjenige des Trigeminus. Dabei zieht der gleichfalls in einer bindegewebigen Scheide liegende Facialisstamm unmittelbar oral und ventral am Labyrinth vorbei.

Von dem sich weiter anschliessenden Acusticus an nimmt nun der intracraniale Verlauf der Gehirnnerven eine zur Längsaxe des Centralnervensystems immer mehr spitzwinklige Richtung an. Der Acusticus tritt zwar noch ungefähr rechtwinklig ab, wobei seine Fasern zu einem einheitlichen Bündel vereinigt sind; dann aber beschreibt er, zugleich mit seiner Aufsplitterung in 4 zarte Stämmchen, eine decidirte Biegung caudalwärts und gelangt dadurch in mehr oder weniger longitudinale Lage. Am aus-

geprägtsten ist letztere beim hintersten der 4 Aeste, welche sich zu der bereits erwähnten Partie der Seitenwand hinwenden, wo das Labyrinth medialwärts gegen das Schädelcavum prominirt. Hier ist der Labyrinthknorpel breit unterbrochen und die Scheidung zwischen Utriculus und Schädelhöhle nur durch eine Durallamelle geliefert, durch welche der Eintritt der Nervenstämmchen ins Labyrinth erfolgt, nachdem sie durch die Schädelhöhle einen Weg von 0,75—2 cm zurückgelegt haben. — Nach G. RETZIUS¹⁾ wären die 4 Aestchen des Acusticus zu bezeichnen als: 1) Ramulus ampullarum ant. et. ext.; 2) Ramulus recessus utriculi; 3) Ramulus lagenae; 4) Ramulus ampullae posterioris.

Die in einer Reihe hinter einander austretenden Wurzeln von Glossopharyngeus und Vagus convergiren fächerförmig zu einem mächtigen Stamme, an welchem die Zusammensetzung aus verschiedenen Wurzeln nur insofern noch erkennbar ist, als sich der oral gelegene Glossopharyngeusantheil als ein, mit dem Vagus zwar eng verbundener, jedoch genügend deutlich abgetrennter Strang abhebt. Das gesammte Bündel durchzieht die Schädelhöhle in einer Länge von ca. 2 cm und in ziemlich longitudinaler Richtung, um 3 mm hinter der Oeffnung des Labyrinthes in den Occipitalknorpel einzutreten. Der gemeinschaftliche Kanal durchdringt denselben in etwas geschwungenem, lateral-caudalwärts gerichtetem Verlaufe und eröffnet sich unmittelbar hinter dem Kiemenkorbe, wobei er die Nerven unter der Musculatur des Halses austreten lässt. Mittlere Breite des Kanales 0,25 cm, Länge desselben 3 cm.

In topographischer Beziehung ist über die sich des Ferneren anreihenden Spino-Occipitalnerven nur zu erwähnen, dass die intracranielle Strecke derselben zwischen 1,5 und 2,0 cm schwankt, und dass, caudalwärts fortschreitend, ihre Längsorientierung so weit zunimmt, dass die caudalsten bis zu ihrem Austritte der Cerebrospinalaxe völlig parallel verlaufen.

B. Ausbildung der Sinnesorgane.

Unter den Kopfsinnesorganen kommt den Labyrinthen und den Nasenkapseln eine so starke Raumentfaltung zu, dass man wohl berechtigt ist, ihnen, ausser einer hohen physiologischen Dignität, auch einen grossen formativen Einfluss auf Schädel und Gehirn zuzusprechen.

Die Labyrinth von *Ceratodus* haben schon von GÜNTHER²⁾ eine kurze, aber correcte Beschreibung und von G. RETZIUS³⁾ eine eingehende monographische Bearbeitung erfahren. Wir begnügen uns mit folgenden Angaben zur Erläuterung des Labyrinthbildes auf Textfig. 1.

An der breitesten Partie des Knorpelschädels findet sich zu beiden Seiten des Cavum cerebrale die für die Aufnahme des häutigen Labyrinthes bestimmte Höhlung. Dieselbe communicirt mit dem Innenraume des Schädels durch eine — an unserem Exemplare 9 mm lange und maximal 7 mm hohe — Oeffnung, welche, im Niveau der hinteren Partien des Rautenhirns gelegen, lediglich durch die darübergespannte Dura von dem Schädelinnern abgeschlossen ist. Diese Communication stellt die einzige Oeffnung des Labyrinthes dar. An der sie verschliessenden Membran vertheilen sich die Aeste des Acusticus, um sie dann durch feine Foramina zu durchbohren.

Hinter dem von der Dura gelieferten medialen Abschlusse der Labyrinthhöhle liegen folgende im abgebildeten Präparate entfernte Gebilde: oralwärts der Utriculus, caudalwärts der Sacculus mit der Lagna.

Die Ductus semicirculares, in sehr geräumigen Knorpelkanälen verlaufend, bieten die bekannten Verhältnisse dar. Die beiden inneren, ein vorderer und ein hinterer, liegen in verticalen Ebenen, der äussere in

1) G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, Stockholm 1881, Bd. I, p. 144.

2) A. GÜNTHER, Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered etc. Philosophical Transactions, 1871.

3) G. RETZIUS, Das Gehörorgan von *Ceratodus forsteri* in: Das Gehörorgan der Wirbeltiere, Stockholm 1881, Bd. I, p. 144.

einer horizontalen. Die Culminationspunkte des vorderen und des hinteren Bogenganges liegen ganz dicht unter der Oberfläche des Schädeldaches. Sämmtlichen Bogengängen kommen wohlentwickelte Ampullen zu.

Noch bedeutender ist die Raumentfaltung des Riechorgans. Die Nasenbecher stellen sich in der Dorsalansicht als mächtig ovoid prominirende Gebilde dar, die in der Breite je 1—1,2 cm messen, und deren Längsdurchmesser 3,5 cm, d. h. fast $\frac{1}{5}$ der rostro-occipitalen Distanz, der Gesamtlänge des Craniums, beträgt. Durch die häutige Kapsel schimmern je 24 parallel angeordnete Schleimfalten durch. Sehr innig ist die Verbindung des Riechorgans mit dem Bulbus olfactorius. Die Fila olfactoria bilden kurze, derbe, die Dicke von 2 mm oft überschreitende Stränge, die, fächerförmig divergirend, auf die Nasenkapsel übergehen. Dabei verflachen und verbreitern sie sich zunächst in einer Art, die an die Ansatzweise von Augenmuskeln an einen Bulbus erinnert. Die beiden rostralsten dieser Riechfaserbündel zeichnen sich insofern von den caudal von ihnen entspringenden aus, dass sie als geschlossene, bis zu 3,5 mm breite Bündel sich weit über die dorsale Nasenkapseloberfläche hin verfolgen lassen, wobei das zweite Bündel sich theilweise unter das erste schiebt. Diesen beiden Bündeln scheint die Innervation der vorderen zwei Fünftel der Nasenkapsel zuzukommen.

Die Masse des Auges tritt gegenüber derjenigen von Nase und Labyrinth stark zurück. In dem breiten Kopfe weit distalwärts gerückt, entbehrt es jeglicher Contiguität mit der Schädelkapsel, daher die oben erwähnte ausserordentliche Länge des Sehnerven. Während im Bereiche der Orbitae der transversale Durchmesser des Kopfes (von Cornea zu Cornea gemessen) 9,7 cm beträgt, misst der Abstand zwischen Corneapol und Fundus oculi bloss 1,4 cm. Die Beweglichkeit des Auges scheint derjenigen bei *Protopterus* nicht gleichzukommen, bei welchem PINKUS¹⁾ 4 Recti und 2 Obliqui unterscheidet. Von letzteren konnten wir nur den oberen finden, und zwar in recht schwacher Ausbildung. Nach HYRTL²⁾ fehlen bei *Lepidosiren paradoxa* beide Obliqui. — Besonders auffällig sind die mächtigen Venenstämme, welche die Orbita einnehmen. Sie treten oralwärts aus und sammeln sich zu einem mächtigen Sinus, den wir als Maxillarsinus bezeichnen, und der lateral vom Riechorgan über dem Dache der Mundhöhle dahinzieht.

Wenn man nun dieses in seinem oralsten Theile so eng und fest mit dem Geruchsorgan verbundene Gehirn betrachtet, dessen vordere voluminöse Bezirke den ihnen dargebotenen Raum beinahe vollständig ausfüllen, während die hinteren schlanken Theile ein übermässig weites Cavum durchziehen — wenn man ferner die grosse Flachheit und Plattheit des ganzen Schädels sowohl im Breiten- als im Längendurchmesser als formatives Princip zu würdigen weiss, so kann man sich der Vermuthung nicht erwehren, dass hier in Folge von Wachsthumsdifferenzen zwischen Hülle und Inhalt Tractionen auf das Gehirn eingewirkt haben, welche von bedeutendem Einflusse auf seine Gestaltung gewesen sind. Man denkt an ein Eingreifen mechanischer Kräfte, wie es z. B. noch typischer im Centralnervensysteme von *Lophius piscatorius* seinen Ausdruck findet. Gestützt wird diese Annahme dadurch, dass vom Glossopharyngeus an caudalwärts die cranialen und spino-occipitalen Nerven, wie wir sahen, in der Schädelhöhle einen eigenthümlichen langgestreckten und zur Longitudinalaxe des Gehirns spitzwinkligen intracranialen Verlauf nehmen. Es finden sich also in dieser Beziehung ganz analoge Verhältnisse vor wie bei den caudalen Gehirnnerven der Selachier, z. B. von *Echinorhinus spinosus*. Durch entsprechende Wachsthumsverschiebungen zwischen Wirbelsäule und Rückenmark entsteht bekanntlich das Gebilde, das wir als die Cauda equina der höheren Wirbelthiere kennen.

1) F. PINKUS, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arbeiten, Bd. IV, Heft 2, p. 275.

2) J. HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*. Monographie, Prag 1845.

C. Sagittalsitus (siehe Textfig. 2).

Der seitliche Einblick in die Schädelhöhle nach Spaltung des Kopfes durch einen Medianschnitt unter Schonung des Gehirns liefert das in Textfig. 2 dargestellte Bild. Auch in einem solchen fällt bei topographischer Betrachtung als merkwürdigstes Verhältniss die Incongruenz auf, welche in dem weitaus grössten Bereiche der Schädelhöhle zwischen deren starker Capacität und dem kleinen Volumen des in ihr enthaltenen Gehirns besteht. Die Präparation wurde wie diejenige für den Horizontalsitus am Kopfe eines Individuums von ca. 80 cm Länge vorgenommen.

Der Wirbelkanal weist im Bereiche des Halsmarkes einen ziemlich gleichmässigen dorso-ventralen Durchmesser auf, welcher zwischen 5 und 6 mm schwankt. Durch ganz unbedeutende Einengungen des

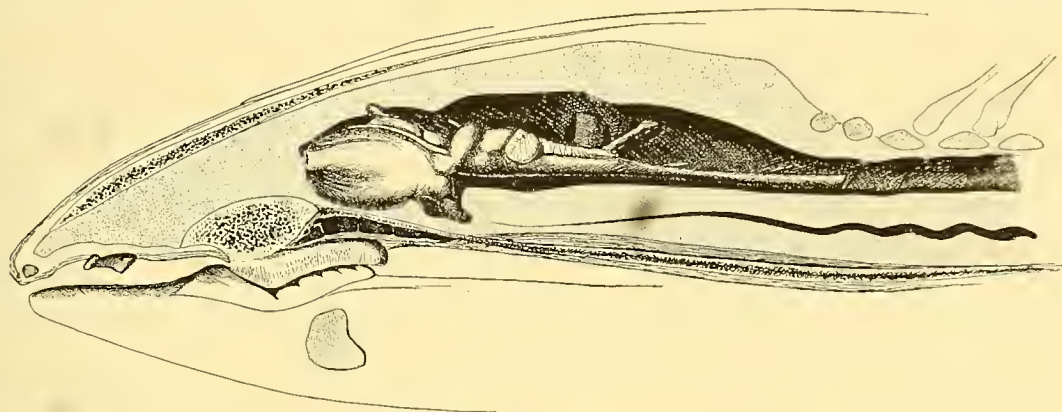


Fig. 2. Sagittalsitus des Gehirns von *Ceratodus*. Nat. Grösse.

Lumens der Spinalhöhle sind die Grenzen der einzelnen Wirbel gekennzeichnet. Die Höhe des Halsmarkes beträgt ca. 2 mm, so dass man von einem recht geräumigen, nicht aber von einem excessiv weiten Rückgratsrohre sprechen kann.

Sobald wir aber in den Bereich des Craniums kommen, ändert sich dieses Verhältniss rasch. Unmittelbar oral vom Hinterhauptsloche nimmt nämlich der Höhendurchmesser ebenso rapid zu, wie wir es bereits vom Querdurchmesser sahen, so dass an der Stelle des Austrittes von Vagus und Glossopharyngeus die Distanz zwischen Schädelbasis und Schädeldach nicht weniger als 1,25 cm trägt. Vom Foramen occipitale bis zu diesem Punkte ist der Anstieg des Schädeldaches ein allmählicher und continuirlicher. Auf der kurzen Strecke zwischen Vagusaustritt und hinterem Rande der Labyrinthöffnung verläuft dann das Dach mit der Schädelbasis wieder parallel. Die gleichzeitige Höhenzunahme des Gehirnrohres ist dagegen viel geringer, der dorso-ventrale Durchmesser misst am Calamus scriptorius erst 3 mm.

Die Configuration der Schädelbasis im Bereiche der bis jetzt beschriebenen, vom Occipitalknorpel umwandeten Partie der Cranialhöhle, der hinteren Schädelgrube, ist eine höchst einfache. Sie zieht beinahe geradlinig in horizontaler Richtung dahin, eine einfache Rinne zur Aufnahme von Rückenmark und Ob-longata darstellend. Letztere liegen jedoch dem Basilarknorpel nicht unmittelbar an, sondern sind durch einen ca. 1 mm breiten Raum von ihm getrennt, welcher, in der Zeichnung leer gelassen, in Wirklichkeit von einer Lage bindegewebiger Massen eingenommen ist. Es handelt sich bei dieser derben, faserigen Schwarte zweifellos um ein Gebilde der Dura; WILDER und SANDERS, welchen beiden sie aufgefallen ist, haben sie für Pia gehalten. Es sei schon hier bemerkt, dass sie sich bis zur Gegend des In-

fundibulums erstreckt und geeignet ist, die Fixation des Gehirns in seiner übermässig weiten Kapsel zu bewerkstelligen.

Im Bereich der Labyrinthknorpel nimmt nochmals der Höhendurchmesser der Schädelhöhle zu, hier aber nicht nur auf Kosten der Schädeldecke, sondern auch durch ziemlich ausgeprägte Senkung der Schädelbasis. Die tiefste Stelle der so entstehenden Mulde liegt 1 cm hinter der der Aufnahme der Hypophyse dienenden Grube und dem vorderen Ende des Rautenhirns. Letzteres erreicht hier eine Höhe von 7 mm, die Schädelhöhle eine solche von 15,5 mm, so dass die Geräumigkeit des Cavum cranii in Bezug auf seinen Inhalt nun auch in diesem Durchmesser bedeutend abgenommen hat.

Im Gegensatze zum Abfalle der Basis des Schädels bleibt, bis zum Abgange des Trichters, diejenige des Gehirns so ziemlich in der geradlinigen Fortsetzung der Ventralfläche des Halsmarkes und hält ungefähr die Horizontalebene ein. Die damit verbundene Entfernung vom Basilarknorpel bedingt eine Zunahme der oben erwähnten basalen Duraschwarte.

Im prächordalen Abschnitte des Schädels passt sich nun aber dessen Höhle wie im horizontalen, so auch im verticalen Durchmesser mehr und mehr dem Volumen des Gehirns an. Die Innenfläche des Schädeldaches neigt sich oralwärts rasch dem Gehirne zu. Der Supracerebralraum, über der dorsalen Zwischenhirnlamelle noch 3 mm hoch, misst am vorderen Ende des Zirbelpolsters nur noch 1,5 mm. Nahe dem vorderen Ende des Prosencephalons kommt es sogar zur Berührung von Schädeldach und dorsaler Gehirnlfläche, während weiter nach vorne durch die Abtragung des einen Tractus olfactorius auch im seitlichen Bilde das Cavum praecerebrale sichtbar gemacht ist.

Die gleichmässig abfallende Rundung der Decke der vorderen Schädelgrube ist unterbrochen durch eine 1,5 mm tief einschneidende becherförmige Bucht, in welche das Zirbelbläschen eingelassen ist, in einer Weise, wie sie schon HUXLEY beobachtet hatte.

Die Schädelbasis fällt gleich vor dem oralen Ende der Chorda abrupt zur Bildung einer sehr scharf ausgesprochenen Sella turcica ab. Die hintere Wand derselben wird, nachdem sie, 3 mm hoch, ungefähr senkrecht verlaufen, dadurch, dass sich die Spitze der Hypophyse in caudaler Richtung in sie eingräbt, in einer Tiefe von ca. 2 mm unterminirt. Der Anschluss der Hypophyse an den Schädelknorpel ist also in deren hinteren Partien ein sehr inniger. Dasselbe gilt von der Unterfläche der Hypophyse; oral von ihr und ventral vom Infundibulum bleibt dagegen innerhalb der Sella ein beträchtlicher, nur von Arachnoidealmaschen eingenommener Raum frei. Seine Höhe beträgt 2,5 mm. 3 mm vor der Hypophyse steigt die vordere Wand der Sella empor, und zwar in einer schrägen Ebene, im Gegensatze zur schroff abfallenden hinteren Begrenzung. Von der Stelle an, wo ihr höchster Punkt die Unterfläche des Vorderhirns erreicht, liegt dieselbe bis zum Beginne des Cavum praecerebrale der Schädelbasis, welche hier ihre dünnste Partie aufweist, unmittelbar auf, in eine ganz congruente Aushöhlung derselben eingelassen.

Auf Textfig. 2 sind noch die intracraniellen Strecken der wenigen nicht wegpräparirten Nerven nebst ihren Austrittsverhältnissen aus der Schädelhöhle dargestellt. Ueber Oculomotorius, Glossopharyngeo-vagus und die beiden abgebildeten Spino-occipitales ist dem bei Besprechung des Horizontalsitus Bemerkten nichts hinzuzufügen. Die verschiedenen Acusticus-Stämmchen sind in diesem Präparate in der gemeinsamen bindegewebigen Hülle gelassen worden, die sie bis zum Eintritt in das Labyrinth umschliesst. Vom Opticus ist nur das kurze basale Stück sichtbar, welches der lateralwärts gerichteten Wendung des Stammes vorausgeht.

III. Morphologie.

A. Aeusserer Aspect des Gehirns.

a) Nachhirn.

Die äussere Configuration des Nachhirns von *Ceratodus* ist eine relativ einfache.

Das ziemlich genau drehrunde Rückenmark nimmt allmählich eine von oben nach unten leicht abgeplattete Form an, und der Uebergang in die Oblongata vollzieht sich ohne wesentliche Zunahme des Kalibers und ohne auffällige äussere Umgestaltung. Eine solche tritt erst mit dem Beginne der Rautengrube, also im Niveau des Calamus scriptorius ein. An dieser Stelle hebt sich das Dach des 4. Ventrikels gleich ziemlich beträchtlich von dessen Boden ab. Mit dieser plötzlichen Zunahme des dorso-ventralen Durchmessers der Oblongata findet auch eine ebenso unvermittelte Verbreiterung statt.

Dicht oral vom Calamus scriptorius weist die Rautenhirndecke eine Oeffnung auf, über die sich bei gut conservirten Präparaten eine dünne, etwas blasig vorgetriebene Lamelle breitet, die jedoch äusserst zart und zerreisslich ist und an den meisten Gehirnen fehlt. Die Conturen der Oeffnung stellen sich dann dar als eine bis auf eine oral- und eine caudalwärts gerichtete Spitze ziemlich kreisrunde Fensterung. Während der grösste Theil der Umrandung scharf ist, befinden sich zu beiden Seiten der caudalen Spitze zwei ziemlich deutlich aufgeworfene Wülste, die Rautenlippen. In der Seitenansicht haben diese Rautenlippen einen deutlich ansteigenden Verlauf, so dass am vorderen Ende der Apertura ventriculi quarti die Wölbung des Rautenhirndaches, und mit ihr der dorso-ventrale Diameter bedeutend zugenommen hat.

Durch die beschriebene Oeffnung gewinnt man Einblick auf den Boden der Fossa rhomboides, der flach und von 3 die beiden hinteren Längsbündel abgrenzenden longitudinalen Sulci gefurcht ist.

Auch nach den Seiten hin erfährt das Tectum rhombencephali eine starke Raumentfaltung, wodurch es sich mehr und mehr als ein über die basale Nachhirnpartie hervorquellender Wulst darstellt. Die sagittale und transversale Volumzunahme des Rautenhirndaches steigert sich noch bis zum Anschlusse an das Hinterhirn. An letzterer Stelle bauscht es sich nochmals stark nach beiden Seiten hin aus, um dann abrupt nach vorne abzusinken. Dadurch erhält die vordere, das Cerebellum etwas überragende Partie des Velum medullare in der Dorsalansicht die Gestalt eines Kartenherzens.

Schon bei Lupenbetrachtung der Rautenhirndecke bemerkt man einen darin verlaufenden reichen Plexus vielfach gewundener und ramificirter Gefässchen. Der Verlauf der grösseren Stämme ist überdies durch leichte Einziehung der Oberfläche gekennzeichnet und weist eine gewisse Regelmässigkeit und Symmetrie auf. Stehen sie doch mehr oder weniger senkrecht zu den 3 Aesten der Y-förmigen Furchung, die auf der dorsalen Nachhirnoberfläche sichtbar ist. Ein medianer seichter Sulcus zieht nämlich vom vorderen Ende der caudalen Ventrikelöffnung nach vorne, um, ca. 2 mm hinter der Kleinhirn-Nachhirngrenze, sich in 2 Aeste zu gabeln, welche gegen die seitlichen Wulstungen des Rautenhirndaches auslaufen.

Der Ventralaspect ist höchst einfach. Man bemerkt nur eine keulenartige Volumzunahme von hinten nach vorne und einen, oralwärts allmählich verstreichenden medianen Sulcus.

Zur Beurteilung der Grössenverhältnisse mag die Zusammenstellung folgender Maasse dienen, die am Gehirne eines ausgewachsenen, ca. 80 cm langen Exemplares genommen sind:

Abstand vom Eintritt des Rückenmarkes in die Schädelhöhle bis zum Calamus scriptorius	40 mm
Abstand vom Calamus scriptorius zum caudalen Rande des Kleinhirns	16 „
Breite des Rückenmarkes am Foramen occipitale	2 „
Höhe „ „ „ „ „ „	2.5 „

Breite des Rückenmarkes am Calamus scriptorius	3,5 mm
Höhe „ „ „ „ „	3 „
Länge der Apertura ventriculi IV	5 „
Grösste Breite der Apertura ventriculi IV	4 „
Breite des Gehirns am Vorderende der Apertur	4,5 „
Höhe „ „ „ „ „	4 „
Davon kommen auf das Rautenhirndach	1,5 „
Grösste Breite des Rautenhirndaches, dicht hinter seinem vorderen Ende	11,5 „
Breite des Rautenhirnbodens an dieser Stelle	8,5 „
Dorso-ventraler Abstand an dieser Stelle	8 „

b) Hinterhirn.

Das Hinterhirn stellt einen unmittelbar oral vom vorderen Abschlusse des Velum medullare posticum sich dorsal erhebenden, ziemlich flachen, unpaaren Hirntheil dar. In der dorsalen Aufsicht hat es ungefähr die Gestalt eines Trapezes mit abgerundeten Ecken. Die breite Basis desselben (7,5 mm) liegt hinten, die schmale (4,5 mm) vorne. Die Länge, median gemessen, beträgt 6,5 mm. Es handelt sich also um ein viel ansehnlicheres Gebilde als bei anderen Dipnoern, wo sich das Hinterhirn auf einen Querwulst beschränkt. Immerhin ist die für das Kleinhirn im Allgemeinen so charakteristische dorsalwärts gerichtete Massenfaltung auch hier nicht sehr weit gediehen. Das Hinterhirn ist ziemlich flach, sein Culmen liegt nur 2 mm über dem Bodenniveau des 4. Ventrikels, nur 6 mm über der Ebene der Gehirnbasis.

c) Mittelhirn.

Das Mittelhirn, das hinter der Entwicklung des Kleinhirns ziemlich bedeutend zurücktritt, weist als wichtigstes Merkmal die mediane Scheidung in zwei Hemisphären, die Lobi optici, auf. Hier stossen wir auf einen markanten Unterschied von den Verhältnissen bei *Protopterus* und *Lepidosiren*, welchen beiden ein unpaares Mesencephalon zukommt — auf welches Merkmal FULLIQUET Werth gelegt hat als Kriterium für die niedrige Differenzierungsstufe des Dipneumon-Gehirns.

Die Medianfissur zwischen den beiden Lobi optici — sie hat, wie die letztere, eine Gesamtlänge von ca. $\frac{1}{2}$ cm — repräsentirt in ihrem caudalen Abschnitte einen feinen dorsalen Spalt, nimmt jedoch oralwärts beträchtlich an Breite und an Tiefe zu. Es kommt dadurch zu einem Auseinanderweichen der Lobi optici nach vorne. Wenn man noch berücksichtigt, dass auf den Seiten des Mesencephalons die Gehirnssubstanz bandförmig rostral-, ventral- und lateralwärts, d. h. gegen die Infundibulargegend zu, ausgezogen erscheint, so wird man geneigt sein, in den aufgeführten Besonderheiten den Effect der Traction durch die Optici zu sehen.

Was die Gestalt der Lobi optici anbelangt, so sind sie ungefähr birnförmig, die breitere Basis nach hinten gerichtet, mit gleichmässig gerundeter Wölbung und so stark oralwärts abfallend, dass ihr Culmen nahe an ihrem hinteren Ende liegt. An dieser Stelle maximaler Höhe beträgt der sagittale Durchmesser 8,5 mm; ebenda findet sich auch der grösste Breitendurchmesser des Mittelhirns, nämlich 6 mm.

d) Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn von *Ceratodus* ist, in Uebereinstimmung mit demjenigen der Dipneumon, besonders in seinen ventralen Partien mächtig entwickelt.

Von der Hauptmasse des Gehirns gliedert sich ein an seiner Basis ca. 5 mm Durchmesser aufweisender Lobus inferior an, der nach unten ohne scharfe Abgrenzung in das Infundibulum übergeht. Das

ganze Gebilde, das eine etwas plumpe Gestalt hat, verengert sich trichterförmig mit ventral-caudalwärts gerichtetem Ende. Seine Länge beträgt ungefähr 4 mm. Am Abschlusse des Trichters sitzt seinem 2,5 mm breiten blinden Ende die Hypophyse auf, als ein leicht nierenförmig gekrümmtes Gebilde mit ventral gerichteter Convexität. Seine Länge beträgt 6, seine maximale Breite 4 mm, so dass es als recht mächtiges Anhängsel des Zwischenhirns imponirt. Infundibulum und Hypophyse sind so stark caudalwärts gerichtet, dass die Spitze der letzteren in die Frontalebene der Mittelhirn-Nachhirngrenze zu liegen kommt.

In der dorsalen Ansicht präsentirt sich das Zwischenhirn folgendermaassen:

Vor dem Mittelhirne liegt eine halbkugelige Prominenz von ca. 3,5 mm Durchmesser. Ein deutlicher, tiefer Einschnitt trennt sie von den Lobi optici. Am oralen Rande dieser Zwischenhirnblase schliesst sich an ein abgerundet-dreieckiger, platter Lappen mit oral- und dorsalwärts gerichteter Spitze. Seine Basis misst 3,5 mm, sein sagittaler Durchmesser 4 mm. Hebt man ihn vorsichtig ab, so wird ein tiefer Spalt sichtbar, durch den er vom Vorderhirndache, auf welchem er ruht, getrennt wird.

Dieser Lappen ist das von BEAUREGARD und SANDERS als Zirbel aufgefasste Gebilde. Es sei schon hier bemerkt, dass es sich jedoch nur um das Zirbelpolster handelt, wie es die mikroskopische Betrachtung unzweifelhaft ergibt. Beim Materiale der früheren Autoren war die Epiphyse offenbar in der sie umschliessenden Vertiefung des Schädeldaches hängen geblieben und mit demselben entfernt worden, was bei nicht ganz subtiler Präparation leicht geschieht. Ist aber diese mit der nöthigen Sorgfalt vorgenommen worden, so bleibt das Zirbelbläschen als ein etwas überstecknadelkopfgrosses, bläschenförmiges Gebilde auf der Spitze des Zirbelpolsters sitzen.

Was die Dreieckform des letzteren betrifft, so erklärt sie sich aus dem an ihrem vorderen Ende einwirkenden Zuge der Venae cerebrales anteriores (siehe oben).

e) Vorderhirn und Rhinencephalon.

Als das bemerkenswertheste Characteristicum dieser oralsten Theile des *Ceratodus*-Gehirns drängt sich das eigenartige, von den nächstverwandten Formen bedeutend abweichende Verhalten des mächtigen Riechhirns der Betrachtung auf.

Es ist deshalb nothwendig, in Kürze an die Morphologie von Prosencephalon und Rhinencephalon bei *Protopterus* und *Lepidosiren* zu erinnern, um die bedeutende Abänderung des Bauplanes würdigen zu können, die sich in den entsprechenden Theilen des *Ceratodus*-Hirns äussert¹⁾.

Bei *Protopterus* zerfällt das gesammte Vorderhirn in zwei wohlgesonderte Hemisphären, deren vorderes Drittel sich durch eine deutliche circuläre Furche abgliedert und bei Untersuchung auf seine histologische Structur hin als das Tuberculum olfactorium erweist. Dieses lässt durch eine Längsstreifung schon äusserlich die in ihm verlaufenden austretenden Olfactoriusfasern erkennen. Nach vorne setzt sich dann das als selbständiges kegelförmiges Gebilde dem Prosencephalon vorgelagerte Tuberculum in den Tractus olfactorius fort, der durch eine auf seiner lateralen Seite tief einschneidende Furche auf kurze Strecke in einen dorsalen und einen ventralen Ast zerlegt wird. Der Tractus olfactorius bleibt aber nicht getrennt, sondern tritt geschlossen in den Bulbus ein, welcher als langgezogener Wulst der Riechschleimhaut anliegt.

Die Hemisphären des Prosencephalons von *Protopterus* sind durch eine mediane Fissur vollständig von einander getrennt und weisen in ihren ventralen Partien je zwei rundliche Ausladungen auf, eine oral-

1) Vergl. R. BURCKHARDT, Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*, Berlin 1892, und J. G. KERR, The development of *Lepidosiren paradoxa*, Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLVI, p. 417.

wärts gerichtete, die von BURCKHARDT den Namen Lobus postolfactorius erhalten hat, und eine caudalwärts prominirende, die er als Lobus hippocampi bezeichnet.

Bei *Lepidosiren paradoxa* ist nach KERR die Architectur von Vorder- und Riechhirn gegenüber von *Protopterus* nur wenig abgeändert.

Das Tuberculum olfactorium sitzt auch hier dem ventralen Ende der Vorderhirnhemisphäre auf. Wir begegnen aber nicht mehr der vollkommen circulären abgrenzenden Furche, sondern die Abtrennung ist nur in den ventralen Bezirken von einem scharfen Sulcus geliefert, dorsal bloss von einer seichten Depression. Beachtung verdient auch der Umstand, dass der erwähnte ventrale Sulcus nicht, wie bei *Protopterus*, zur Längsaxe senkrecht steht, sondern caudalwärts einschneidet, wodurch das Tuberculum olfactorium, statt dem Vorderhirn einfach vorgelagert zu sein, um ein Weniges auf sein Dorsum nach hinten geschoben erscheint. Dieses Verhalten bahnt den Uebergang an zu den topographischen Beziehungen von Riech- und Vorderhirn, wie wir sie bei *Ceratodus* antreffen werden.

Die drehrunden Tractus olfactorii zeigen keine, auch nur streckenweise Verdoppelung. Die Abgrenzung der Bulbi ist mangelhaft, ihre Entfaltung ziemlich dürftig.

An den Vorderhirnhemisphären finden sich keine dem Lobus postolfactorius und dem Lobus hippocampi von *Protopterus* entsprechenden Vorwölbungen. Die Scheidung des Prosencephalons in seine zwei Hemisphären ist nach einer Abbildung KERR's eine vollständige, dorso-ventral durchgehende, während freilich HYRTL¹⁾ betont hatte, dass an der Basis die beiden Hälften eine Strecke weit verschmolzen seien.

Bei *Ceratodus* macht uns nun schon der erste Blick auf die dorsale Oberfläche des Gehirns mit den beiden Eigenthümlichkeiten bekannt, welche eine frappante Verschiedenheit von den Verhältnissen bei den Dipneumonem repräsentiren. Denn erstens ist in den dorsalen Theilen die Medianfissur durch einen Gewebestreifen überbrückt, der einen partiellen Zusammenhang zwischen beiden Hemisphären bewerkstelligt. Zweitens aber ist das Tuberculum olfactorium beiderseits über das Dorsum der Hemisphären bis zu deren caudalem Ende gerückt, bedeckt sie somit vollkommen wie eine Kappe, und weist dabei ein solches Volumen auf, dass es als Hirntheil der unter ihm gelegenen Vorderhirnblase beinahe räumlich gleichwerthig erscheint. Die Furche, welche die Abgrenzung von Riech- und Vorderhirn darstellt, verläuft horizontal, während wir sie bei *Protopterus* noch rein vertical, bei *Lepidosiren* etwas gegen die Cerebrospinalaxe geneigt sahen.

Beginnen wir mit der Beschreibung des Lobus olfactorius, unter welchem wir nach GEGENBAUR'scher Nomenclatur Tuberculum, Tractus und Bulbus zusammenfassen. Der histologische Beweis, dass wir es thatsächlich mit diesen Theilen zu thun haben, wird weiter unten erbracht werden.

Die Tubercula olfactoria, welche, wie bereits bemerkt, in der ganzen Längenausdehnung der Vorderhirnhemisphären denselben dorsal aufsitzen, haben an ihrem caudalen, dem Zwischenhirne benachbarten Ende ihre grösste Massenentfaltung. Nach vorne findet dann bis zum Uebergange in die Tractus eine ganz allmähliche Verjüngung statt. Der dadurch bedingten Keulenform dieser Theile hat BEAUREGARD durch deren Bezeichnung als „cuisses du rhinencéphale“ Ausdruck zu geben versucht. — Es ist bereits des Umstandes Erwähnung geschehen, dass die laterale Grenzfurche zwischen dem Tuberculum olfactorium und der Vorderhirnblase horizontal verläuft. Ob es sich bei frischen Gehirnen thatsächlich um einen so scharf ausgeprägten Sulcus handeln möge, bezweifelten wir anfangs mit WILDER, da bei der ausserordentlichen Weite der Ventricularhöhlen die Schrumpfung in der Conservierungsflüssigkeit selbst unbedeutende Irregularitäten der Wandungen bedeutend stärker zum Ausdrucke bringen kann; später konnten

1) J. HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*, Leipzig 1890.

wir uns aber an Macerationspräparaten überzeugen, dass diese tiefe seitliche Furche kein Kunstproduct sein kann, da ihr eine scharf einschneidende Duplicatur der Pia entspricht.

Der Uebergang der Tubercula olfactoria in die Tractus vollzieht sich in der Frontalebene des Vorderendes des Prosencephalons. Die Divergenz der beidseitigen Tracte ist zwar eine mässige und bleibt hinter den eigentlichen Bifurcationen, wie wir sie z. B. bei Selachiern finden, weit zurück. Dennoch kommt zwischen beiden Tractus dadurch eine beträchtliche Entfernung zu Stande, dass ihre Abgangsstellen von der gemeinsamen Masse des Vorderhirns und der Tubercula 6 mm auseinanderliegen. So schliessen sie eine Bucht ein, die als Incisura interolfactoria bezeichnet sein mag und von der wir bereits sahen, dass sie den caudalen Abschluss des von Venenstämmen durchzogenen Präcerebralraumes bildet.

Ursprünglich drehrund, schwellen nach vorne die Tractus olfactorii rasch zu den Bulbi an. Eine deutliche Furchung lässt schon makroskopisch die Zusammensetzung aus Längsbahnen errathen, während Tubercula und Bulbi des Oberflächenreliefs entbehren. Keine laterale Furche ist zu erkennen, noch weniger kommt es, wie bei *Protopterus*, streckenweise zu einer Zweitheilung des Tractus olfactorius.

Die Fila olfactoria und die Art ihres Ansatzes an die Nasenkapseln sind im topographischen Abschnitte bereits beschrieben worden.

Zwischen den beiden Tubercula olfactoria sehen wir in der Dorsalansicht in der ganzen Länge des Vorderhirns ein flaches, bandförmiges, bereits von SANDERS abgebildetes Gebilde verlaufen, welches von hinten nach vorne an Breite bedeutend abnimmt. Rostral reicht es bis an die Incisura interolfactoria; caudal ist kein scharfer Abschluss vorhanden, sondern die Ränder des Gebildes setzen sich als schmale Bänder zu beiden Seiten der Zirbelpolsters bis gegen die hintere Grenze des Mittelhirns fort. Um nicht über seine Natur zu präjudiciren, bezeichnen wir es rein morphologisch und topographisch als Lingula interolfactoria. Möglich, dass das in allen unseren Präparaten und denen der früheren Untersucher vorhandene scharfe Hervortreten dieses Gebildes zum Theil auf postmortale Schrumpfung zurückzuführen ist. Immerhin ist ein Festhalten an der Betrachtung als besonderen Theil des Vorderhirns schon dadurch durchaus indicirt, dass, wie weiter unten dargethan werden soll, wir es im Gegensatz zu dem anliegenden Theile nicht mit Nervenparenchym, sondern mit Plexusgewebe zu thun haben — ganz abgesehen davon, dass hier die mechanischen Bedingungen zur Entstehung artificieller Oberflächengestaltung bei weitem nicht so günstig liegen, wie bei der horizontalen Grenzfurche der Tubercula olfactoria.

Durch die Lingula interolfactoria kommt die dorsale Vereinigung der beiden Vorderhirnhemisphären zu Stande, somit der Mangel einer dorsalen Medianfissur. Ventral findet sich dagegen eine solche vor; sie schneidet tief zwischen den beiden Hemisphären ein. Letztere stellen sich dar als mächtige, seitlich etwas abgeplattete, eiförmige, eng an einander geschlossene Gebilde, an welchen keine Andeutung der bei *Protopterus* von BURCKHARDT namhaft gemachten besonderen Lappen sich vorfindet.

Folgende Zahlen mögen noch über die Grössenverhältnisse am Vorder- und Riechhirne orientiren:

Länge einer Vorderhirnhemisphäre	20 mm
Breite „ „	7,5 „
Länge eines Tuberculum olfactorium	15 „
Breite „ „ „	6 „
Breite der Lingula interolfactoria an ihrem oralen Ende	2 „
„ „ „ „ am hinteren Ende des Vorderhirns	3,5 „
Höhe des Gesamtvorderhirns (Hemisphäre + Tuberculum olfactorium)	15 „
Länge eines Tractus olfactorius	10 „

Länge eines Bulbus olfactorius	13 mm
Breite „ „ „	9 „
Breite der Incisura interolfactoria	6 „
Abstand Incisura interolfactoria — Epiphyse	11,5 „

B. Die Gehirnhöhlen.

a) Der 4. Ventrikel.

Im Gegensatze zu *Protopterus* und *Lepidosiren* hat bei *Ceratodus* die Rautengrube eine Decke von sehr starker Ausbildung. Nur über dem Calamus scriptorius, im Bereiche der bei der äusseren Morphologie geschilderten rundlichen Fensterung, deren hinterer Abschluss durch die Rautenlippen geliefert wird, wird das Tectum bloss durch ein äusserst dünnes, lamellöses und sehr zerreissliches Bläschen geschlossen.

Wird nun dieses Velum medullare posterius an seinem, ja auch von aussen deutlich erkennbaren, Ansätze vom basalen Abschnitte des Rautenhirns abgetrennt und von seiner ventralen Seite betrachtet, so zeigt es sich, dass ihm eine recht complicirte Structur zukommt.

An der vorderen Spitze der „Apertura ventriculi quarti“ beginnt nämlich ein medianes, schmales, flaches Band, welches, die Unterfläche des Rautenhirndaches halbirend, sich rostralwärts beinahe bis zum vorderen Ende des Velums erstreckt. An dieser Stelle (1 mm hinter der Hinter- und Nachhirn scheidenden dorsalen Querfurche) findet eine Bifurcation dieser „Taenia veli“ statt, so dass ihre beiden Ausläufer in schräger Richtung zu den zwei oben beschriebenen, das Cerebellum überbauschenden Ausstülpungen (Recessus antero-laterales) tendiren, in deren Tiefe sie ihr Ende finden. Zu beiden Seiten sowohl des medianen Bändchens, als seiner divergirenden Ausläufer reihen sich nun, wie die Fiedern eines Blattes, parallel gestellte Kämme mehr oder weniger rechtwinklig an, zwischen welchen tiefe, quergestellte Krypten sich einsenken. Am Ansätze des Velums an das basale Rautenhirn hören die Kämme in einer Linie von sägeartig auslaufenden Zacken auf.

Durch diese hochdifferenzirte Structur erhält das Rautenhirndach eine bedeutende Dicke. Es sei schon hier bemerkt, dass die histologische Untersuchung eine äusserst reichliche Vascularisation dieser Kämme und Leisten ergibt. Eine ähnliche, jedenfalls auf eine ungeheure Oberflächenvergrösserung herauslaufende Structur bietet das Nachhirndach aller primitiven Selachier, z. B. *Seymnus licha*, dar. Man kann sich der Analogisirung mit dem Baue der Ora serrata des Auges nicht erwehren, wobei auch an eine functionelle Aehnlichkeit (Secretion von Liquor cerebrospinalis, bzw. von Kammerwasser) zu denken ist.

Was den Boden der Rautengrube betrifft, so zeichnet er sich (wie bei zahlreichen Selachiern und bei den dipneumonischen Dipnoern) durch seine bedeutende Breite und Flachheit aus. In den caudalen zwei Dritteln bleibt der Transversaldiameter ziemlich constant (ca. 4 mm), nimmt er aber dann oralwärts rasch zu, um in der Gegend der Recessus antero-laterales 8 mm zu erreichen.

Die Bodenconfiguration ist folgende: im ganzen Bereiche der Rautengrube findet sich eine Medianfurche die, in den hinteren zwei Dritteln der Grube nur schwach einschneidend und lineär, im vorderen Drittel sich bedeutend vertieft, dabei eine Breite von 0,3 mm erreicht und wallartig aufgeworfene Ränder aufweist. Zu beiden Seiten des Sulcus medianus verlaufen, die hinteren Längsbündel begrenzend, 2 seichtere Furchen, die eigentlich nur in den hinteren Partien gut erkennbar sind, vorne aber durch die Wulstung der Ränder des Sulcus medianus verwischt werden.

b) Hinterhirn- und Mittelhirnhöhle.

Der Einblick, der durch seitliches Aufschlitzen in diese Theile des Neuralrohres gewonnen wird, lässt deren ganz bedeutende Geräumigkeit erkennen. Was das Mesencephalon anbelangt, so ist auch bei den dipneumonischen Dipnoern sein Cavum, WILDER's Mesocoele, sehr weit, besonders im dorso-ventralen Durchmesser. Dagegen ist die Hinterhirnhöhle, die Epicoele, bei ihnen sehr schwach entwickelt, ja aus der BURCKHARDT'schen Monographie des *Protopterus*-Gehirns geht hervor, dass im Bereiche des Cerebellums die Hirnhöhle eine förmliche Einschnürung erfährt. Demgegenüber stellt die auffallende Höhe des Hinterhirncavums von *Ceratodus* Verhältnisse dar, wie sie denen vieler Selachier (z. B. *Scymnus*) nahe kommen. Dabei muss noch hervorgehoben werden, dass sich dies weite Cavum im Bereiche des Kleinhirns nicht etwa hauptsächlich auf die geringe Dicke der dorsal gelegenen Hirntheile zurückführen lässt, wie dies beim Mittelhirne der Fall ist, wo das schon an den Lobi optici gering entwickelte Dach in der Medianzone zu einer äusserst dünnen Lamelle wird. Im Gegentheil, die Hinterhirndecke zeigt [wie bei den Stören — vergl. JOHNSTON¹⁾] in der Sagittalrichtung eine stark gegen das Cavum prominirende wulstige Verdickung, gleichsam als Compensation der geringen dorsalwärts gerichteten Entfaltung seiner Oberfläche. Bei der Besprechung der histologischen Befunde werden wir uns mit diesem „Torus medianus cerebelli“ näher zu beschäftigen haben. Er verläuft nicht vollkommen horizontal, sondern sein Kamm hat eine deutliche, ventralwärts gerichtete Concavität. Dadurch wird sein vorderes Ende dem Boden des Hinterhirns genähert, und kommt es beim Uebergange zum Mittelhirne zu einer, wenn auch nicht beträchtlichen, verticalen Einengung des Lumens. Da auch von aussen zwischen Cerebellum und Lobi optici ein tiefer Transversalsulcus einschneidet, so stellt sich uns die, im Bauplane des Gehirns so constante, als Valvula bezeichnete Faltenbildung des Hirndaches zwischen Hinter- und Mittelhirn recht deutlich dar. An der Spitze der Falte hört der Torus medianus cerebelli mit einer rundlichen, knolligen Verdickung auf.

Das Dach der Mesocoele ist dagegen höchst einfach und zeigt eine blosse kuppelförmige, oralwärts stärker abschüssige Wölbung. Von der paarigen Anlage der Lobi optici und von medianer Trennung ist von der Ventralseite der Mittelhirndecke aus nichts zu bemerken.

Ebenso einfach ist die Bodenconfiguration im Bereiche beider Hirnabschnitte. Der Hinterhirnboden steigt, leicht rinnenförmig ausgehöhlt, sanft an, bis zum Uebergange in den Mittelhirnboden. Dieser vollzieht sich durch eine schwache, transversale, wallartige Erhebung, der Andeutung des Sulcus interencephalicus. Der Boden des Mesencephalons ist glatt und horizontal.

c) Zwischenhirn- und Vorderhirnhöhle. Verhältnisse der Plexus chorioidei.

Um die Verhältnisse der Decke des 3. Ventrikels und des Vorderhirns zu verstehen, müssen wir sie uns sowohl durch verschiedenartige makroskopische Präparation deutlich zu machen suchen, als auch durch gleichzeitige Berücksichtigung der Quer- und Längsschnittbilder. Man betrachte deshalb gleichzeitig unsere Abbildungen: Textfig. 3 u. 10, Fig. 1—3 auf Taf. XLII (Seitenansicht der Decke des 3. Ventrikels; Medianschnitt; Längsschnitt; Querschnitt).

Die beste Methode, die complicirten Verhältnisse dieser Gegend makroskopisch klarzulegen, besteht darin, dass man bei einem Alkoholexemplar dem seitlichen Contour des Zwischen- und Vorderhirns entlang schneidet und dadurch die dorsale von der ventralen Hälfte entfernt. Sodann legt man einen Schnitt an, welcher, parallel dem Medianschnitte, durch die Decke des 3. Ventrikels und die dorsale Wölbung des Vorderhirns läuft; dadurch wird die laterale Ansicht der gesamten Partie blossgelegt.

1) J. B. JOHNSTON, The brain of *Acipenser*, Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. XV, 1901.

Gegen das Mittelhirn werden der 3. Ventrikel und seine Decke abgeschlossen durch die Commissura posterior. Ein kurzes Schalstück bildet die Verbindungsstelle bis zum Ursprung des Zirbelstieles, in welchen eine Oeffnung von ca. 0,25 mm Breite hineinführt. Vor dem Zirbelstiele zieht querüber eine wohlausgebildete Commissura superior, die sich alsbald lateralwärts in den Wandungen des Zwischenhirns verliert. Vor ihr senkt sich ein Raum ein, der, länglich-ovoid, von der Grösse eines Apfelnukleus, dorsalwärts verläuft, von einer medialen Lamelle durchfurcht wird und an dessen Spitze, von der dorsalen Seite in eine kleine Grube eingesenkt, die Zirbel zu liegen kommt. Dieser Raum ist jedoch in der ventralen Ansicht (Textfig. 3) nicht ganz zu sehen, sondern wird theilweise bedeckt von dem ungefähr über sein letztes Drittel hinziehenden Bogen, den das Velum bildet.

Dieses verläuft von schräg dorsal-caudalwärts, fast parallel, aber in entgegengesetzter Richtung wie der Zirbelstiel. Sein Ende reicht nicht ganz bis zur Hälfte des Zirbelstieles. Nur in der Medianlinie ist das Velum relativ einfach gebaut, lateral und oralwärts jedoch in die Complication einbezogen, welche hier gebildet wird von den scheinbar regellos mäandrisch verschlungenen Windungen des prävelaren Theiles der Decke des 3. Ventrikels. Es stellt dieser prävelare Abschnitt einen Complex von Falten zwischen ihnen gelegener Furchen dar, in dem sich nur mühsam einige wesentliche Züge des Baues erkennen lassen.

Das ganze Falten-System zwischen dem Velum und dem Vorderende des Prosencephalons ist nämlich von schräg verlaufenden Hauptfurchen dominirt. Letztere strahlen aus von demjenigen Punkte, wo die Vena cerebri anterior unter dem prävelaren Abschnitte lateralwärts an die Decke des 3. Ventrikels herantritt. Sie breiten sich dann über beide mediale Wände des Vorderhirns aus, getrennt von 3 grossen Hauptfurchen, zwischen denen fächerförmige, unregelmässige Falten-Systeme verlaufen. Das mittlere dieser Falten-Systeme biegt dann lateralwärts in den Rand der Lingula um.

Auch von diesem Rande aus gehen nochmals besondere Falten-Systeme, die theilweise zu den erstgenannten sich in complicirter Weise in Beziehung setzen und in ihrem Ursprunge ähnliche Zackenlinien bilden, wie wir sie vom Rande des 4. Ventrikels her kennen. Von der Lateralseite betrachtet (Textfig. 3), besitzt das ganze Gebilde einen sichelförmigen Gesamtcontour, und zwar so, dass der convexe Bogen

Fig. 3. Decke des 3. Ventrikels von *Ceratodus*. A Laterale Ansicht mit dem linken Theil der Lingula interolfactoria und dem rechten des Zirbelpolsters. B Ventrale Ansicht des Zirbelpolsters. 6-fach vergr.

der Medianlinie der Lingula entspricht. Der concave verläuft nur etwas durch die hintersten der velaren Falten-Systeme ausgerandert, und greift so wenig tief zwischen die Hemisphären herein, dass die Sichel an ihrer breitesten Partie höchstens $\frac{1}{3}$ der Gesamthöhe des Vorderhirns erreicht.

Bei genauerem Zusehen erweist sich die Lingula als ein Bezirk, der nur scheinbar unpaarig ist. In Wirklichkeit ist er, wie aus der Beziehung von Querschnittsbildern und aus Textfig. 1 erhellt, an seiner

Oberfläche durch mäandrisch in einander greifende traubenartige Divertikel zusammengesetzt. Diese Divertikel sind unter sich durch Bindegewebe verbunden, und nur dadurch kommt der Eindruck zu Stande, als ob die Lingula ein unpaariges Gebilde sei. In Wirklichkeit reicht zwischen ihren beiden Blättern Bindegewebe, das reich vascularisirt ist, bis auf den unteren Rand der Sichel hinab.

Am erwachsenen Hirn lässt sich ein Recessus neuroporicus nicht mehr genau feststellen, indem der ganze vordere Theil so stark durch die Faltensysteme in Mitleidenschaft gezogen ist, dass die Einfachheit der ursprünglichen Verhältnisse stark getrübt wird. Es lässt sich immerhin zeigen, dass die Venen, welche bei anderen Fischen zum Recessus neuroporicus zu treten pflegen, am rostralen Rande der Lingula in derselben Weise eintreten wie bei den Formen mit wohlerhaltenem Recessus neuroporicus. Diese Venen sahen wir sich durch den Präcerebralraum spannen.

C. Die Ursprungsverhältnisse der Gehirnnerven.

Wie in den Vorbemerkungen betont, liegt es nicht im Rahmen dieser Arbeit, auf den peripheren Verlauf, die Verbreitung und Verzweigung der Gehirnnerven von *Ceratodus*, über welche schon BEAUREGARD, SANDERS, VAN WIJHE¹⁾, SPENCER²⁾ und K. FÜRBRINGER³⁾ Angaben gemacht haben, einzugehen. So wenig wir jedoch bei der Besprechung des Situs cerebri von der Betrachtung des intracraniellen Verlaufes der Kopfnerven abstrahiren konnten, können wir es unterlassen, in Kürze die Art des Austrittes der einzelnen Stämme aus dem Centralorgane zu schildern.

Die Optici entspringen an der Basis des Gehirns, am Uebergange von Prosencephalon in Diencephalon, kurz vor dem Abgange des Trichters, und zwar als 2 getrennte Stämmchen zu beiden Seiten der Mittellinie, nahe an einander gerückt, doch ohne dass es möglich ist, von einem äusserlich sichtbaren Chiasma zu sprechen.

Bei *Protopterus*, wo die Verhältnisse gleich liegen, da die Kreuzung der Sehnervenfasern innerhalb der Gehirnssubstanz erfolgt, hat PINKUS⁴⁾ die Kreuzung durch Maceration makroskopisch sichtbar machen können, da die verdünnten Theile der Gehirnbasis viel leichter zerreißen als der starke Strang der Optici. Bei seinem Austritte misst der Opticusstamm des *Ceratodus* 0,75 mm Breite.

Der Abgang des Oculomotorius, eines dünnen Stämmchens von nur 0,35 mm Dicke, erfolgt seitlich an der Basis des Mittelhirns, dicht caudal am Infundibulum. Es ist dasselbe Stämmchen, das bereits BEAUREGARD gesehen und bis zu einem seiner Endausläufer im Musculus rectus superior verfolgt hat.

Die Existenz der Trochleares bei *Ceratodus* hat erst SANDERS durch mikroskopische Auffindung seines intracerebralen Verlaufes feststellen können. So wenig wie die früheren Untersucher hatte er ihn makroskopisch sehen können, da der äusserst dünne, fadenförmige und sehr zerreissliche Nerv der Präparation die äusserste Schwierigkeit entgegengesetzt. Wir sind darin glücklicher gewesen, denn bei der Präparation des einen Alkohol-exemplares zum Horizontalsitus liess sich der Trochlearis in seinem Austritt und in seinem Verlaufe durch Schädelhöhle und Alisphenoidknorpel sehr deutlich darstellen (siehe Textfig. 1). Der Abgang des nur ca. 0,2 mm dicken Nervenfadens erfolgt dorsal-lateral aus der Tiefe der Mittelhirn und Kleinhirn trennenden Furche, also genau so, wie es bei *Protopterus* BURCKHARDT gefunden und abgebildet hat. Ebenfalls bei *Protopterus* hat dann PINKUS den Verlauf bis zum Eintritte des Obliquus superior verfolgen können.

1) VAN WIJHE, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Archiv f. Zoologie, Bd. V, Heft 3, 1882.

2) W. B. SPENCER, Contributions to our knowledge of *Ceratodus*. Maclay Memorial Volume, Part I.

3) K. FÜRBRINGER, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer, SEMON, Zool. Forschungsreisen 1904 und: Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf, Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.

4) F. PINKUS, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arb., Bd. IV, Heft 2.

Eine sehr starke Entwicklung erreichen bei *Ceratodus* die Stämme des fünften Hirnnervenspaars. Es treten am Uebergange des basalen Theiles des Nachhirns in denjenigen des Hinterhirns, also in der Brückengegend, 2 mächtige, dicht an einander geschmiegte Wurzeln lateral-ventral aus den Gehirne aus. Die oral gelegene ist die beträchtlichere, erreicht sie doch ein Caliber von 1,3 mm. Sie setzt sich in einen Nerven fort, der dem Ramus ophthalmicus trigemini entspricht. Die hintere hat eine Dicke von 0,9 mm und geht in einen Nervenstrang über, der, wie aus der Präparation seines ganzen Verlaufes durch SANDERS hervorgeht, den Rami infra- und supramaxillaris trigemini correspondirt. Während von aussen die Trennung in 2 Trunci schon beim Austritte aus dem Gehirne ganz scharf ist, dürfte doch auf eine kurze Strecke eine Verbindung zwischen den beiden bestehen. Eine auf dieser Strecke bemerkbare leichte, oral-ventral gelegene Anschwellung des vorderen Truncus darf, wie es die mikroskopischen Bilder beweisen, als Ganglion angesprochen werden. Die Angaben der bisherigen Autoren weichen in diesem Punkte sehr auseinander. BEAUREGARD hat das Vorhandensein eines Ganglions am Trigeminus in Abrede gestellt, SANDERS von einem an der vorderen Wurzel gelegenen GASSER'schen Ganglion gesprochen. Bei *Protopterus annectens*, dessen Kopfnervensystem, soweit wir die Verhältnisse übersehen können, im Allgemeinen die weitestgehende Uebereinstimmung mit demjenigen von *Ceratodus* aufweist, liegen beim Trigeminus nach PINKUS' Schilderung die Verhältnisse deutlicher: 2 ab origine getrennt erscheinende Wurzeln gehen bald in eine sehr deutliche Ganglienbildung auf, aus welcher dann wieder, in der Fortsetzung der beiden Wurzeln, 2 Nervenstämme austreten, deren vorderer dem Augenaste, deren hinterer den vereinigten Ober- und Unterkieferästen entspricht.

Den Facialis sahen wir, in Uebereinstimmung mit SANDERS, aus einer einzigen Wurzel (Kaliber: 1 mm) dicht hinter dem Trigeminusursprunge entstehen, ohne dass sich Verbindungen mit Trigeminus- oder Acusticuswurzeln ergeben hätten. Nach PINKUS liegen bei *Protopterus* die Verhältnisse nicht ebenso einfach, wie es BURCKHARDT angenommen hatte; vielmehr vindicirt er, unter Beiziehung verschiedener, von BURCKHARDT dem Acusticus zugeschriebener Wurzeln, dem Facialis eine sehr complexe Zusammensetzung aus 5 Ursprüngen.



Fig. 4. Rechte Unterseite der Medulla oblongata mit den Nervenaustritten. 4-fach vergr.

Der Abgang des Acusticus findet gleich caudal von demjenigen des Facialis statt, in dem Winkel, den letzterer mit der Glossopharyngeuswurzel bildet. Er repräsentirt einen mächtigen Strang von 1,4 mm Dicke, an dem jedoch beim Austritte eine Zusammensetzung aus 4 Zügen, einem stärkeren und 3 dünneren, erkennbar ist. Der noch in der Schädelhöhle erfolgenden Verzweigung dieses Stammes ist bei Besprechung des Situs cerebri bereits gedacht worden.

Von den bisherigen Bearbeitern des *Ceratodus* konnte der Abducens nicht gefunden werden — mit Ausnahme von VAN WIJHE, der alle 3 Augenmuskelnerven präparatorisch darstellte, es aber unterliess, sie bis zum Gehirne zu verfolgen. Bei *Protopterus* hat ihn BURCKHARDT zuerst aufgefunden und in demselben Querschnitte abgebildet, in welchem eine grosse Zahl von Acusticuswurzeln austreten. Schon hier verläuft der Abducens innerhalb der Medulla oblongata — nicht gerade, sondern mit einer seitwärts gerichteten Ausbiegung, die auf eine Verdrängung der Wurzeln durch die cerebrospinalen Bahnen schliessen lässt. PINKUS hat diesen Befund bestätigt. — Bei *Ceratodus* nun finden wir den Abducens sehr schwach ausgebildet, etwa 0,1 mm stark; hier tritt er in ganz unerwarteter Weise nicht nur ventral vom Acusticusursprung, sondern caudal hinter diesem aus, so dass man auf den ersten Blick glaubt, eine Acusticuswurzel vor sich zu haben und den Abducens zu vermissen (siehe Textfig. 4). Dieses abnorme Verhalten findet seine Erklärung darin, dass die basale Schwarte,

welche mit ihren Rändern sogar auf die Acusticusaustritte übergreift, das feine Aestchen des Abducens lateralwärts verdrängt. Für seine Deutung als Abducens spricht denn auch sein Verlauf, indem es nicht nach dem Acusticus hingerrichtet ist, sondern seinen Durchtritt an der Limitans externa überquert und oralwärts verläuft, wahrscheinlich um, wie bei *Protopterus*, sich dem Ramus ophthalmicus anzuschliessen.

Der Ursprung der Vagusgruppe geschieht zu beiden Seiten des Rautenhirnbodens aus 5 deutlich getrennten Wurzeln, die in einer von vorn-ventral nach hinten-dorsal leicht ansteigenden Linie geordnet sind. Da sich die vorderste dieser Wurzeln in einen dem Vagusstamme zwar eng angeschlossenen, jedoch von ihm deutlich getrennten Nerven fortsetzt, so kann füglich von einem Glossopharyngeus gesprochen werden. Seine Wurzel hat eine Breite von 0,75 mm. Die 4 Vaguswurzeln messen je 0,5 bis 0,7 mm.

Was die nun weiter caudalwärts sich anreihenden Nervenaustritte anbelangt, so sind es die Wurzeln jener Nervenstämme der hintersten Kopfsegmente, die FÜRBRINGER¹⁾ mit dem Namen Spino-occipitalnerven belegt und, in ihrem motorischen Theile, als die Vorläufer des Hypoglossus der höheren Wirbelthiere bezeichnet hat, und weiterhin diejenigen der oralsten Spinalnerven. Nach SANDERS würden nur die beiden vordersten der ganzen Reihe dem Hypoglossus zuzuweisen sein, was mit der Feststellung PINKUS²⁾ bei *Protopterus* in Einklang steht. Spino-occipitale und cervicale Nerven entstehen aus schlanken, dorsalen und ventralen Wurzeln von ca. 0,3—0,35 mm Dicke.

D. Die Arterien des Gehirns (siehe Textfig. 5).

Bei der Beschreibung des arteriellen Gefässsystems irgend welches Fischgehirns ist es noch heute nothwendig, sich als Muster und Vergleichsobject die klassischen Studien über die Gehirnschlagadern der Rochen und Haie vor Augen zu halten, welche bereits 1858 und 1872 HYRTL²⁾ in äusserst einfacher, präciser und erschöpfender Weise geliefert hat. So kamen uns auch bei der Betrachtung des relativ recht

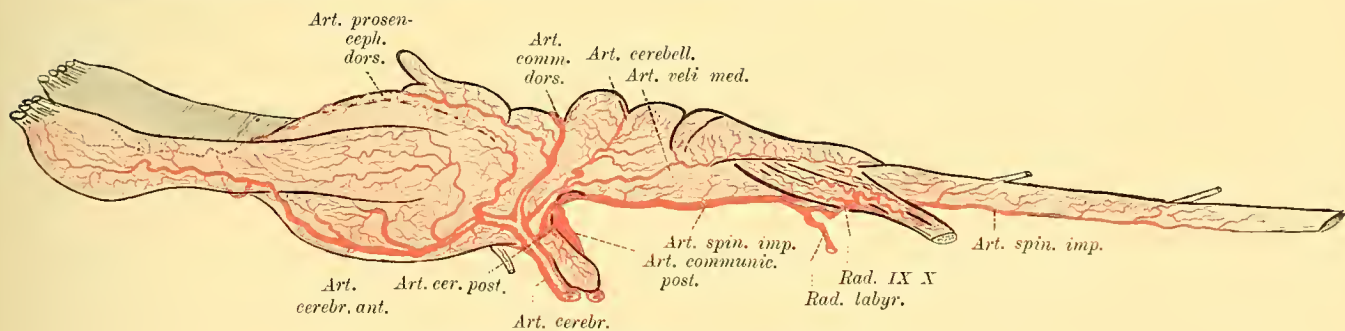


Fig. 5. Arterien des Gehirns von links. 2-fach vergr.

complicirten cerebralen Arteriensystems von *Ceratodus* HYRTL's Arbeiten sehr zu Statten, indem sich die von HYRTL beschriebenen Hauptstämme unschwer nach den von ihm gegebenen topographischen Kriterien auch bei unserem Fische finden liessen und so die Orientirung bedeutend erleichterten. Selbstverständlich wurden auch für diese Arterien, deren Homologie sich von selbst ergab, die HYRTL'schen Benennungen beibehalten. Im Uebrigen sind aber die kleineren Aeste nach ihrer Lage oder dem hauptsächlich von ihnen versorgten Gehirnthelle bezeichnet worden.

1) M. FÜRBRINGER, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für KARL GEGENBAUR, 1897.

2) J. HYRTL, Das arterielle Gefässsystem der Rochen. Abh. d. Wien. Akad., Bd. XV, 1858. — Ders., Die Kopfarterien der Haifische. Denkschr. d. Wien. Akad., Bd. XXXII, 1872.

Die *Arteria cerebralis* oder *carotis interna* zieht zu beiden Seiten von Hypophyse und Trichter bis zur Basis des letzteren, wo sie sich in 2 ziemlich bedeutende Hauptäste gabelt, nachdem schon vorher 3 dünnere Gefässchen von ihr abgegangen. Es sind also im Ganzen 5 Aeste der Carotis aufzuzählen:

1) *Art. communicans posterior*. Sie stellt eine kurze, caudal dem Infundibulum aufliegende Anastomose zwischen den beiderseitigen Carotiden dar, zugleich aber auch zwischen dem Carotiden- und dem Spinalarteriensysteme, da sie in der Mitte ihres Verlaufes die *Arteria spinalis impar* aufnimmt. Eine vordere *Art. communicans*, oral vom Infundibulum gelegen, existirt nicht, so dass also der *Circulus arteriosus Willisii*, wie wir ihn bei höheren Vertebraten kennen, nicht zur Ausbildung gelangt. — Von der *Arteria communicans posterior* aus erfolgt die Gefässversorgung der Hypophyse durch ein eigenes medianes Aestchen.

2) *Art. nervi optici*. Ein feiner Arterienzweig geht ungefähr in der gleichen Höhe wie die *Art. communicans posterior* vom Carotisstamme ab und tritt zum Sehnerven.

3) *Art. cerebri posterior*. Kurz vor ihrer Endgabelung entsendet die Carotis den sofort caudalwärts sich wendenden mittelstarken Ast, welcher die Versorgung der dorsalen Bezirke der hinteren Gehirnabschnitte übernimmt. Lateral von der basalen Mittelhirnpartie theilt sich diese hintere Gehirnarterie in:

a) die *Art. cerebellaris*; diese wendet sich dorsalwärts und legt sich in die Kleinhirn und Mittelhirn trennende Furche; ihre Aestchen vertheilen sich vornehmlich auf der Kleinhirnoberfläche, versorgen jedoch auch die caudalen Partien des Mesencephalons;

b) die *Art. veli medullaris*. Indem sie die Richtung der *Art. cerebri posterior* einhält, gelangt sie zum Rautenhirne und verläuft dort am lateralen Ansätze des Tectum ventriculi IV an die basalen Partien. Ihre Aestchen vertheilen sich auf das Velum medullare entsprechend dessen bereits beschriebenem Trabeccularrelief. Ein etwas stärkerer Ast ramificirt sich im Bereiche des Recessus antero-lateralis des Rautenhirndaches.

4) *Art. cerebri intermedia*. Dieser eine Endast der Carotis steigt von der Bifurcationsstelle aus, nur schwach caudalwärts gewendet, bis zur hinteren Circumferenz des Zwischenhirndaches empor, wo er sich in 2 Rami gabelt. Letztere sind:

a) *Art. communicans dorsalis*. Sie geht in der Furche, welche Zwischen- und Mittelhirn scheidet, zur Medianlinie, wo sie sich mit dem entsprechenden Aste der antimeren mittleren Gehirnarterie zu einer Anastomose vereinigt. Ein kleiner Zweig geht von ihr zum Vorderrande des Mittelhirndaches, ein anderer zum Zwischenhirndache.

b) *Art. prosencephali dorsalis*. Sie verläuft zuerst zu beiden Seiten von Zwischenhirndach und Zirbelpolster, sodann längs der Lingula interolfactoria nach vorne, tritt an der Incisura interolfactoria auf die mediale Seite des Tractus olfactorius über, dem entlang sie zieht, um an der medialen Oberfläche des Bulbus olfactorius sich in ihre terminalen Ramificationen aufzulösen. Unterwegs versorgt sie durch zahlreiche feine Aestchen das Zirbelpolster, die Epiphyse und die Lingula.

5) *Art. cerebri anterior*. Dieser mächtigste Ast der Carotis wendet sich sofort den basalen Partien des Vorderhirns zu, um lateral von der Hemisphäre und weiterhin vom Tractus olfactorius nach vorne zu ziehen. Seine Endverzweigungen überziehen die laterale Oberfläche des Bulbus olfactorius. Am Uebergange des Tuberculum olfactorium in den Tractus zieht ventral von letzterem eine Anastomose zur Endstrecke der *Art. prosencephali dorsalis* durch. Im Uebrigen giebt die *Art. cerebri anterior* 4 Aeste ab, welche Tuberculum olfactorium und Vorderhirnhemisphären vascularisiren und die in dorsaler Richtung abgehen.

a) *Ramus primus*. Er verbreitet sich über die hintere Circumferenz des Tuberculum olfactorium.

b) *Ramus secundus*. Dem ersten Aste ungefähr parallel gelangt er, lateral an der Vorderhirnblase emporsteigend, etwas weiter oralwärts zum Tuberculum und spaltet sich in 2 Längsäste, die über das Tuberculum hin nach vorne ziehen.

c) *Ramus tertius*. Er tritt ungefähr an die Mitte der Hemisphäre heran, nach vorne und hinten zahlreiche Aestchen an diese abgebend.

d) *Ramus quartus*. Schwächer als die bisherigen, verzweigt er sich in ähnlicher Weise in der Nähe des vorderen Hemisphärenpoles.

Wesentlich einfacher gestaltet sich die Vertheilung der Aeste der *Spinalis impar*. Ihr Stamm verläuft in der Mittellinie der Gehirnbasis bis zur Hinterfläche des Trichters, wo, wie schon erwähnt, die Vereinigung mit der *Communicans posterior* erfolgt. Auf dieser ganzen Strecke verdient das Gefäß die ihm von HYRTL beigelegte Bezeichnung „*impar*“, da nicht, wie bei den meisten Selachiern z. B., streckenweise Verdoppelungen der Arterie sich finden.

Abgesehen von der Versorgung der basalen Theile von Mittel-, Hinter- und Nachhirn durch feine Aestchen und der Abgabe ebensolcher an die austretenden Gehirnnerven, ist nur ein mächtigerer Ast der *Spinalis* hervorzuheben, welcher sie an der Basis des Rautenhirns verlässt, um sich bald in 2 ebenfalls noch ziemlich beträchtliche Zweige zu gabeln; der erste derselben tritt durch den *Meatus acusticus internus* in das Labyrinth ein, der andere liefert die feinen Arterien, welche die Stämme der *Vago-Glossopharyngeus*-gruppe begleiten.

Sowohl bei den Aesten der *Spinalis impar* als auch bei der gesamten *Ramification* der *Carotis* fällt eine deutliche Verschiedenheit in der Abgangsweise der hauptsächlichen Gefässstämme auf: Während in den rostralen Partien die letzteren alle mehr oder weniger senkrecht von den longitudinalen Arterien sich abzweigen, wird caudalwärts der Abgangswinkel immer spitzer. Wir sehen hierin einen neuen Indicator für stattgehabte Wachsthumverschiebungen, wie wir sie schon durch verschiedene andere morphologische Eigenthümlichkeiten angedeutet fanden.

IV. Histologisches.

A. Cerebellum.

Bei histologischer Betrachtung erweist sich das Kleinhirn von *Ceratodus* als ein Organ von weitgehender Differenzirung der cellulären Elemente, wobei sein Aufbau die für das Cerebellum der unteren Wirbelthierklassen charakteristische *Stratification* erkennen lässt.

Am deutlichsten ist diese auf einem *Sagittalschnitte* durch die *Dorsolateralzone* des Kleinhirns zu erkennen. Hier reiht sich an die *Pia* mit den unter ihr liegenden, keine continuirliche Lage bildenden *Peridymzellen* eine schmale *Molecularschicht* an. Sie besteht aus einem engen Maschenwerk sich durchflechtender, der tieferen Schicht entstammender Fasern, mit spärlich dazwischen gestreuten zelligen Elementen verschiedener Grösse, theils mit blassem ovalen, theils intensiver tingirbarem rundlichen Kerne.

Unter der *Molecularschicht* finden wir die Zone der *PURKINJE'schen Zellen*, wie sie unsere Textfig. 6 wiedergibt. Bei *Protopterus* konnte BURCKHARDT grosse, als *PURKINJE'sche Zellen* anzusprechende celluläre Gebilde nicht finden. *Ceratodus* jedoch besitzt zwischen der *Molecular-* und der *Körnerschicht* seines Kleinhirns ein *Stratum* mächtiger blasser *Ganglienzellen*, die, ungefähr in 3 Gliedern angeordnet, einen grossen, leicht granulirten Kern, hie und da auch einen *Nucleolus* erkennen lassen und sich durch die Deutlichkeit und starke *Ramification* der *Dendriten* auszeichnen. Multipolare Formen scheinen die Majorität zu bilden;

an ihren 4—6 Ecken setzen sie sich in die anfänglich ziemlich dicken Ausläufer fort. Die Längsaxe der Zelle pflegt in dorso-ventraler Richtung zu verlaufen. Beinahe überall ist der Axencylinder ventrikelfwärts gerichtet, die Dendriten nach der Dorsalfäche des Gehirns. Letztere weisen im Ganzen einen sehr weitgehenden geweihtartigen Verzweigungsmodus auf; die feinsten Ausläufer lassen sich in die Molecularis verfolgen.

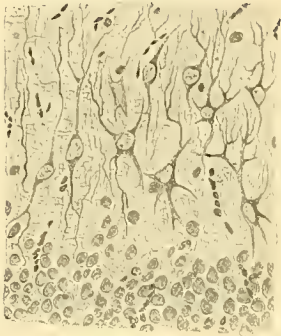


Fig. 6. Lateral Sagittalschnitt durch das Kleinhirn. Dorso-lateralzone. 135-fach vergr.

In kleinerer, aber immerhin ansehnlicher Zahl finden wir bipolare, spindlige Zellformen vor, deren beide schwach und nur spitzwinklig verzweigte Ausläufer in die Molecular- bzw. in die Körnerschicht eintauchen.

Zwischen diesen charakteristischen PURKINJE'schen Elementen zerstreut liegen noch spärliche sphärische und ovoide Zellen von der Art, wie wir sie schon innerhalb der Molecularschicht antrafen.

Der grosse Gefässreichthum und das gedrängte Glianetz der PURKINJE-Zone verdienen noch besonderes Hervorheben.

Das nächst tiefer gelegene Stratum granulare des Cerebellums weist in der Dorsolateralzone eine derartige Massenentfaltung auf, dass es innerhalb der Corpora restiformia zu eigentlichen mächtigen Lateralkernen anschwillt. Ein Theil dieser Schicht ist auf Textfig. 6 noch sichtbar. Die Elemente sind rundlich, grosskernig, in ein mässig enges Stützsubstanzgerüst äusserst dicht und reichlich eingelagert. Auch hier ausgiebige Vascularisation.

Eine dünne innere Markschicht, mit grösstentheils longitudinal verlaufenden Fasern, trennt die Granulosa vom Ependymsaume des Ventrikels.

Weniger klar ausgebildet ist die Stratification im Bereiche der Dorsomedianzone. Es findet nämlich innerhalb ihrer ventralen, als Wulst in den Ventrikel ragenden Hälfte, die wir oben als „Torus medianus cerebelli“ beschrieben, eine gegenseitige ausgiebige Durchflechtung von zelligen Zügen der Körnerschicht und Fasermassen des tiefen Marklagers statt. Ferner ist der Medianzone eigenthümlich die schwache Ausbildung der PURKINJE'schen Zellschichten.

B. Mittelhirn.

Der Aufbau des Mittelhirns, wie ihn z. B. der Taf. XLII, Fig. 5 wiedergegebene Querschnitt lehrt, ist ein relativ einfacher. Den Sylvischen Aquädukt umgibt ein stark entwickeltes Höhlengrau, das in den Dorsolateralzonen seine maximale Mächtigkeit aufweist. Nach aussen von ihm schliesst sich dann die weisse Substanz an, welche in den dorsalen Partien ungefähr die Dicke des Höhlengraues hat, in den seitlichen und ventralen sie bedeutend übertrifft. In dieser peripheren Markschicht macht sich das Vorherrschen radiär angeordneter faseriger Elemente, sowohl Stützsubstanz als Ausläufer von Ganglienzellen, bemerkbar.

Zwei Partien des Mittelhirns zeichnen sich noch durch besondere structurelle Eigenthümlichkeiten aus.

Vorerst findet sich zu beiden Seiten der ventro-lateralen Partie je ein mächtiger, peripherer Kern, aus rundlichen, mittelgrossen, sehr dichtgedrängten Ganglienzellen bestehend. In dem oralen Mittelhirnabschnitte noch platt und dünn (siehe die rechte Seite unseres abgebildeten, etwas schräg zur Längsaxe gerathenen Schnittes) nimmt er caudalwärts bedeutend an Mächtigkeit zu (linke Seite der Abbildung), geht dann in den bereits erwähnten Lateralkern des Kleinhirns über, der, vom Uebergange des Mesencephalons ins Cerebellum an, allmählich in die Tiefe rückt und von einer peripheren weissen Marklage nach innen gedrängt wird (siehe Taf. LXII, Fig. 5). Die Analogie jenes „Nucleus lateralis mesencephali“ mit der mehrfachen Lage von Zellen, welche sich bei *Protopterus*, den lateralen Rand der weissen Substanz umsäumend, dem ganzen

Mittelhirne entlang zieht und aufs Kleinhirn fortsetzt (R. BURCKHARDT), scheint ganz sicher zu sein. Immerhin liegt bei *Ceratodus* ein weitaus, mächtigeres Gebilde vor als bei *Protopterus*. BURCKHARDT, dessen Material die Anwendung der Versilberungsmethode gestattete, fand, dass die nervösen Zellen jener lateralen Gebilde nach innen gerichtete Ausläufer hatten, indes der Axencylinder ventral abbog. „Das wäre also eine Zellschicht, welche Ueberreste jener bei Fischen so hochentwickelten Schichten des Mittelhirns repräsentiren würde. Aehnliches hat RAMÓN Y CAJAL bei der Mittelhirnrinde von Amphibien und Reptilien beobachtet und es ist ihm gelungen, die Axencylinder dieser Zellen in den Opticus zu verfolgen.“ Obschon die Anwendung der GOLGI'schen Methode uns unmöglich war, und wir an unseren Hämatoxylinpräparaten vergeblich die Ausläufer der Lateralkern-Zellen zu verfolgen versucht haben, dürfen wir darum doch mit grosser Wahrscheinlichkeit die Vermuthung aussprechen, dass wir in jenen Kernen einen Theil des optischen Apparates, einen Vorläufer der Corpora geniculata anteriora vor uns haben.

Der zweite Theil der Mittelhirnwand, der sich durch einen specialisirten Bau auszeichnet, ist die Medianzone des Mesencephalondaches. Textfig 7. giebt einen Sagittalschnitt durch dieselbe wieder. Hier sehen wir, nahe unter Hirnoberfläche und Pia gelegen, die Reihe der mächtigen, blassen, dreieckigen Ganglienzellen des Mittelhirntrigeminus-Kernes, deren Axencylinder, das enge Glianetz durchdringend, in radiärer Richtung dem Höhlengrau zustreben, zwischen dessen Zellen sie verschwinden. In der Nähe der Trigeminuszellen finden sich übrigens in mässiger Anzahl Ganglienzellen von undifferenzirtem Typus, die bis unter die Pia reichen.

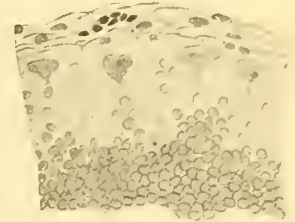


Fig. 7. Sagittaler Medianschnitt des Mittelhirndaches. 135-fach vergr.

C. Vorderhirn.

Ein durch die Wandung der Vorderhirnblase geführter Schnitt lässt uns zwar eine deutliche Stratifcation erkennen und ebenso eine bemerkenswerthe Differenzirung der verschiedenen zelligen Elemente — andererseits ist aber (abgesehen von unbeträchtlichen Variationen in der Mächtigkeit der einzelnen Schichten) die grosse Gleichförmigkeit der Wandstructur an den verschiedensten Theilen der grossen Vorderhirnblasen sehr auffällig und darf wohl als ein Zeichen geringer Specialisirung aufgefasst werden. Besonderes Hervorheben verdient die Identität des mikroskopischen Bildes in der Dorsalzone, die sich morphologisch als caudaler Abschnitt des Rhinencephalons documentirt (Tuberculum olfactorium, „cuisses du rhinencéphale“), und in der ventralen (Prosencephalon sensu strictiori). In die dorsalen Wandabschnitte tritt zwar die Faserung aus dem Tractus olfactorius ein; bei dem übereinstimmenden Aufbau und der überreichlichen Tangentialfaserverbindung zwischen jenen und den ventralen Bezirken sind wir jedoch keineswegs berechtigt, die Dorsalzone etwa als „Riechrinde“ von der ventralen zu sondern. Vielmehr scheint bei *Ceratodus* eine topographisch und physiologisch undifferenzirte Vorderhirnrinde vorzuliegen. Für diese Annahme fällt schwer ins Gewicht, dass bei der weiter oben in der Wirbelthierreihe eintretenden Differenzirung es gerade die ventralen Vorderhirnthteile sind, welche sich zu Endstätten des Riechapparates differenziren, während das dorsal von EDINGER's Fissura limbica (als deren Vorläufer wohl unsere seitliche Horizontalfurche aufzufassen sein dürfte) gelegene Pallium olfactiven Functionen entfremdet wird. Läge bei *Ceratodus* thatsächlich ein differenzirtes, dorsal gelegenes Riechpallium vor, so stände dies in einem schroffen, schon a priori kaum wahrscheinlichen Gegensatz zum Bauplan des Riechhirns der übrigen Vertebraten.

Was nun die Einzelheiten der Structur der Hemisphärenwand betrifft, so haben wir sie nach einem durch die ventrale Partie gelegten Sagittalschnitte in Textfig. 8 abgebildet.

Als innerste Schicht finden wir den Ependymaum des Ventrikels, eine stark tingirbare, continuirliche Lage, die wohl hauptsächlich infolge der Härtung eine ziemlich reichliche Faltenbildung aufweist.

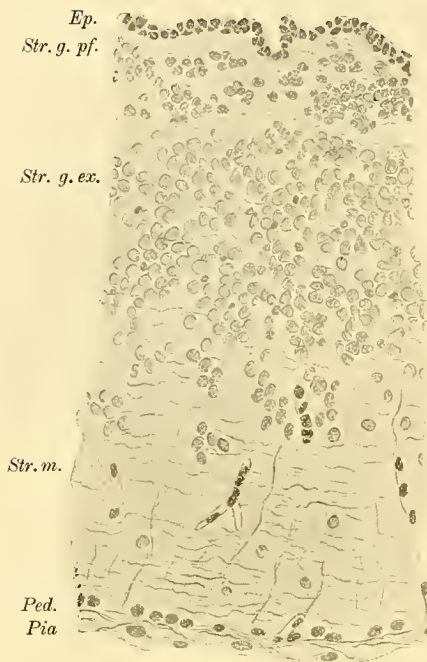


Fig. 8. Sagittalschnitt durch die ventrale Wand des Vorderhirns. 100-fach vergr. *Ep.* Ependym, *Ped.* Peridym, *Pia* Pia mater, *Str.g.ex.* Stratum gangliosum externum, *Str.g.pf.* Stratum gangliosum profundum, *Str.m.* Stratum medullare.

Von Flimmerfortsätzen, deren Ueberreste SANDERS gesehen haben will, konnten wir nichts entdecken.

An den Ependymaum reiht sich als zweite Schicht diejenige an, die wir als „Stratum gangliosum profundum (parvicellulare)“ bezeichnen. In eine ziemlich dichte Lage von Fasern, die im Ganzen zwar tangential verlaufen, aber starke Schlängelung aufweisen, eingebettet liegen kleine, dunkelkernige Zellen, deren Gefüge vielfach von breiteren Faserzügen durchbrochen ist, so dass grössere und kleinere Zellinseln und -gruppen entstehen.

Die 3. Schicht, welche an Tiefe das Drei- bis Vierfache der zweiten beträgt, das „Stratum gangliosum externum (magnicellulare)“, setzt sich zusammen aus einer ziemlich dicht gefügten Lage grösserer Ganglienzellen mit blassem, meist ovalem Kerne, zwischen welchen nicht nur tangentiale, sondern auch radiäre Fasern und die dunkeln, runden Kerne der Glia sichtbar sind.

Die 4. Schicht, das Stratum medullare, weist als Hauptcontingent ihrer Formelemente dickere tangentiale und feinere, leichtgeschweifte radiäre Fasern. Auch ein reichliches Glianetz lässt sich erkennen. Gefässe, an denen die übrigen Schichten arm sind, finden sich hier in ansehnlicher Zahl und Mächtigkeit vor, ebenso radiär eindringende Ausläufer der Pia mater. Ganz ganglienzellfrei ist übrigens diese Schicht nicht, da Zellen vom Typus der 3. Schicht sich in peripherwärts abnehmender Zahl eingestreut finden.

Endlich schliesst sich eine discontinuirliche Schicht von Peridymzellen an, und darüber zieht sich das Faserwerk der Pia mater.

D. Rhinencephalon.

Textfig. 9 giebt einen durch das rostrale Ende des Riechhirns gelegten Horizontalschnitt wieder. Die mikroskopische Betrachtung offenbart uns wohldifferenzirte Elemente in der charakteristischen Anordnung, die einen Schluss auf eine hohe physiologische Werthigkeit des olfactiven Apparates gestattet.

Gleich unter dem das Rhinocöl auskleidenden Ependymsaume sehen wir eine celluläre Schicht, welche die histologischen Eigenthümlichkeiten derjenigen der Hemisphärenrinde zeigt, die wir als Stratum gangliosum profundum seu parvicellulare bezeichneten. Nur ist vielleicht die Anordnung der Zellen eine gedrängtere, gleichmässigere, weniger von Faserzügen durchsetzte. Während im Bereiche des Tractus olfactorius dieser Zellschicht eine geringe Dicke zukommt, schwillt sie im Bulbus olfactorius, am vorderen Abschlusse der Riechhirnhöhle, zu beträchtlichem Umfange an.

Nach aussen von dieser tiefen Zelllage reiht sich eine weitere Schicht an, die, abgesehen von den Zellen der ziemlich reichentwickelten Glia, keine cellulären Elemente aufweist und lediglich aus in der Längsrichtung des Tractus verlaufenden, reichlichen Nervenfasern besteht. Bei vielen derselben, die sich durch starkes Caliber auszeichnen, lässt sich im Bereiche des Bulbus ein Zusammenhang mit grossen,

dunkelkernigen Zellen von charakteristischer Mitralform erkennen. Die Mitralzellschicht des Bulbus olfactorius ist von ziemlicher Mächtigkeit, da sie nicht nur in einem Bezirke liegen, der sich als Fortsetzung des tiefen Marklagers des Tractus darstellt, sondern in der ganzen Breite der vorderen Bulbuspartie, bis beinahe unter dem Pialüberzuge derselben, sich vorfinden.

Kehren wir zum Tractus olfactorius zurück, so finden wir, nach aussen von dem tiefen Marklager gelegen, eine breite Lage grosser Ganglienzellen von derselben histologischen Beschaffenheit wie das bei der Vorderhirnrinde beschriebene Stratum gangliosum externum seu magni-cellulare. Es handelt sich auch in der That um die directe Fortsetzung des letzteren. Im hinteren Theile des Bulbus, zugleich mit dem Auftreten der Mitralzellen verschwindet jedoch diese Zellschicht gänzlich.

Nach aussen von ihr, bis an die Peridymzellen und die Pia herannahend, findet sich ein äusseres ziemlich beträchtliches Marklager von beinahe ausschliesslich longitudinalem Faserlaufe und gänzlicher Analogie mit dem tiefen, die Kleinzellen- und Grosszellenschicht scheidenden Faserstratum. Auch hier lässt sich nämlich die Verbindung zahlreicher gröberer Fasern mit Mitralzellen feststellen, und zwar mit den peripher gelagerten Gruppen derselben.

Beim Uebergang des Tractus olfactorius in den dorsalen, als Tuberculum olfactorium angesprochenen Theil der Vorderhirnblase verschwimmen die Grenzen der inneren Zell- und der inneren Faserschicht dadurch, dass die Ganglienzellen zerstreuter angeordnet erscheinen, wobei sie den Nervenfasern des tiefen Riechmarkes Durchlass gewähren und mit letzteren zu einer Schicht verschmelzen. So kommt in den caudalen Riechhirnpartien die bei der Vorderhirnrinde beschriebene und abgebildete Stratifcation zu Stande.

Den vorderen Abschluss des Bulbus olfactorius, dessen oralem Ende sie wie eine Calotte aufsitzt, bildet die starke und compacte Lage der Glomeruli olfactorii. In ihrer Structur unterscheidet sie nichts von den entsprechenden Gebilden der Selachier und Teleostier. Die in sie eintretenden Riechnervenfasern bilden Bündel, die, sich in den verschiedenen Dimensionen des Raumes mannigfach durchflechtend, zu den Strängen zusammentreten, deren Ausbreitung über die Riechkapseln im makroskopischen Theile beschrieben wurde.



Fig. 9. Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius. 8-fach vergr.

E. Faserbahnen und Nervenursprünge.

Da das zu unserer Verfügung stehende Material es nicht gestattete, ausser den mit Hämalun gefärbten Schnittserien noch solche mit einer electiven Markscheidenfärbung anzufertigen, so darf die Aufzählung der in unseren Präparaten sichtbaren Faserbahnen keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

In Bezug auf Analogisirung und Benennung der Bahnen leistete uns, neben EDINGER's¹⁾ grundlegenden Arbeiten, JOHNSTON's²⁾ Monographie des Störgehirns gute Dienste.

Eine relativ grosse Anzahl der aufzuzählenden Tracte sind auf dem Taf. XLII, Fig. 1 wiedergegebenen lateralen Sagittalschnitte sichtbar.

1) L. EDINGER, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns, 5 Theile, Frankfurt a. M., M. Diesterweg, 1888—1903. — Ders., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 6. Aufl., Leipzig, Vogel, 1900.

2) J. B. JOHNSTON, The brain of *Acipenser*, Jena, Gustav Fischer, 1901.

Wenn wir von vorne nach hinten vorgehen, so treffen wir erst im Gebiete der Basis des Zwischenhirns compactere, zu Strängen angeordnete Faserzüge an.

Der mächtigste derselben ist der *Tractus opticus*. Konnte auch bei der äusseren Präparation kein *Chiasma opticum* festgestellt werden, so ist dasselbe im mikroskopischen Präparate um so deutlicher. An der Basis des Zwischenhirns, unmittelbar vor dem *Lobus inferior* findet eine reichliche Durchflechtung der beiderseitigen Sehnervenfasern statt. Weiter dorsalwärts steigt der *Tractus opticus*, leicht S-förmig geschweift, hinter dem *Thalamencephalon* zum *Mittelhirndache* empor, wo sein grösster Theil sein Ende erreicht. Ein geringeres Contingent seiner Fasern strahlt in die Seitentheile des *Mesencephalon* aus und tritt wahrscheinlich zu dessen *Lateralkernen* in Beziehung.

Dem letzten Abschnitte des Verlaufes des *Tractus opticus* gesellen sich aus den dorsalen Partien des Zwischenhirns reichliche Fasern hinzu, die, jedenfalls zum Theil, *EDINGER's Tractus gangliorum habenulae ad mesencephalon* darstellen.

Einen *Fasciculus retroflexus* konnten wir dagegen nicht finden.

Einer reichlichen Faserung dient noch als End- oder Ausgangspunkt der unmittelbar vor dem Niveau der Sehnervenkreuzung gelegene, in den *Ventrolateralzonen* gegen den Ventrikel zu ziemlich stark prominirende, basale Theil, der wohl als *Corpus striatum* angesehen werden kann. Der Haupttheil dieser Fasern lässt sich bis ins Rückenmark hinein verfolgen: es ist das basale *Vorderhirnbündel*. Ein anderes zieht, den *Tractus opticus* durchquerend, caudalwärts und bildet, hinter dem *Chiasma*, die *Decussatio postoptica*, oder zumindest den Theil derselben, der als *Tractus strio-tectalis* bezeichnet wird; lassen sich doch diese Fasern bis in die Haubengegend hinein verfolgen. Endlich kann man ein starkes Faserbündel zum *Lobus inferior* constatiren, der nach seiner Anfangs- und Endstätte als *Tractus strio-infundibularis* (bezw. *infundibulo-striatus*) zu bezeichnen wäre.

Gehen wir weiter caudalwärts vor, so begegnen wir an der Basis des Mittelhirns der *Oculomotoriusfaserung*, die sich aus Zellen, die zu beiden Seiten der ventralsten Partie des *Sylvischen Aquäductus* liegen, sammelt, um in schräg ventral-lateralwärts gerichtetem Verlaufe zum Austritte zu gelangen.

Reich an längsverlaufenden Faserzügen ist die *Haubenregion*. Die 3 mächtigsten und deutlichsten dieser Bündel sind auf dem abgebildeten Längsschnitte sichtbar.

Schräg von vorn-unten nach hinten-oben verlaufen die Bahnen des *Tractus tecto-striatus* und *strio-tectalis*, während dorsal vom basalen *Vorderhirnbündel*, und von letzterem besonders in den vorderen Theilen des *Mesencephalons* deutlich abgetrennt, ein Faserzug gegen die seitlichen *Mittelhirnpartien* verläuft, der jedenfalls als *Laqueus* anzusprechen ist. Endlich sehen wir, dicht oral von der dorsalen *Kleinhirn-Mittelhirngrenze*, den *Tractus bulbo-tectalis* breit und fächerförmig emporsteigen.

Letzterer Bahn schliesst sich, vom *Tectum mesencephali* kommend, die *Mittelhirn-Trigeminusbahn* an.

Sich durchflechtende, in der Gegend der *Valvula* die *Medianebene* überschreitende Züge sind mit Sicherheit als die „ultradorsale“ Kreuzung des *Trochlearis* anzusprechen, wenn auch an dem zu Serienverarbeiteten Exemplare der Stamm dieses Nerven fehlte.

In dem Gebiete des Hinterhirns sieht man die Ausläufer der *PURKINJE'schen Zellen* zu einem breiten Marklager convergiren, aus welchem die *Bindearme* hervorgehen; ausserdem lassen sich Fasern aus den oben beschriebenen, in die *Corpora restiformia* eingelagerten, mächtigen *Lateralkernen* des Kleinhirns bis ins *Acusticus-* und ins *Trigeminusgebiet* verfolgen.

In den basalen Theilen des Hinterhirns, nahe dem Uebergange ins Nachhirn, also in der *Ponsgegend*, strahlen aus dicht unter dem *Ependym* und ziemlich weit lateral gelegenen Kernen die (motorischen)

Wurzelfasern des Trigemini in verschiedenen Bündeln der Austrittsstelle des Nerven zu; sie erhalten Zuzug aus der bereits erwähnten Mittelhirn-Trigeminusbahn. Von den Componenten der sensiblen Wurzeln konnte nur die ebenfalls schon namhaft gemachte Faserung aus den Lateralkernen des Cerebellums, die Kleinhirn-Trigeminusbahn, gefunden werden; die „aufsteigende Trigeminuswurzel“ ist auf unseren Präparaten nicht festzustellen.

Das Vorhandensein eines Abducens zu constatiren, gelang uns auch mikroskopisch; liess sich doch das makroskopisch gesehene Stämmchen auch auf Schnitten nachweisen.

Der centrale Verlauf des Facialis und des Acusticus gestaltet sich folgendermaassen. Im Niveau des Austrittes dieser Nerven liegen unter dem Höhlengrau compacte Anhäufungen von Zellen, die sich nur gezwungen in einzelne Kerne sondern liessen. Auf Querschnitten liegen sie guirlandenartig um den durch Boden und Seitenwand der Rautengrube gebildeten seitlichen Winkel. Aus den lateralsten, am Fusse der Seitenwand des 4. Ventrikels gelegenen Kernen dringen mächtige Faserbündel direct zur Oberfläche und treten in den im Abschnitt über die makroskopische Anatomie als Facialisstamm angesprochenen Nerven; an der Constituirung des letzteren nehmen aber auch Fasern theil, die aus viel weiter caudalwärts gelegenen dorsalen Bezirken der Oblongata stammen, sich aber nicht genau verfolgen liessen. Aus den unter der lateralen Bodenpartie der Rautengrube gelegenen Zellen sammeln sich dagegen die 4, ungleich mächtigen, schon bei Austritt zu einem Stamme verschmolzenen Ursprungsbündel des Octavus. Von seinen sonstigen Verbindungen lässt sich, so erwünscht ihre Kenntniss wäre, an Hand unserer Präparate nur sehr wenig sagen. Das dorsale Wurzelbündel hat deutliche Verbindungen mit dem Facialis, in die Gegend seiner Ursprungszellen sieht man auch die Kleinhirn-Acusticusbahn verlaufen. Aus tieferen Theilen der Oblongata aufsteigende Wurzeln stossen wohl zu allen Acusticusursprüngen; es ist jedoch nicht möglich, Näheres darüber auszusagen. Um so deutlicher sind auch in unseren einfachen Hämatoxylinpräparaten die Verbindungen mit dem hinteren Längsbündel, das an typischer Stelle zu beiden Seiten der dorsalen Raphe liegt, zu erkennen. Die medialste Acusticuswurzel ist durch einen directen Faserzug mit dem Funiculus posterior verbunden, aus den Kernen der übrigen streben ihm querverlaufende Fibrillen zu, welche dicht unter dem Rautenboden verlaufen.

Die sonstigen Verbindungen des hinteren Längsbündels, speciell mit den Augenmuskelkernen, waren dagegen nicht zu erkennen.

An gewöhnlicher Stelle, in der Acusticusgegend, finden sich die besonders mächtig entfalteten Riesenzellen, welche den MAUTHNER'schen Fasern Ursprung geben; die Kreuzung der letzteren findet ein Stück weit caudal von den Ursprungszellen statt, ihr weiterer Verlauf ist ohne Besonderheiten.

Soweit erkennbar, ist die Zusammensetzung von Glossopharyngeus und Vagus einfach; ihre Stämmchen entspringen hinter einander als hintere Wurzeln aus einer in der Seitenwand der hintersten Rautenhirnstrecke gelegenen Kernleiste. Es finden sich aber auch motorische Zuzüge aus Nervenkerne vor, die in der Verlängerung der Vorderhörner liegen.

F. Medianschnitt des Erwachsenen (siehe Textfig. 10).

Der Centralkanal des Rückenmarkes erfährt auch hier, wie bei anderen Fischen, vor seinem Eintritte in die Rautengrube eine Erweiterung, über welcher sich die Dorsolateralzone allmählich verschmälert, um in den Calamus scriptorius überzugehen. Die Rautendecke ist entsprechend der Streckung des Gesamtgehirns selbst sehr langgestreckt. Ihre Endblase liess sich nicht mehr constatiren, daher diese Strecke der dorsalen Medianzone in unserer Figur nur punktirt eingetragen ist. Obschon in Wirklichkeit auf den

Schnitten das laterale Faltensystem nirgends den idealen Medianschnitt hervortreten lässt, verläuft doch auch hier die Dorsalzone in der Medianlinie fast geradlinig, um vor Uebertritt ins Kleinhirn eine kleine Wölbung zu bilden. Im Bereiche des Kleinhirns selbst erfährt die Medianzone ihre maximale Verdickung, wie sich übrigens auch aus den Querschnitten entnehmen lässt. Nachdem sie eine dorsalwärts mässig vorspringende Wölbung gebildet hat, biegt sie um, so dass zwischen dem Haupttheile des Kleinhirns und der

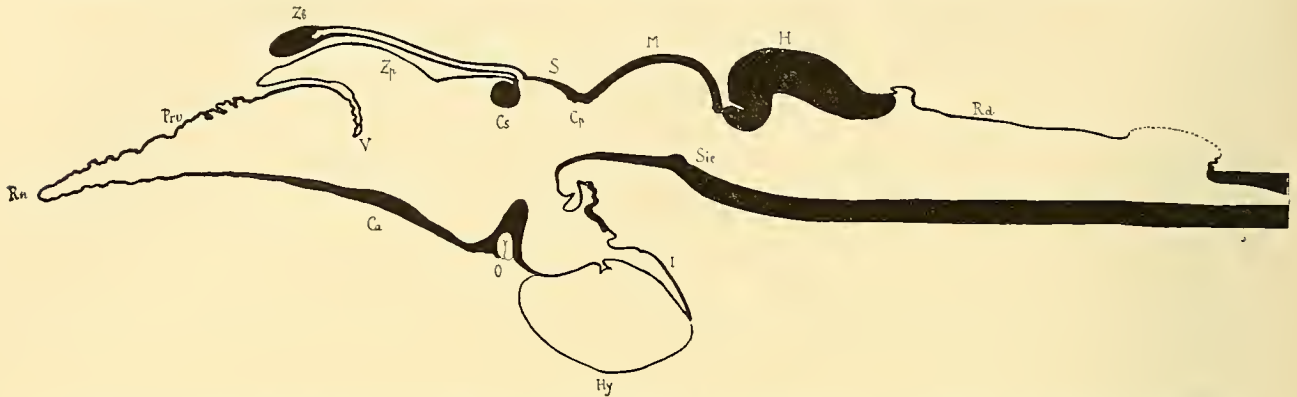


Fig. 10. Medianschnitt des erwachsenen Gehirns von *Ceratodus*. 5-fach vergr. *Ca* Commissura anterior, *Cp* Commissura posterior, *Cs* Commissura superior, *H* Hinterhirn, *Hy* Hypophyse, *J* Infundibulum, *M* Mittelhirn, *Prv* prävelärer Abschnitt, *Rd* Rautendecke, *Rn* Recessus neuroporicus, *S* Schaltstück, *Sie* Sulcus interencephalicus, *V* Velum, *Zb* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster.

Kleinhirn-Mittelhirngrenze noch ein separater Vorderabschnitt vorhanden ist, der übrigens auch deutlich vorspringenden Wülsten der Lateralzone entspricht. Es handelt sich wohl hier um eine primitive Anlage der Valvula cerebelli.

Im Mittelhirn behält die Dorsomedianzone einen relativ hohen Grad von Differenzirung bei, im Gegensatz zu verwandten Formen; die genauere Besprechung siehe p. 16. Die Commissura posterior begrenzt das Mittelhirn nach vorne und erstreckt sich ziemlich weit in den als Schaltstück bezeichneten Abschnitt des Zwischenhirns.

Die Zirbel entspringt mit einem mehrere Lagen von Zellen dicken Stiele, der auch in erwachsenem Zustande noch offen zu sein scheint. Ihr Bläschen selbst liegt weit nach vorne verschoben, eingebettet in die noch näher zu schildernde Decke des 3. Ventrikels. Ihrer Form nach ist sie ein ovaler Körper wie bei *Protopterus*.

Vor der Commissura superior verläuft der Medianschnitt in leicht gewelltem Contour bis vor die Zirbelspitze, um dann scharf caudalwärts umzubiegen.

Nach kurzem Verlaufe in caudaler Richtung gabelt sich die Medianzone in diejenigen Falten, welche den mächtigen, lateral entstehenden, aber in den Medianschnitt hereindrängenden Plexusbildungen zum Ursprunge dienen. Dieser Abschnitt ist das Velum, welches nun mit seiner oralwärts gerichteten Fortsetzung übergeht in den reichlich gefalteten prävelären Abschnitt. Offenbar hat hier in der postembryonalen Entwicklung eine starke Veränderung der ursprünglichen embryonalen Configuration stattgefunden, so dass sich nicht wohl feststellen lässt, welchen Theil man als Homologon der Paraphyse und des Recessus neuroporicus zu setzen hat. Hier kann noch Material von jungen Exemplaren des *Ceratodus* definitive Aufklärung schaffen.

Aus den mäandrischen Windungen dieses ganzen Gebietes taucht erst ventral von der Zirbel eine allmählich stärker werdende Verdickung wieder auf, die caudalwärts verläuft und die Commissura anterior einschliesst. Im Gegensatz zu anderen Fischgehirnen bleibt jedoch diese ganze Gegend relativ wenig scharf

von ihrer Umgebung abgesetzt. Erst caudal vom Recessus praeopticus erhebt sich plötzlich die Ventromedianzone zu einer gewaltigen Verdickung, die den Opticus birgt. Im Bereiche des Trichters behält sie die bei allen Fischen übliche Gestalt bei. Nur in der Gegend des Saccus vasculosus schwillt sie etwas an, um dann wieder in der Haubengegend auf eine faserlose Membran, die aus etwa 3 Lagen von Kernen besteht, herabzusinken. Das ganze Faltensystem der Haube ist dadurch stark ausgebildet, dass die Bindegewebsmassen der Sattelfalte hier die Ventromedianzone stärker gegen den Ventrikel hin vortreibt, als dies bei anderen Formen üblich ist.

Caudalwärts umbiegend, verbreitert sich die Ventromedianzone dann wieder, schwillt vor dem Sulcus interencephalicus etwas an, behält aber dann innerhalb des ganzen Rautenbodens, ja bis ins Rückenmark hinein, annähernd dieselbe geringe Verdickung bei.

V. Die Entwicklung des *Ceratodus*-Gehirns.

Bei der Betrachtung des embryonalen *Ceratodus*-Gehirns empfiehlt es sich, vom Stadium 36 auszugehen, als welches SEMON¹⁾ eine vom Dotter bereits gut abgehobene, mit Kiemenanlagen und 3 wohl ausgebildeten Vornierensegmenten versehene Entwicklungsstufe bezeichnet.

Das Stadium 36 schiebt sich ein zwischen die beiden Stadien von *Acipenser sturio*, welche v. KUPFFER²⁾, Fig. 115, p. 101, und Fig. 116, p. 103 abbildet, und welche für *Acipenser* in den Zeitraum zwischen 70 Stunden nach der Befruchtung und dem Auschlüpfen entfallen. Es mag jedoch hier von vorneherein bemerkt werden, dass beide Figuren v. KUPFFER's keine wirklichen Medianschnitte durch das Hirn der *Acipenser*-Embryonen darstellen, da sie an einer Stelle durchschnitten sind, wo das Rautenhirn noch nicht zu Ende ist. Eine exacte Vergleichung mit jenen Stadien lässt sich daher auf Grund jener Abbildungen nicht vollkommen durchführen.

Unser Medianschnitt (Textfig. 11) zeigt zunächst, dass das Hirn in diesem Stadium retortenförmig gekrümmt ist, das Rautenhirn dabei aber so stark im Bogen verläuft, dass sein Querschnitt beim Uebergang ins Rückenmark und derjenige beim Uebergang ins Kleinhirn einen Winkel von beinahe 90° bilden. Das prächordale Gehirn bildet in seiner Gesamtheit einen Medianschnitt von nahezu rundlichen Contouren. Folgen wir nunmehr dem Hirnrohr auf seinem medianen Verlaufe und beginnen wir mit der dorsalen Medianzone.

Die annähernd cubischen Epithelzellen, aus denen die Dorsomedianzone des Rückenmarkes wird, gehen allmählich über in ein gestrecktzelliges Plattenepithel, dessen langgestreckte Kerne in unregelmässigen

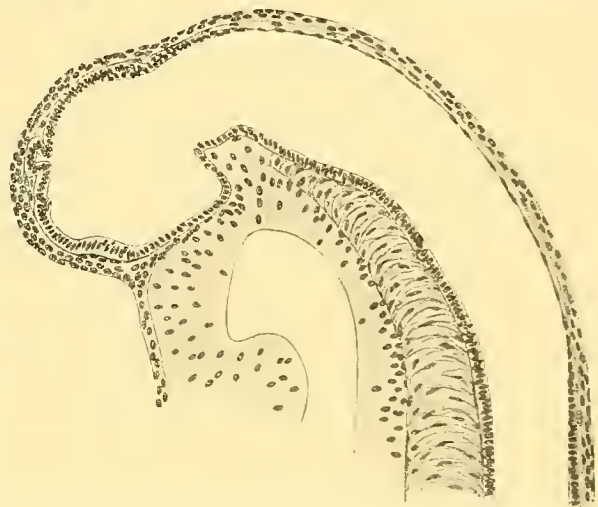


Fig. 11. Medianschnitt des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 36. 50-fach vergr.

1) R. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. I, Lief. 1, Abschnitt 4, Jena 1893.

2) K. v. KUPFFER, Die Morphogenie des Centralnervensystems. Ganoiden. HERTWIG's Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbelthiere, 16. Lieferung, Jena, G. Fischer, 1903.

Abstände von einander stehen. Ueber der Chordaspitze, d. h. in der Verlängerung der durch die Chordaspitze laufenden Körperaxe des Gesamtembryos, beginnen die Zellen wiederum cubischen Charakter anzunehmen, um nach einer kurzen Strecke — nämlich ungefähr über der *Plica encephali ventralis* — nachdem sich die Kerne beinahe in 2 Reihen gestellt haben, wieder auf eine Kernreihe herunterzugehen. Diese Stelle ist die spätere Mittelhirn-Hinterhirngrenze. Vor dieser Stelle erhebt sich das Epithel wieder auf 2 Schichten von cubischen, beinahe cylindrischen Zellen, welche nach kurzem Verlaufe der Medianzone, ohne noch die Spuren der Bildung einer *Commissura posterior* erkennen zu lassen, in das ebenfalls cylindrische Epithel der Epiphyse übergehen. Auch eine *Commissura superior* fehlt noch gänzlich, und das Cylinderepithel verläuft nunmehr einreihig ohne Unterbrechung bis zum *Recessus neuroporicus*, der bereits stark verwischt ist, jedenfalls stärker, als dies bei Ganoiden der Fall ist. Nur an einer Stelle, etwas vor der Zirbel, erhebt sich das Epithel gegen den Ventrikel hin, dadurch dass seine Zellreihe sich verdoppelt. Es ist der Ort, wo später das Velum entsteht.

Unterhalb des *Recessus neuroporicus* beginnt die Ventromedianzone. Sie setzt mit einem allmählich sich mässig verdickenden Cylinderepithel ein und scheint jedenfalls die beträchtlichste Wandverdickung des Embryonalhirns auf diesem Stadium zu enthalten. Ganz einwandfrei waren die Schnitte, die uns zur Verfügung standen, jedoch nicht, so dass wir ihre specielle Configuration nicht unbedingt verbürgen können. Caudalwärts flacht sich das Cylinderepithel wieder zu einem cubischen ab, um in dieser Form die Trichterregion und die *Plica ventralis* zu bilden. Gegen den *Sulcus interencephalicus* hin geht es allmählich wiederum in Cylinderepithel über und behält diesen Charakter bis zum gänzlichen, äusserlich nicht abgrenzbaren Uebergang ins Rückenmark hin.

Da, abgesehen von dem Plattenepithel über der Rautengrube, die Zellformen an den v. KUPFFERschen Figuren nicht beobachtet sind, ist es uns nicht möglich, eine specielle Vergleichung dieser Einzelheiten bei *Ceratodus* mit denjenigen bei *Acipenser* durchzuführen.

Wenn wir unser Stadium 36 mit den von GRAHAM KERR abgebildeten Stadien von *Lepidosiren* vergleichen, so würde es ungefähr seinen Gehirnen vom Stadium 29—31 entsprechen, von denen er ein auf Reconstruction beruhendes Bild der äusseren Configuration giebt. Da jedoch das Hirn auf dieser Stufe durchaus noch allgemein vertebrale Charaktere besitzt, begnügen wir uns damit, die Aehnlichkeit seiner Gestalt bei *Lepidosiren* und *Ceratodus* zu constatiren, bei welcher letzterem die äussere Form des Gehirns übrigens aus den SEMON'schen Totalbildern zu erkennen ist.

Die Medianschnitte C und G der Textfig. 2 von GRAHAM KERR enthalten nicht genug Details, als dass eine mehr als allgemeine Uebereinstimmung mit dem unserigen zu constatiren wäre.

Das Stadium 34—35 des *Ceratodus*-Gehirns unterscheidet sich von dem soeben geschilderten dadurch, dass in dem cerebellaren Theile der Medianzone die Zellen noch einschichtig angeordnet sind, dass sie vor dem Mittelhirn im Bereiche der späteren *Commissura posterior* und des Schaltstückes noch ein cubisches Epithel bilden, und dass von der Zirbel erst die hintere Falte gebildet ist. Am *Recessus praeopticus* sind noch 2—3 Zellen im Uebergangsstadium zwischen einem cubischen und einem cylindrischen Epithel.

Auf die Beschreibung noch früherer Entwicklungsstadien des *Ceratodus*-Gehirns einzugehen, verzichten wir, da lediglich die generellen Charaktere des embryonalen Fischgehirns aufzuzählen wären.

Um so interessanter und spezifischer erweist sich dagegen die Configuration des *Ceratodus*-Gehirns in den späteren Stadien, so dass hier eine detaillierte Erörterung am Platze ist. Als Paradigma sei gewählt

1) G. KERR, The development of *Lepidosiren paradoxa*. Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLVI, p. 417.

das Stadium 48 SEMON's (seit ca. 6 Wochen ausgeschlüpftes Thier mit Operculum, bereits theilweise gegliederten Extremitäten, resorbirtem Dotterinhalt des Darmes etc.).

Das Stadium 48 von *Ceratodus* lässt sich am ehesten etwa mit dem 4 Wochen alten Embryo von *Acipenser sturio* vergleichen, wie ihn v. KUPFFER in seitlicher Ansicht Fig. 118 und im Medianschnitte Fig. 117, wiedergiebt. Uns stand ein freipräparirtes Gehirn zur Verfügung, sowie zwei Sagittalschnittserien, ausserdem zwei zuverlässige Querschnittserien.

Das makroskopisch präparirte Gehirn, dessen äussere Configuration Textfig. 13 in situ wiedergiebt, zeigt im Allgemeinen wohl eine Gestaltung, welche den embryonalen Formen anderer Fische ähnlich ist. Die starke Biegung, die wir auf früheren Embryonalstadien angetroffen haben, ist einer Aufrichtung des Vorderhirns gewichen. Das Rautenhirn, obwohl nicht gänzlich gestreckt, ist doch immerhin nur noch schwach gebogen. Ein Kleinhirn tritt äusserlich nicht als besonderer Hirnabschnitt hervor, sondern versteckt sich noch vollständig unter dem, in diesem Stadium immer noch mächtigen Mittelhirn. Die Zirbel ist etwas caudalwärts umgebogen und eingesenkt zwischen die beiden grossen Ganglia habenulae, deren jedes aus einem grösseren lateralen, einem kleineren oralen und einem ebenfalls kleinen caudalen Wulste besteht, ausserdem aber von Epithel überkleidet wird. Das Vorderhirn ist seiner Gesammtheit nach relativ nur schwach entwickelt und erreicht an Volumen kaum das Mittelhirn. Auch es zeigt an der Oberfläche 3 Wülste, einen rostralen, einen lateralen und einen dorsalen. Mit dem rostralen Wulste liegt es unmittelbar der Riechschleimhaut an. Der Sulcus medianus schneidet auf der Unterseite bis zur Hälfte des Vorderhirns ein. Hinter ihm folgt das Chiasma opticum, durch eine seichte Grube von den benachbarten Geieten abgesetzt. Der Trichter ist noch nicht von den in diesem Stadium ziemlich beträchtlichen Lobi inferiores abgeschnürt. Die Furche, an welcher die Wurzeln des Vagus austreten, ist sehr deutlich sichtbar; ebenso treten die Rautenlippen als besonders deutliche Wülste hervor.

Wenn wir dieses Bild mit der v. KUPFFER'schen Fig. 18 vergleichen, die nach einer Reconstruction entworfen ist, so ergeben sich dabei mannigfache Unterschiede. Bei *Acipenser* ist das Cerebellum stärker entwickelt, das Mittelhirn zurückgedrängt. Das Vorderhirn selbst ist massenhafter, die Lobi inferiores sind, wie überhaupt das gesammte Unterhirn, stärker differenzirt. Bei *Acipenser* scheinen fernerhin die Ganglia habenulae so unbedeutend ausgebildet zu sein, dass sie nicht zum äusseren Relief beitragen. — Es dürfte sich übrigens empfehlen, einmal ein *Acipenser*-Gehirn dieses Stadiums makroskopisch zu untersuchen, bevor aus einer Vergleichung Schlüsse gezogen werden können.

Stadium 48 mag etwa dem Stadium 38 bei *Lepidosiren* nach G. KERR entsprechen. Auch bei *Lepidosiren* sind die Ganglia habenulae augenscheinlich in ähnlicher Weise entwickelt wie bei *Ceratodus* (cf. Fig. 8b und 8c auf Taf. XXVI von KERR). Auch von der Furche, welche den dorsalen und oralen Theil des Vorderhirns scheidet, ist in KERR's Fig. 10 auf Taf. XXVII und Fig. 8b auf Taf. XXVI eine Andeutung vorhanden. Auch scheinen, KERR's Abbildung zu Folge, die Massenverhältnisse des Embryonalhirns beider Formen ähnliche zu sein. Die Ausbildung des Tractus olfactorius, deren Verschiedenheit beim erwachsenen Gehirne so wesentlich den Habitus verändert, muss wohl, ebenso wie bei *Ceratodus*, bei *Lepidosiren* erst im spätem embryonalen Leben, ja vielleicht noch später entstehen.

Der Medianschnitt G der Textfig. 2 KERR's entspricht unserem Medianschnitte Textfig. 2. Die starken Verdickungen im Rautenhirne jener Figur dürften auf laterale Schnittführung zurückzuführen sein. Eine eingehendere Vergleichung der Medianzone zwischen Commissura anterior und posterior lässt sich auf Grund seiner Figur nicht durchführen. Doch scheint bei *Lepidosiren* die Zirbel nach vorne gerichtet zu sein, während sie bei *Ceratodus* in diesem Stadium ganz entschieden eher rückwärts tendirt. Merkwürdig

kurz ist in KERR's Figg. F und G die Decke des 4. Ventrikels ausgefallen. Eine Paraphyse, die handschuhfingerförmig herausragen würde, wie er sie für *Lepidosiren* abbildet, fehlt jedenfalls *Ceratodus*.

Bei dem Medianschnitte (Textfig. 12) ist zu berücksichtigen, dass in Folge der ungleichen Spannungsverhältnisse der Gewebe an derjenigen Stelle, wo der Magen beginnt, wo ausserdem das Herz mit der Hauptmasse seiner Musculatur liegt, gleichzeitig das Rückenmark und die Hauptmasse der Rumpfmusculatur beginnt, bei der Conservirung die Chorda eine Biegung erfährt und den Boden des Gehirns etwas mit abwärts nimmt.

Der Centralkanal scheidet das Rückenmark, wo er es verlässt, um in den 4. Ventrikel überzugehen, in eine dorsale und eine ventrale Medianzone, die an Dicke ziemlich gleich sind. Am Obex verläuft die bekannte Quercommissur und fällt rasch ab, um die Rautendecke zu bilden, die hier, median jedenfalls ungefalt als Plattenepithel ausgebildet, oralwärts verläuft. In dem als Medianzone des Cerebellums zu be-

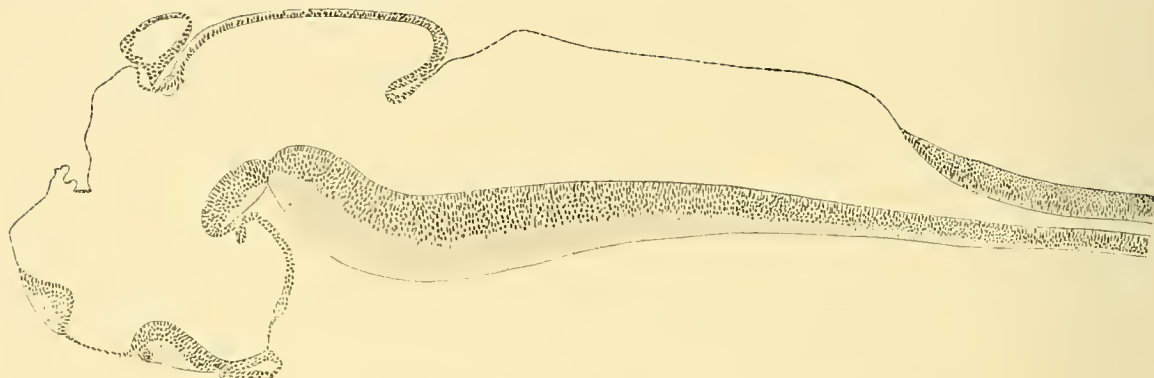


Fig. 12. Medianschnitt des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 48. 50-fach vergr.

trachtenden Drittel der Gesamtstrecke behält das Epithel jedenfalls noch Plattenform. Unter der hinteren Kuppe des Mittelhirns biegt die Medianzone erst, sich verdickend, ventralwärts, erhebt sich sehr langsam zu einem Cylinderepithel, das wenig über das Stadium eines cubischen hinaus gedeiht. Es ist somit von jener ganzen Verdickung, die beim erwachsenen Gehirne auftritt, in der Medianebene noch nicht eine Spur vorhanden.

Dann biegt die Dorsomedianzone um, um die hintere Kuppe des Mittelhirns zu bilden. Diese besteht aus etwa 3—4 Zellschichten, und an ihrer Oberfläche machen sich unter diesen durch die Grösse des Kernes diejenigen Zellen bemerkbar, welche später zum Mittelhirntrigeminuskern werden. Auf dem dorsalen, in schwachem Bogen oralwärts gerichteten weiteren Verlaufe sinkt jedoch die Zahl der Zellschichten alsbald weiter herunter auf höchstens zwei. Ueber der ganzen vorderen Hälfte des Mittelhirns beginnt sich an der Membrana limitans externa ein Randschleier auszubilden, der sich am oralen Rande (Abfall des Mittelhirns) zur Commissura posterior verdichtet. In diesem Randschleier bemerkt man ausser den kreuzenden Fasern auch die Pfeiler der Stützzellen, die alle mit ihren beiden Fortsätzen die Membrana limitans erreichen. Als Curiosum mag hier beigefügt werden, dass zwischen den Zellkernen und der Membrana limitans interna der vorderen Mittelhirnhälfte, insbesondere zwischen der Commissura posterior und dem Zirbelursprung, Pigmentkörner die Stützfasern belagern.

Die Zirbel hat im Vergleiche zum vorhergehenden Stadium wesentliche Veränderungen erfahren. Sie sieht jetzt aus wie ein Pilz und besitzt im Innern ein geräumiges Lumen, während ihre Zellen im Gebiete des Stieles, doch wohl in Folge des Druckes der benachbarten Hirntheile, in einander gepresst sind und nicht eine scharfe Membrana limitans interna erkennen lassen. Sie besteht noch immer aus einem halb

cubischen, halb cylindrischen Epithel, enthält ebenfalls Pigment und lässt an ihrem Stiele Faserzüge erkennen. Ein Zusammenhang zwischen dem Lumen und dem Ventrikel ist nicht mehr vorhanden, doch mag dies ebenfalls auf Compression beruhen. Vor ihrem Ursprunge, schwächer als die Commissura posterior ausgebildet, liegt die Commissura superior. Sie treibt noch nicht den starken Wulst gegen den Ventrikel vor, den sie beim Erwachsenen erzeugt. In ihrem Bereiche besteht die Stützsubstanz aus einer Schicht von Zellen, die nur nach der Membrana limitans externa hin Stützfasern entsenden, nicht nach der Interna selber.

Vor der Commissura superior sinkt das Epithel rapid herunter auf ein Plattenepithel und behält diesen Charakter, immer ventralwärts in langem Bogen absteigend, bis zum Velum, das hintere Blatt desselben bildend. Dann biegt es etwas dorsalwärts um, geht dabei sofort in cubisches oder beinahe cylindrisches Epithel über, einige Falten bildend, die in deutlichem Zusammenhange mit den dahinter liegenden Blutgefäßen stehen. Hier greift dann auch das Epithel über den Medianschnitt seitwärts aus und bildet den hinteren Abschnitt des ganzen, von uns als Lingula bezeichneten Theiles des Hirnrohres. Alsdann setzt es sich wiederum, dem hinteren Blatte parallel, ventral- und oralwärts umknickend, fort. Indem nun die Epithelien successive niedriger werden, endet die ganze Dorsomedianzone an einer Stelle, die als allerdings stark verwischter Recessus neuroporicus aufgefasst werden muss.

Auch unterhalb des Recessus neuroporicus besteht die beginnende Lamina infraneuroporica aus einer nur eine Zellschicht breiten Lamelle von Plattenepithel. Erst im Bereiche der Commissura anterior

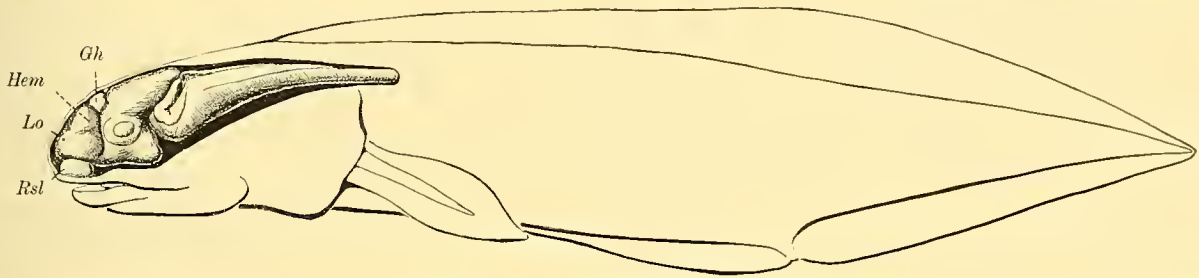


Fig. 13. Laterale Ansicht des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 48. 15-fach vergr. Rsl Riechschleimhaut, Lo Lobus olfactorius, Hem Hemisphaeren des Vorderhirns, Gh Ganglion habenulae.

beginnt sie auf 4–5 Zellschichten rapid anzuschwellen, um so über die Commissura anterior hinwegzusetzen und auf ihrer caudalen Seite sich auf 3 Zellschichten zu reduciren. Derselbe Umfang wird innerhalb des Recessus praeopticus beibehalten, während wiederum die Opticuskreuzung mit einer stärkeren Schicht von 3–6 Zellkernen überdeckt wird. Erst unmittelbar im Bereiche des Trichters nimmt die Medianzone wieder den Charakter von Plattenepithel an, bildet in dieser Form den Trichter selbst und geht an dessen dorsaler Wand im Bereiche des sogenannten Saccus vasculosus in ein zweischichtiges cubisches Epithel über. Mit diesem histologischen Charakter auch wird eine Falte vor der Haube gebildet. Die Haubenregion selbst ist sehr scharf umgrenzt durch einen annähernd ovalen Contour. Zwischen Sulcus interencephalicus und der Sattelfalte findet nochmals eine sehr starke Einschnürung statt, dahinter aber erhebt sich dann die Ventromedianzone, um den Boden des Rautenhirns zu bilden, zu einer, namentlich durch die Ausbildung der weissen Substanz, aber auch durch die Anwesenheit von etwa 10 Zellschichten gesteigerten Dicke, um sich caudalwärts ins Rückenmark zu verlieren.

In Textfig. 14–19 seien noch ein Längsschnitt und verschiedene Querschnitte aus dem Entwicklungsstadium 48 wiedergegeben. Sie illustriren die auf dieser Stufe von den Zuständen beim erwachsenen

Thiere noch stark abweichenden Verhältnisse, sowohl in Bezug auf Contour als auch auf Vertheilung und Mächtigkeit der grauen und weissen Substanz. Wir verzichten darauf, den Abbildungen eine Besprechung der Befunde beizufügen, da erstens die uns vorliegenden 10 μ -Serien uns keine Unterscheidung von Zellformen gestatteten, zweitens aber uns Serien aus späteren Stadien nicht zu Gebote standen, welche die Kluft zwischen diesen noch embryonalen Verhältnissen und denjenigen des Adulten überbrückt hätten.

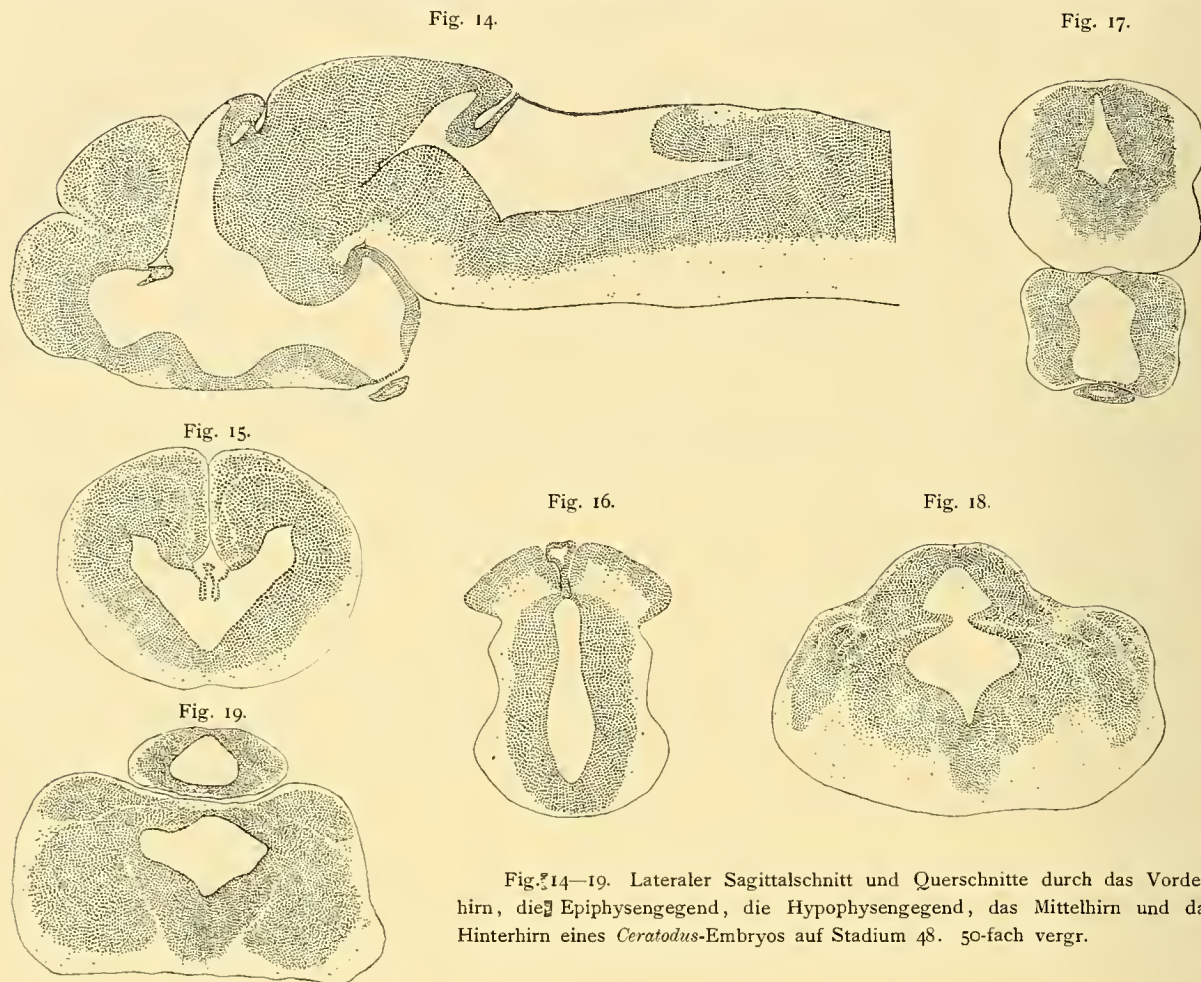


Fig. 14–19. Lateraler Sagittalschnitt und Querschnitte durch das Vorderhirn, die Epiphysengegend, die Hypophysengegend, das Mittelhirn und das Hinterhirn eines *Ceratodus*-Embryos auf Stadium 48. 50-fach vergr.

Wie bedeutend die Abweichungen noch sind, zeigt unter anderem die noch ganz schwache Entfaltung des Kleinhirns, das eine blosse dorsale Lamelle darstellt, ohne die geringste Andeutung des für das erwachsene Gehirn so charakteristischen Torus medianus. Dafür, dass in Stadium 48 im Gebiete des Vorderhirns bedeutende Umgestaltungen vor sich gehen, sprechen die auf Textfig. 14–15 sichtbaren merkwürdigen Kerngruppierungen, die wohl als Richtungslinien von Zellwanderungen aufzufassen sein dürften.

Die Entwicklung des Gehirns ist von N. SEWERTZOFF¹⁾ gestreift worden. Seine Reconstruction des Gehirns vom Stadium 47 (Textfig. 4) beweist, wie viel bei dieser Technik von der Wirklichkeit der Objecte verloren geht, wenn ihre Produkte nicht durch makroskopische Präparate controlirt werden. Ausserdem aber sind an seiner Figur das Vorderhirn irrtümlich als Lobus olfactorius, dieser aber als Lobus postolfactorius

1) Zur Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. XXI, No. 21.

bezeichnet, obgleich er schon seiner äusseren Lage nach diesem von BURCKHARDT bei *Protopterus* unterschiedenen Höcker nicht entsprechen kann. Ungenau ist auch der Verlauf des Olfactorius wiedergegeben. Zugleich mit der falschen Homologisirung der Abschnitte des Vorderhirns verbindet ihn SEWERTZOFF dorsal mit dem Vorderhirn, das er für den Lobus olfactorius hält. In Wirklichkeit strahlen die Olfactoriusfasern von der Riechschleimhaut über die ganze ihr zugewandte Calotte des Lobus olfactorius in Gestalt von Faserbündeln aus.

Auch den „Nervus praeopticus“, wie SEWERTZOFF den von PINKUS beim erwachsenen *Protopterus* gesehenen Nerven benennt, hat er bei den Embryonen von *Ceratodus* wieder gefunden. Die Beschreibung lautet p. 605/606: „2) N. praeopticus (Fig. 4, I, Fig. 5, I). Diesen Namen schlage ich für einen sonderbaren Nerven, welcher von der ventralen Seite des Vorderhirns, rostral von der Ausgangsstelle des N. opticus entspringt, vor. Er ist meines Wissens bei *Ceratodus* noch nicht beschrieben worden und entspricht nach Abgang und Endigung dem von PINKUS (95) bei *Protopterus* entdeckten und von ihm als „neuer Nerv“ bezeichneten Nerven. Er entspringt, wie gesagt, von der ventralen Seite des Vorderhirns, zwischen den Vorderhirnhemisphären und läuft als sehr dünner Nervenstrang an der Innenseite des entsprechenden Nasensackes (Fig. 4 und 5 I₁); an der vorderen Partie des Nasensackes angelangt, bildet er ein ansehnliches rundes Ganglion (Fig. 4 und 5 G N I₁), aus welchem er wiederum als dünner Nervenstrang herausgeht und ventralwärts verläuft, um im Epithel des vorderen Nasenloches zu enden. Ich möchte betonen, dass bei *Ceratodus* der N. praeopticus mit dem N. olfactorius, welcher dorsal von ihm, von einer ganz anderen Region des Gehirns abgeht, nichts zu thun hat; dass er ein Ganglion besitzt¹⁾, was seine Aehnlichkeit mit den übrigen sensiblen Nerven erhöht; dass er in dem von gewöhnlichem, nicht von Riechepithel, ausgekleideten vorderen Nasengang endet, so dass es unwahrscheinlich ist, dass er zur Riechfunction diene. Darum glaube ich, dass wir hier im N. praeopticus der Dipnoer wirklich einen „neuen Nerv“ und nicht einen ventralen Zweig des Olfactorius, wie es bei manchen Amphibien vorkommt, vor uns haben.“

An den SEMON'schen Schnittserien konnten wir die Existenz des Ganglions des N. praeopticus nur bestätigen, ebenso den caudal gerichteten Theil des Nerven sicher, den oral gerichteten weniger sicher; der erstere liess sich auch als geschlossenes Bündel bis gegen das Hirn hin verfolgen, konnte aber in keinem Falle auf seinem Eintritt ins Gehirn ertappt werden, am allerwenigsten schien er aber da einzutreten, wo SEWERTZOFF vermuthet. Was nun die PINKUS'schen Beobachtungen betrifft, so war PINKUS seiner Zeit so freundlich, den einen von uns (BURCKHARDT) die Photographie der Schnitte zuzusenden, welche den Durchtritt des Nerven durch die Membrana limitans externa beweisen sollte. Der Zusammenhang zwischen Nerv und Gehirn war indes nicht so klar, dass wir uns von der Nothwendigkeit hätten überzeugen können und eine p. 580 mitzutheilende Beobachtung an *Callorhynchus* legt den Gedanken nahe, dieser N. praeopticus sei ein Trigeminasast, der zugleich mit den basalen Venen des Gehirns die Schädelhöhle betrete sowohl bei *Ceratodus*, wie bei *Callorhynchus*, vielleicht also insgesamt bei Dipnoern und Holocephalen ein selbständiges Ganglion bilde von dem Nerven nach der Riechschleimhaut hin ausstrahlen. Inwiefern dieser Einrichtung für die niederen Vertebraten eine allgemeine Bedeutung zukommt, ist erst noch festzustellen.

1) Bei *Protopterus* (PINKUS) fehlt diesen Nerven ein Ganglion.

Zweiter Theil.

Vergleichung des Gehirns von *Ceratodus* mit dem der übrigen Fische.Von Prof. **Rudolf Burckhardt**.

I. Einleitung.

Ein so eigenthümliches Gehirn, wie das von *Ceratodus*, kann nur gewerthet werden, wenn es von breiter Basis aus beurtheilt wird. Dazu nöthigt schon die isolirte Stellung von *Ceratodus* innerhalb der lebenden Dipnoer und die der Dipnoer innerhalb der Fische überhaupt. Es wird also zunächst festzustellen sein, wie sich das *Ceratodus*-Gehirn zu dem von *Protopterus* und *Lepidosiren* einerseits verhält, dann aber auch zu dem der Ganoiden andererseits, drittens zu dem der Selachier und endlich zu dem der Fische im Allgemeinen. Innerhalb der Ganoiden werden es jedoch nur *Polypterus* und *Acipenser* sein, die in Betracht kommen, da die Gehirne von *Lepidosteus* und *Amia* sich denen der Teleostier eng anschliessen und da ausserdem die beiden jungen Stämme der Lepidosteiden und Amiaden für den Anschluss der Dipnoer an die Ganoiden nicht ernstlich herangezogen werden können.

Die Frage, inwiefern nun aber die vom Gehirn abzuleitenden Kriterien für die Beurtheilung der Verwandtschaft von *Ceratodus* verwendbar sind, bedarf meiner Ansicht nach der Discussion zwischen dem Hirnmorphologen und dem Systematiker, der in gleicher Weise wie er die Resultate der Erforschung des Hirns entgegennimmt und abwägt, auch mit den an anderen Organsystemen gewonnenen verfährt. Ich möchte also meinerseits hierin nicht zu weit gehen, sondern für die letzte zoologisch-systematische Zusammenfassung nur Materialien zum Entscheid liefern. Immerhin darf wohl hervorgehoben werden, dass sich meine Ansicht hierüber nicht nur auf die Kenntniss des Hirns niederer Wirbelthiere überhaupt stützt, sondern dass ich auch den Zusammenhang zwischen Hirnbau und phylogenetischer Verwandtschaft innerhalb der Selachier, aber auch bei den übrigen Fischtypen vielfach und durchweg aus eigener Anschauung zu prüfen Gelegenheit gehabt habe. Was mir daher an specieller Kenntniss der übrigen Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus* abgeht, mag theilweise durch meine Studien an anderen Fischen ersetzt werden.

Für den vorliegenden Zweck erwies sich mir bald die Nothwendigkeit, das Vergleichsmaterial möglichst unmittelbar im Anschluss an das Studium des *Ceratodus*-Gehirns neu zu gestalten. Für *Protopterus* verfügte ich zwar über mein früher beschriebenes Material. Doch bemerkte ich erst jetzt, 12 Jahre nach Erscheinen jener Arbeit, Lücken, die auch durch die vortreffliche Arbeit von PINKUS über die Hirnnerven von *Protopterus* nicht ausgefüllt waren und die ich nun auszufüllen hatte. Die Arbeit J. G. KERR's über *Lepidosiren paradoxa* ergänzte in sehr willkommener Weise unsere Kenntniss des Dipnoerhirns und brachte namentlich dessen Entwicklungsgeschichte zum ersten Mal. Bemüht, mir auch die Autopsie dieses seltenen Objectes zu verschaffen, wandte ich mich an J. G. KERR mit der Bitte um Vergleichsmaterial. Leider konnte mein Freund mir aber nur insofern entsprechen, als er mir einige Köpfe von *Lepidosiren* übersenden konnte, von deren Conservirungszustand er mir von vornherein nichts versprach. Das Material reichte denn auch gerade hin, um mich von der Aehnlichkeit des Gehirns in den wesentlichsten Zügen mit dem

von *Protopterus* zu überzeugen. Für die Störe besitze ich von früher eine Medianschnittserie des Sterletgehirns, sowie eine Serie eines älteren Embryo, den mir einst Herr Prof. CORNING schenkte. Im Uebrigen hielt ich mich vorzugsweise an die Arbeiten von GORONOWITSCH und JOHNSTON, von denen die erstere mehr brauchbare Angaben enthält, während die letztere bei sorgfältigster Beschreibung des Faserverlaufes und der Ganglienzellen gerade die zur Vergleichung nöthigen Elemente: Stützsubstanz, Epithelien, Proportionen des Gehirns so wenig behandelt, dass hier eine ergänzende Arbeit dringend nöthig wäre. Für *Protopterus* erhielt ich 1897 ein mir sehr werthvolles Exemplar der Species *senegalensis* von 28 cm Länge von Herrn Hofrath STEINDACHNER, dem ich hierfür zu besonderem Danke verpflichtet bin. Auch Herr Hofrath M. FÜRBRINGER unterstützte mich mit dem Kopfe eines ca. 45 cm langen *Protopterus annectens*, aber auch mit 2 kleinen Exemplaren von *Polypterus palmas* (11 cm und 16,5 cm), deren eines in situ präparirt wurde, während das andere eine Medianschnittserie lieferte. Von grösstem Werth war indessen ein *Polypterus senegalensis* von 62 cm, den ich der Güte von Herrn Prof. BASHFORD DEAN in New York verdanke. Das Thier war von ihm mit einer auch relativ feine Gefässe erfüllenden Zinnobermasse injicirt und in Alkohol vorzüglich conservirt worden. Es gestattete vor allem die Beurtheilung derjenigen Veränderungen, die im Verlauf des späteren Wachsthumes das Hirn noch in Mitleidenschaft ziehen. Sehr schöne und wohl conservirte Exemplare der Gehirne von *Amia* und *Lepidosteus* schenkte mir Herr Prof. HANS VIRCHOW, wofür ihm, auch wenn ich diese Materialien hier nur nebenbei berücksichtigen kann, doch schon an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank gebührt. Das Material an Selachiern, das mir zu Gebote stand, kann hier nicht einzeln aufgeführt werden; das wird binnen Kurzem an anderem Orte geschehen.

II. Ansichten der bisherigen Bearbeiter des *Ceratodus*-Gehirns über dessen systematische Bedeutung.

GÜNTHER's Material war zu mangelhaft, als dass über das Gehirn Einiges hätte festgestellt werden können. Die einzige ein vergleichendes Urtheil enthaltende Bemerkung, das *Ceratodus*-Gehirn scheine dem der übrigen Dipnoer sehr ähnlich zu sein, hat sich nicht bestätigt.

HUXLEY fand das *Ceratodus*-Gehirn „singular and interesting“, da es einerseits dem der Marsipobranchier (wobei nur die Petromyzonten gemeint sein können, nicht die Myxinoiden), dem der Ganoiden und Amphibien in zweiter Linie und dem der Holocephalen und Plagiostomen in dritter Linie gleiche. Mit anderen Worten, es sei ein eigenartiges Fischgehirn genereller Art, das allein zu dem der Teleostier keine näheren Beziehungen zeige. Die Aehnlichkeit mit dem *Petromyzon*-Gehirn begründet HUXLEY mit der grossen Glandula pinealis, welche er aber, wie oben gezeigt wurde, gar nicht vor Augen gehabt hat; die mit den Ganoiden und Amphibien damit, dass das Cerebellum von *Ceratodus* grösser sei als das von *Petromyzon*. Dies ist natürlich ein völlig schiefes Urtheil. Denn, obschon das Cerebellum von *Ceratodus* grösser ist, so ist doch gerade die Grösse desselben zu einem Versuche, solche Beziehungen zwischen den genannten Ordnungen herstellen zu wollen, total ungeeignet. Denn einmal lässt sich von einem Kleinhirn der Ganoiden, resp. einer einigermaassen fassbaren Uebereinstimmung dieser Hirnregion bei den verschiedenen Ganoiden überhaupt nicht reden. Was aber das Kleinhirn der Urodelen betrifft, so hat es wohl mit dem von *Protopterus*, aber weder mit dem von *Ceratodus* noch von den Ganoiden eine Aehnlichkeit. Die eingehende Erörterung der Aehnlichkeit mit den einzelnen Ganoidengattungen soll später unsere hier allgemein gehaltene Ablehnung rechtfertigen. Dass sodann mit dem Hirn von *Aeipenser* und *Raja* eine Uebereinstimmung in den Proportionen des Zwischenhirns bestehe, ist nichtssagend und bedarf keiner Discussion. Als einziges richtiges Urtheil bleibt übrig, dass *Ceratodus* in der Configuration des Vorderhirns

den Plagiostomen gleicht. Endlich vindicirt ihm HUXLEY eine centrale Stellung innerhalb der Fische, womit er, wie so oft, instinctiv der Wirklichkeit am nächsten gekommen ist, wenn auch seine Gründe nicht Stich halten.

BEAUREGARD beurtheilt die systematische Bedeutung des *Ceratodus*-Gehirns etwa folgendermaassen: Es sei in den wesentlichen Punkten dem der übrigen Dipnoer vergleichbar, doch mit Abweichung in einigen wichtigen Punkten. Ihm scheint das Vorderhirn durch die vermeintliche Abwesenheit der Lobi inferiores und die eigenartige Entwicklung des Hinterhirns plagiostomenähnlich. Die Höhe des Vorderhirns, die Beschaffenheit des Zwischenhirns, die Abwesenheit der Lobi inferiores, der allgemeine Ausbildungsgrad des Mittelhirns und des Infundibulums sollen Punkte der Uebereinstimmung mit den übrigen Dipnoern, ja sogar mit den Amphibien bilden. Doch ist kein einziges dieser Merkmale stichhaltig. Andererseits giebt BEAUREGARD als Differenzen zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* den Grad der Spaltung des Vorderhirns, die bedeutende Querausdehnung des Vorderhirns, das Verhalten der Bulbi olfactorii, die Paarigkeit des Mittelhirns bei *Ceratodus* und die Unpaarigkeit bei *Protopterus*, die Unterschiede des Hinterhirns an, abgesehen von irrthümlichen Differenzen, wie dem Grad der Oeffnung der Rautengrube. Das Hirn von *Ceratodus* sei daher zwischen das der Plagiostomen und das der Dipneumonen zu stellen.

Ihm reiht sich zunächst WILDER an. Er giebt eine allgemeine systematische Tabelle über die Uebereinstimmung und Verschiedenheit der Dipnoer und anderer Gruppen, besonders der Plagiostomen und Amphibien, und hält die Betonung der Herz- und Hirncharaktere zur Unterscheidung der Gruppen aufrecht. Was speciell die Beziehungen von *Ceratodus* und *Protopterus* betrifft, so soll bei beiden das Vorderhirn aus einem Paar grosser Lappen bestehen, deren Höhlen durch eine relativ schmale Aula verbunden sind. Dieses Merkmal hat erstens für *Ceratodus* keine Gültigkeit, und zweitens kommt es eher den hoch specialisirten Selachiern zu, wenn man überhaupt glaubt, die Hirnhöhlen so scharf von einander unterscheiden zu dürfen, wie es zu geschehen pflegt. Die Dipnoer sollen aber diesen Charakter mit den über ihnen stehenden Vertebraten theilen. Das könnte demnach nur für die Dipneumona gelten, nicht für *Ceratodus*. Im Gegensatz zu *Protopterus* steht die Existenz eines langen, dicken Supraplexus bei *Ceratodus*, der die Nervenmasse der ganzen Länge nach unterbricht und in jeden Lappen eine Verlängerung entsendet. Hiermit drückt WILDER jedenfalls eine der stärksten Differenzen aus, ohne sie indes im Einzelnen scharf zu präcisiren. In der Betonung des Unterschiedes der Lobi olfactorii schliesst WILDER an BEAUREGARD und HUXLEY an. Die Aehnlichkeiten, auf Grund deren HUXLEY dem Hirn von *Ceratodus* eine centrale Stellung zuspricht, sind entweder trivial oder mit anderen Gruppen gemeinsam. In Bezug auf das Gehirn habe *Ceratodus* keine nahe Verwandtschaft mit den Plagiostomen, noch weniger mit Holocephalen, Ganoiden, Teleostiern, Marsipobranchiern. Nach der Meinung WILDER's würden die Dipnoer eine den Amphibien coordinirte Klasse bilden, mit der sie auch zunächst verwandt seien. Bei den Dipnoern seien die cerebralen Partien ventral ausgebildet.

SANDERS erblickt in der Decke der Rautengrube eine Aehnlichkeit nach den Plagiostomen hin, ferner in der Beschaffenheit der Lobi olfactorii, in den Glomeruli olfactorii und den PURKINJE-Zellen, in den Lobi optici, deren Dachkern, der Structur des Hinterhirns, namentlich dessen oberflächlich liegendem Kern (Stiftzellen STIEDA's). Die Differenzen, die er den Plagiostomen gegenüber namhaft macht, sind die Unvollkommenheit der Ventrikel bei *Ceratodus* und die relativ stärkere Entwicklung des Nervengewebes, wobei zu beachten ist, dass SANDERS die niedersten Gehirnformen der Selachier (*Scymnus*, *Laemargus*, *Centrina*), woran das *Ceratodus*-Hirn direct anschliesst, nicht gekannt hat. Ferner die geringere Differenzirung der PURKINJE-Zellen, die schwächere Ueberdachung des Rautenhirns durch das Hinterhirn. Mit den Ganoiden theile *Ceratodus* die relative Kleinheit des Mesencephalons und Thalamencephalons und die Proportionen des

Kleinhirns, mit *Petromyzon* und Teleostiern nur histologische, allen Fischen zukommende Merkmale. Nach den Dipneumonien hin zeige *Ceratodus* nicht mehr Aehnlichkeit als nach den übrigen Unterklassen. Die allgemeine Configuration und Vollkommenheit der Cerebrallobi, die Beschaffenheit der Regio olfactoria seien Unterschiede; die Kleinheit des Mittelhirns, die Breite der Medulla oblongata, der rudimentäre Zustand des Hinterhirns (!) trotz der Differenz zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* Punkte der Uebereinstimmung. Mit den Amphibien („der anderen Abtheilung der Klasse Ichthyopsida“!) scheinen ebenso viele Differenzen wie Uebereinstimmungen vorhanden zu sein, „so dass *Ceratodus* vom Standpunkt des Nervensystems aus ganz isolirt und, obschon mit allen Gliedern der Klasse der Fische in gewisser Hinsicht übereinstimmend, doch beinahe keiner derselben verwandt ist“.

Ich selbst habe früher die Charaktere der Fischgehirne tabellarisch ausgedrückt und dabei *Ceratodus* nur nach den Forschungen der Autoren gekannt und eingereiht, so dass ich mich genöthigt sah, zu einer Reihe von wichtigen Punkten, mehr als bei irgend einer anderen Form, Fragezeichen zu setzen, da mir die vorhandenen Beschreibungen nicht zuverlässig genug erschienen. Meine in jener Arbeit gegebene Uebersicht der phyletischen Entwicklung des Gehirns würde ich natürlich jetzt nach einem Jahrzehnt des Studiums an Fischgehirnen in dieser Form nicht mehr aufrecht erhalten. Nur eines scheint mir daraus jetzt noch ersichtlich, nämlich wie schlecht bekannt damals das *Ceratodus*-Gehirn war, namentlich in Bezug auf die anatomischen Kriterien, die gerade systematisch werthvoll erschienen, wie wenig es sich daher auch zu einer solchen Rubrizirung eignete.

Suchen wir zunächst ein allgemeines Resultat aus dieser Beurtheilung des *Ceratodus*-Gehirns abzuleiten, so lautet es dahin: GÜNTHER schien es dem der übrigen Dipnoer sehr ähnlich, HUXLEY erkannte seine Eigenart, vermuthete aber Beziehungen zu dem Hirn aller Fische ausser den Teleostiern und vindicirte ihm endlich eine centrale Stellung; in den speciellen Vergleichen war er wenig glücklich. BEAUREGARD ertheilt ihm eine Mittelstellung zwischen dem der Dipneumonien und der Plagiostomen; nach den ersteren orientirt er es jedoch auf Grund ungeeigneter Merkmale. Dabei erkennt er einige der Unterschiede, die das Hirn von *Ceratodus* von dem von *Protopterus* trennen, dessen Beschreibung FULLIQUET eben geliefert hatte. WILDER fasst sein Endurtheil dahin zusammen, dass eine nahe Verwandtschaft des Hirns von *Ceratodus* mit dem der Plagiostomen nicht vorhanden sei, wohl aber Coordination und Verwandtschaft der Dipnoer mit den Amphibien. SANDERS endlich hält an der isolirten Stellung des *Ceratodus*-Gehirns fest, ohne die Aehnlichkeit mit den Plagiostomen wohl genügend zu erörtern.

Hieraus ist ersichtlich, dass die durch das Studium des *Ceratodus*-Gehirns ausgelösten Meinungen der Autoren sehr weit auseinandergehen und keineswegs ein einheitliches Resultat ergeben. Einheitlich ist bis zu einem gewissen Grade nur die Methode, wonach sie verfahren, und bevor wir selbst die Stellung von *Ceratodus* discutiren, sei dieser historischen Bedingtheit der Autoren einige Aufmerksamkeit geschenkt. Alle diese Autoren standen noch unter dem Eindruck, es müsse möglich sein, einfache Hirndiagnosen für die Unterklassen der Fische aufzustellen. Innerhalb der Dipnoer allerdings erschütterte sich diese Zuversicht immer mehr, und es ist trotz fortschreitender Untersuchung keiner darauf ausgegangen, eine einheitliche Charakteristik des Dipnoergehirns geben zu wollen. Dennoch aber wurde bis auf SANDERS hinab von einem Plagiostomenhirn insgesamt geredet auf Grund von beschränkten Kenntnissen einiger weniger Selachiergehirne. Aber dabei kannten alle Autoren weder die primitiveren Formen der Squalidengehirne, noch die Entwicklungsprocesse phylogenetischer Art innerhalb des Selachiergehirns. Wie wenig sie mit den Gehirnen der Ganoiden vertraut waren, erhellt schon daraus, dass immer der Vergleich des *Ceratodus*-Gehirns mit „dem Ganoidenhirn“ aufmarschirt, als ob es als ein solcher Typus existirte! Ausserdem fehlte die Kenntnis von *Polypterus* fast vollständig. Die einzige Linie, worauf positive Fortschritte erzielt wurden, ist die all-

mähliche Herausarbeitung der Differenzen zwischen dem Hirn von *Ceratodus* und *Protopterus* und die dauernde Errungenschaft, welche festgehalten wurde, die Einsicht HUXLEY's, dass das *Ceratodus*-Hirn hervorragend eigenartig sei. Die Constanz dieser Ansicht drückt am lebhaftesten die Rathlosigkeit der Autoren gegenüber diesem Objecte aus. Auf Grund meiner Erfahrungen über das Gehirn der Fische möchte ich von vornherein darauf verzichten, die Eintheilung der Fischklasse auf das Gehirn übertragen zu wollen. Es scheint mir vielmehr die Aufgabe zu sein, dass wir, nach schärferer Präcisirung des Thatbestandes an und für sich, danach fragen, wie auf Grund besser zusammenhängender phyletischer Reihen des Hirns einerseits und der durch die Paläontologie und vergleichenden Anatomie vorgezeichneten Phylogenie von *Ceratodus* anderseits das *Ceratodus*-Gehirn sich deuten lässt. Dagegen lehne ich eine auf das Hirn begründete systematisch-zoologische Diagnostik der Fischordnungen ab.

III. *Ceratodus* und *Protopterus*.

A. Beziehungen zwischen dem Hirn und dem übrigen Kopf.

Für die Vergleichung der beiden Gehirne sei zunächst auf die Textfiguren 1 und 20 verwiesen. Beide Figuren konnten nicht einander genau entsprechend angelegt werden, man beachte also, dass die



Fig. 20. Horizontalsitus des Gehirns von *Protopterus annectens*, ca. 45 cm. 2-fach vergr.

durch Horizontalschnitt blossgelegten Theile nicht ihren Grössenverhältnissen nach vergleichbar sind. Ferner stammen sie von Exemplaren sehr ungleicher Körpergrösse. Es macht sich hier ganz besonders der Mangel fühlbar, dass keine *Ceratodus*-Exemplare von geringeren Dimensionen und keine voll ausgewachsenen von *Protopterus* erhältlich waren. Was das zu bedeuten hat, wird erst ganz verständlich werden, wenn wir unsere Beobachtungen am Hirn von *Polypterus* werden mitgetheilt haben. Vorwegnehmend betonen wir hier aber schon, dass der Grössenunterschied der zur Vergleichung herangezogenen Exemplare nicht vernachlässigt werden darf und dass er sich in folgenden Punkten geltend macht.

Erstens in der Geräumigkeit der Schädelhöhle von *Ceratodus*. Die einzige Stelle, an der das Hirn von *Protopterus* weitere Distanz von der Schädelwand nimmt, ist der Präcerebralraum, wogegen es sonst allorts sich nicht erheblich entfernt. Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass *Protopterus* das Dreifache der Länge des vorliegenden Exemplares erreicht. Folglich

muss angenommen werden, dass auch dann ein anderes Verhältniss zwischen Hirn und Schädelhöhle bestehe, ja bereits auf der doppelten Grösse, welche etwa unseren Exemplaren von *Ceratodus* entsprechen würde.

Zweitens in der Quantität der Hirnmassen, und zwar nicht nur der Gesamtmassen, sondern auch der verschiedenen Theilabschnitte. *Ceratodus* besitzt die dünneren Hirnwandungen und dabei mit Ausnahme der Bulbi olfactorii die weniger prominenten verdickten Hirnpartien als *Protopterus*. Die gesammte Hirnmasse von *Protopterus* erscheint schon auf den ersten Blick compacter als diejenige des lang ausgedehnten *Ceratodus*-Gehirns. Man wäre danach geneigt, nach diesen Merkmalen das Hirn von *Protopterus* als das „höhere“ zu bezeichnen; sie können aber nicht als entscheidend angesehen werden. In Folge der auf Fixation an bestimmten Punkten beruhenden Zerdehnung, welche das Hirn im späteren Leben weiter wachsender Fische erfährt, lockert sich der Verband der Hirnmassen unter sich erst allmählich. Sodann ist bekannt, dass die Mittelhirn- und Vorderhirnmassen auf späteren embryonalen Stufen stets stärker hervortreten als im erwachsenen Gehirn, da ihre Embryonalentwicklung durch die quantitativen Anforderungen der Function bestimmt wird, nicht durch die genetische Bedeutung (vergl. die Textfiguren von *Polypterus*, p. 569—572). Es ist aber anzunehmen, dass zwischen dem uns zu Gebote stehenden Stadium des *Ceratodus*-Gehirns und der maximalen Ausbildung, die es überhaupt erreicht, kein wesentlicher Unterschied mehr sei, während die Gehirne von *Protopterus*, die bisher beschrieben wurden, keineswegs der definitiven Ausbildung, die dieses Gehirn überhaupt erreichen kann, entsprechen müssen.

Diese Instanzen, die bisher bei der Vergleichung von Fischgehirnen überhaupt ausser Acht geblieben sind, möchte ich in erster Linie in Rechnung gestellt wissen.

Für die Differenzen beider Gehirne können die physiologischen Ansprüche der Sinnesorgane nicht verantwortlich gemacht werden. Bei den Selachiern lässt sich die Beobachtung machen, dass sehr beträchtlichen Verschiedenheiten im Ausbildungsgrade der Augen in der Quantität und Differenzierung des Mittelhirns nur relativ geringe Verschiedenheiten entsprechen. Daher kann der relativ geringe Grad der Schwankungen in der Ausbildung der Sinnesorgane im Allgemeinen innerhalb der Dipnoer nicht von erheblicher Bedeutung für die äussere Form sein. Dasselbe gilt für die Ganoiden.

Ein weiterer Factor, der den Hirnbau im Allgemeinen, daher auch im vorliegenden Falle beeinflusst, ist die Quantität und Lage der den Kopf bildenden Massen. Bei Betrachtung unserer Horizontalschnitte wird man zuerst über die Ausdehnung des knorpeligen Schädels erstaunen. Trockenpräparate oder Abbildungen seiner äusseren Configuration, die die Deckknochen unverhältnissmässig in den Vordergrund rücken, geben hiervon keine Vorstellung. Demgemäss ist aber auch der äusseren Bedeckung des Schädels kein erheblicher Einfluss auf die Configuration des Gehirns zuzubilligen. Wenn wir nun den Schädel durch eine Transversallinie in zwei Hälften zerlegen, so zeigt es sich, wie übrigens auch bei der Vergleichung der äusseren Form, dass die hintere Hälfte bei *Protopterus* und *Ceratodus* ziemlich ähnlich ausgebildet ist. Stärker aber sind die Differenzen in der vorderen Hälfte, und zwar möchte ich dieselben auf die functionellen Ansprüche an die Kaufläche und die entsprechende Form des Gebisses zurückführen. Die Architectur des rostralen Schädels wird bei beiden Formen stark von ihr beherrscht. Während aber bei *Ceratodus* die Kaufläche breit und mehr seitlich gelegen ist, ist sie bei *Protopterus* auf wenige Punkte am Vorderende der Schnauze concentrirt. Dies wirkt auf die den Sockel des eigenthümlichen Gebisses bildenden Knochen zurück, auf die Pterygopalatina, wie aus unseren Figuren ersichtlich ist, besonders wenn man den Abstand der beiden Pterygopalatina unter sich und nach dem Rostrale hin abschätzt. Bei *Ceratodus* besteht ein beträchtlicher Zwischenraum zwischen dem Geruchsorgan und dem relativ kleinen Auge. Auf dieser Fläche tritt die Matrix der Oberkiefergebisse und der lateral von ihr gelegene Sinus venosus zu Tage. Bei *Protopterus* hat sich diese Distanz verkürzt. Die Kaufläche hat aber gleichzeitig mit ihrer rostralen Verschiebung stärkere knöcherne Stützen erzeugt. Diese verengern den Raum, welcher bei *Ceratodus* für die Bulbi olfactorii zur Verfügung stand. Die Veränderung der Kaufunction und der Gebisskämme

innerhalb der Stammesentwicklung der Dipnoer, und ihre Rückwirkung auf die Architectur des rostralen Schädels bilden eine Kette von Factoren, weche in letzter Linie die Vorbedingung für eine der wesentlichsten Differenzen beider Gehirne, für die Gestaltung der Regio olfactoria, sind. Bei vielen Fischen kommt derselbe Unterschied vor, aber die Bedingungen bleiben für jeden einzelnen Fall zu analysiren, bevor über die Allgemeinheit dieser Bedingungen etwas ausgesagt werden kann. Phylogenetische Prozesse des einen Organs greifen in die Ontogenie eines andern Organs ein. Wenn wir uns daher vorstellen, dass durch Verschiebung der Kaufläche das Pterygopalatinum dem Rostrale angenähert worden sei, so wird verständlich, dass allmählich in die individuelle Entwicklung des Hirns von *Protopterus* dieser Process eingegriffen und den Bulbus olfactorius an seinem Orte der Entstehung habe zurückhalten lassen, während sonst eher, als dass die Fila olfactoria sich strecken, die Hirnmasse, wo kein Hinderniss dafür vorliegt, eine Traction in der als Tractus olfactorius bezeichneten Gegend erfährt, wie innerhalb der Stammesgeschichte der Selachier. Dieser Fall mahnt denn auch zur Vorsicht in der phylogenetischen Deutung sitzender Bulbi olfactorii. Diese können einmal darauf zurückzuführen sein, dass wirklich kein Grund zur Streckung vorlag. Es kann aber auch ein rein mechanisches Hinderniss sie in dieser Lage zu beharren gezwungen, resp. sie wieder darein secundär verdrängt haben. Dies ist für ihr Verhalten bei *Protopterus* anzunehmen. Im Uebrigen scheint mir kein specieller Zusammenhang des *Protopterus*-Gehirns und seiner Umgebung nachgewiesen werden zu können.

B. Beziehungen der Theile des Hirns unter sich.

a) Vorderhirn.

Die durch Sitzenbleiben des Bulbus olfactorius hervorgerufene Veränderung beeinflusst begreiflicherweise auch die Masse des übrigen Vorderhirns. Da sich an ihm kein Tractus bildet, bleibt eine Zuspitzung desselben aus; seine Wandungen verlaufen mehr cylindrisch und sind dicker als bei *Ceratodus*, namentlich auch im Vergleich zu den Ventrikeln. Demnach ist das Vorderhirn von *Protopterus* im Vergleich zu dem von *Ceratodus*, wenn auch nicht höher entwickelt, so doch quantitativ stärker entfaltet. Und wie die Vorderhirnmasse im Allgemeinen durch Retention des Bulbus weniger zerdehnt wird, so sind speciell die caudalen Partien der Vorderhirnmasse caudal mehr von Einfluss auf die Gestaltung der Decke des 3. Ventrikels, deren weitgehende Unterschiede bei beiden Gattungen nunmehr zu vergleichen sind.

Bevor ich nun die bei *Ceratodus* und *Protopterus* sehr verschiedenen Gebilde der Decke des 3. Ventrikels vergleichen kann, sehe ich mich genöthigt, meine früher gegebene Schilderung des *Protopterus*-Gehirns zu ergänzen. Damals hatte ich in üblicher Weise das Gehirn herausgenommen, in Quer- und Längsschnittserien zerlegt und nach diesen beschrieben. Nachdem ich aber unterdessen bei Anlass der Untersuchung weiterer Fischgehirne inne geworden bin, wie wenig das übliche technische Verfahren geeignet ist, den wirklichen Zusammenhang dieser complicirten Gebilde erkennen zu lassen, bin ich zu makroskopischer Untersuchung, unterstützt natürlich durch die Lupe, zurückgekehrt und habe einen anderen Weg zur Controle des Gesehenen eingeschlagen, als blosse Revision der Schnittserien, nämlich die plastische Reconstruction. Da nun aber die Plexus des Hirns sehr starken Schwankungen ausgesetzt sind, die vom Turgor der betheiligten Flüssigkeiten, des Blutes und des Cerebrospinalliquor sowohl, wie auch von dem Conservierungsgrad herrühren, so habe ich auf die Reconstruction aus Schnitten verzichtet und aus freier Hand modellirt, wobei sich die künstlichen Deformationen der Epithelien auch leichter ausmerzen lassen.

Zur Berichtigung und Ergänzung meiner (*Protopterus*, p. 20) gegebenen Schilderung sei zunächst hervorgehoben (Textfig. 21), dass der von den Autoren seiner Zeit als „Zirbel“ gedeutete, von EDINGER als Zirbelpolster unterschiedene Körper genau demjenigen entspricht, den wir auch bei *Ceratodus* antreffen. Aber auch bei *Protopterus* besteht er eigentlich aus zwei, median unter vielen Faltungen an einander gepressten, mit ihren Hälsen nach dem 4. Ventrikel offenen Blasen. Daher springt auch gegen seine Höhle, wie bei *Ceratodus*, median, dorsal, rostral und ventral eine vielfach gekräuselte Falte vor. Das gesammte Zirbelpolster erscheint kürzer und breiter als bei *Ceratodus*, enthält aber am herausgetrennten Gehirn dorsal median ebenso das Zirbelbläschen eingebettet wie dort. Was ich aber bei *Protopterus* seiner Zeit als Velum aufgefasst hatte, ist dies nicht, sondern nur eine bedeutende laterale Faltung des Zirbelpolsters, die, wie mechanisch leicht erklärlich ist, über die anderen Falten prävalirt, da sie unmittelbar unter dem Zirbelbläschen liegt. Die Velarfalte ist vielmehr sehr klein und über der Stelle anzusetzen, wo in meinem Medianschnitt (der ja auch in die Lehrbücher übergegangen ist) irrtümlich *Pl. hem* steht. Damit fällt dann auch die Existenz einer Paraphyse, die ich dort, um einen vermeintlich indifferenten Namen ein-

Fig. 21.

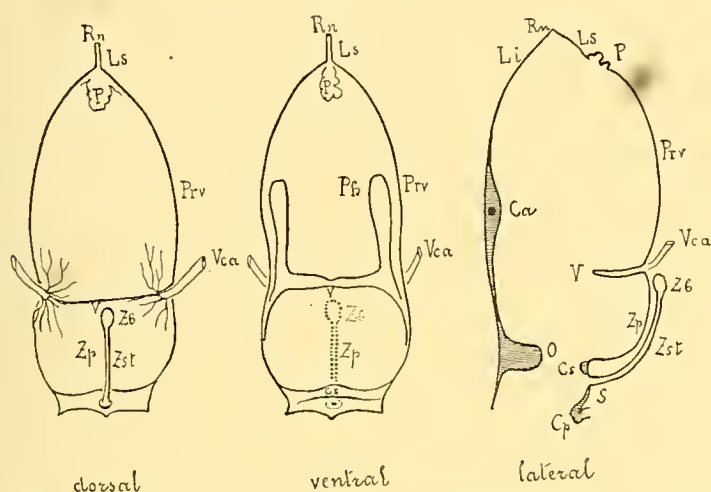


Fig. 22.

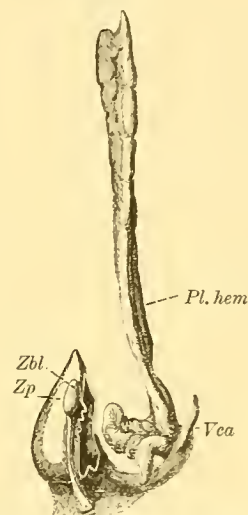


Fig. 21. Schematische Uebersicht der Bezeichnungen für die verschiedenen Theile der Decke des 3. Ventrikels. *Ca* Commissura anterior, *Cp* Commissura posterior, *Cs* Commissura superior, *Li* Lamina infraneuroporica, *Ls* Lamina supraneuroporica, *O* Opticus, *P* Paraphyse (?), *Ph* Plexus hemisphaerium, *Prv* prävelärer Abschnitt, *Rn* Recessus neuroporicus, *S* Schaltstück, *V* Velum transversum, *Vca* Vena cerebri anterior, *Zb* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster, *Zst* Zirbelstiel.

Fig. 22. Decke des 3. Ventrikels von *Protopterus annectens* in dorsaler Ansicht. 8-fach vergr. Von dem Plexus hemisphaerium ist nur der rechte, vom Zirbelpolster nur die linke Hälfte dargestellt. *Pl. hem* Plexus hemisphaerium, *Vca* Vena cerebri anterior dextra, *Zbl* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster.

zuführen, mit Conarium bezeichnet hatte, weg. So weit stimmen die Zustände von *Protopterus* mit denen von *Ceratodus* in relativ weitgehendem Maasse überein. Aber worin liegt das Kriterium, so wird man fragen, für die Diagnose des Velums, wenn es sich so leicht verwechseln lässt? Die Antwort lässt sich dahin geben: Das Velum selbst würde sich weder durch die Tiefe seines Einschneidens in die Ventrikel, noch durch anatomische und histologische Differenzirung unterscheiden lassen. Dagegen steht seine Ausbildung mit einer anderen, leichter zu beurtheilenden Erscheinung in directem Zusammenhang, nämlich mit dem Austritt der Venae cerebri anteriores aus diesem ihrem gesammten Sammelbezirk. Das Velum ist die Hauptfalte des gesammten durch die Venae cerebri anteriores erzeugten Faltensystems, das die Configuration der Decke des 3. Ventrikels so stark beeinflusst. Bei *Protopterus* wird es nun aber auf ein Minimum reducirt, und zwar weil der Austritt der Venae cerebri aus ihrem Gebiet

ziemlich weit lateral liegt und daher auf den Medianschnitt nicht so stark zurückwirkt, wie bei mehr längsgestreckten Decken des 3. Ventrikels, weil aber anderseits die gegen das Velum vordrängenden caudalen Massen des Vorderhirns höchstens zu seiner Abflachung beitragen. Vor dem Velum findet sich der kleine Recessus neuroporicus, der auch in meiner Figur von *Protopterus* eingetragen ist, unter welchem die Lamina infraneuroporica in der dort ebenfalls festgelegten Weise absteigt. Die allereigenthümlichste Bildung aber nehmen die Plexus hemisphaerium an, zwei paarige, schaufelförmig, flache mit ziemlich traubiger Oberfläche versehene Doppelblätter von Epithel. Ihre gesammte Form wird beherrscht: 1) von ihren Beziehungen zu den Venae cerebri anteriores; 2) durch die quantitativen Verhältnisse der Vorderhirnhemisphären und 3) durch offenbar sehr starke functionelle Ansprüche, die eine Entfaltung dieses Abschnittes hervorrufen, welche einen der schärfsten Unterscheidungscharaktere gegenüber *Ceratodus* liefern. Was zunächst den zweiten Punkt betrifft, so ist nicht zu leugnen, dass gewisse Beziehungen zwischen der quantitativen Entfaltung der Vorderhirnmasse und der Ausbildung dieser paarigen Plexus hemisphaerium existiren, wenn auch der Modus, wie sich die Plexus abzweigen, nicht lediglich durch diese Massen bestimmt wird und ferner die quantitativ meist entfalteten Vorderhirne innerhalb der Selachier, speciell der Centrobati, nicht eine directe und unbedingte Correlation zwischen beiden Verhältnissen ergeben, die für alle Fische als Regel gelten könnte. Sicherer ist der Nachweis zu erbringen, dass die specielle Gestalt dieser Gebilde mit von der Gestalt der Ventrikel bedingt wird, in die sie fast genau hineinpassen, und ferner, dass ihre Verbindungsstelle mit den übrigen Hirnwandungen total unter dem mechanischen Einfluss der Gefässe steht. Demnach strömen von der ganzen Breite des Hauptabschnittes allmählich sich verschärfende Kämme und Rinnen hervor, die caudalwärts verlaufen. Ausserdem aber ragt ein Nebenabschnitt, ein etwas gefurchter Zapfen, caudalwärts vor, dessen Furchen und Wülste, spiralig verlaufend, in die des Hauptabschnittes übergehen. Und endlich ein zweiter Nebenabschnitt, der, medianwärts gerichtet, ebenfalls durch einen schwachen Hals vom Hauptblatt getrennt, sich mit ihm an dessen Basis vereinigt. Diese ganze Wurzel der Plexus hemisphaerium aber setzt in voller Breite an dem epithelialen, quer verlaufenden Doppelblatt an, das median alsdann das Velum bildet. Die einzelnen also unterscheidbaren Abschnitte mit denen bei *Ceratodus* homologisiren zu wollen, wäre ein Ding der Unmöglichkeit. Eine Vergleichung beider Bildungen aber, soweit sie auch einander fremd zu sein scheinen, beweist nur zweierlei: Einmal, dass bei noch so weit gehender Differenzirung der lateralen Partien der Decke des 3. Ventrikels dennoch der Medianschnitt ausserordentlich constant bleibt. Denn bis zum Velum stimmen beide Formen völlig überein. Erst vor ihm treten die eigentlichen Differenzen auf, die sich wesentlich dahin geltend machen, dass *Ceratodus* einen relativ langen prävelaren Abschnitt besitzt, während er, sichtlich unter dem Einfluss der Hemisphärenbildung bei *Protopterus*, stark reducirt ist, dass ferner entsprechend ebenfalls der Hemisphärenbildung zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* eine Retraction der epithelialen Abschnitte stattgefunden hat, nach Maassgabe der Ausbildung eines Mediansulcus, resp. von medialen Hemisphärenwandungen. Diese Retraction war die Vorbedingung, nicht die Ursache von einer Entfaltung der Plexus hemisphaerium, wie sie *Protopterus* (und *Lepidosiren*) gegenüber von *Ceratodus* charakterisirt, während der Einfluss der Venae cerebri auf die noch so verschiedene Configuration der Oberfläche nicht nothwendiger Weise sich wesentlich verändert zu haben braucht.

Wir würden demnach für die Gestaltung der ganzen prävelaren lateralen Epithelien in erster Linie die functionellen Anforderungen an sie, in zweiter Linie die Mechanik der Gefässverzweigung und erst in dritter Linie den allerdings relativ rascher wechselnden Factor der Entfaltung von Hemisphärenmasse und deren functionellen Anspruch verantwortlich zu machen haben. Endlich kann zur speciellen Gestaltung des Velums die transversale Distanz zwischen dem

Austritt der *Venae cerebri anteriores* aus der Decke des 3. Ventrikels beitragen, resp. die mechanischen Beziehungen zwischen der Austrittsstelle, dem inneren Widerstande der beiden Gefässe und ihrer Anheftung an der Stelle, wo sie in den Schädel eintreten. Jedenfalls aber sind es lauter laterale Differenzirungen, die das Bild des Medianschnittes modificiren, und im Vergleich zu ihren Modificationen sind die des Medianschnittes relativ gering. Es versteht sich von selbst, dass diesen Ausführungen über die Wachstumsphysiologie dieser Gegend nicht nur die an den Dipnoern gemachten Erfahrungen zu Grunde liegen, sondern dass sie, aus dem gleichzeitigen Studium der übrigen Fische hervorgegangen, nur sich an den Dipnoern relativ günstig bestätigen lassen.

Man würde von vornherein bei der Verschiedenheit der äusseren Form der Hemisphären von *Ceratodus* und *Protopterus* auch geneigt sein, anzunehmen, dass der Bau der Hirnwand im Einzelnen sehr verschieden sein müsse. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Die Unterschiede im olfactorischem Bezirk des Vorderhirns beeinflussen selbstverständlich auch die Structur, insofern als die Tractionswirkung, die zur Streckung des Tractus olfactorius führt, auch auf die davon betroffenen Wandungen zurückwirkt. Doch ist an unseren Präparaten keinerlei Erscheinung zu beobachten, die sich nicht dadurch erklären liesse, sondern die nur aus functionellen Anforderungen der Centren erklärbar wäre. Die Schichten, die am *Protopterus*-Hirn nachgewiesen wurden, sind auch am *Ceratodus*-Hirn vorhanden. Namentlich deutlich ist die Uebereinstimmung an demjenigen Theil der Hemisphären, der direct an die Lobi olfactorii anstösst (vergl. *Protopterus* Taf. II, Fig. 7 und *Ceratodus* Taf. XLII, Fig. 1).

Der durchgreifende Unterschied in der Bildung der Hemisphären besteht lediglich darin, dass, wie erwähnt bei *Ceratodus*, die medialen Wände weniger hoch hinaufreichen in Zusammenhang mit der Entfaltung der Lingula interolfactoria, dass die Hemisphärenwandungen im Allgemeinen dünner, die Ventrikel geräumiger sind. Dies zusammengerechnet mit der Entfaltung der Plexus legt den Gedanken nahe, es müssten all diese Erscheinungen auf eine Ursache zurückzuführen sein, die nicht in den nervösen Functionen gesucht werden kann, da das Nervenleben von *Ceratodus* sich von demjenigen von *Protopterus* kaum erheblich unterscheiden kann. Ja, man wird geradezu erstaunt sein, bei so wenig Grund zur Annahme einer Verschiedenheit der nervösen Function so sehr verschieden gebildete Vorderhirne anzutreffen. Es fragt sich, ob, abgesehen von den durch die Wachstumserscheinungen des Kopfes erklärten Differenzen der Regio olfactoria, ein einheitlicher Grund für diese Differenzen zu finden sei. Aus der Kenntniss dieser beiden Gehirne heraus wäre er allerdings nicht abzuleiten, wir müssen vielmehr weiter ausgreifen und eine pathologische Analogie zum Vergleich heranziehen. Processe, wie sie pathologisch vorkommen, finden vielfach in der Phylogenie Analoga. Das Vorderhirn von *Ceratodus* sieht so aus, als ob es durch Hydrocephalia interna aus demjenigen von *Protopterus* entstanden wäre. Dass dies nicht sein Entstehungsmodus sein kann, ist selbstverständlich, aber nur diese Analogie lässt uns diese eigenthümlich grossen Blasen verstehen, die die Hemisphären bilden.

Vergegenwärtigen wir uns nur die physiologischen Bedingungen, die diese Deutung erklärlich machen. Innerhalb der Selachier finden sich vielfach Formen, deren äussere Lebensweise um nicht einmal sehr verschieden erscheint, bei denen aber plötzlich in den Bau des Hirns functionell jedenfalls unmöglich bedeutungslose Eigenthümlichkeiten des Circulationssystems eingreifen, die sich nicht aus vermehrten Anforderungen des nervösen Apparates allein erklären lassen. Ganz analog erscheint hier der grosse Unterschied in der Entfaltung der Plexus chorioidei der Dipnoer. Die Anforderungen der Lymphsecretion sind es also, die offenbar die Verschiedenheit in der Gestaltung dieser Gebilde hervorrufen, und es liegt zu nahe, Correlation zwischen dem Reichthum der Plexus chorioidei, der Grösse der Ventrikel, der Dünneheit der Hirnwand bei *Ceratodus* anzunehmen. Vom Standpunkt der Differenzirung der Nervensubstanz

ist also, wofern wir nur die Dicke der Hirnwand in Betracht ziehen, diese als primitiv anzusehen, gehen wir aber von dem Sonderungsgrad der Elemente aus, so bleibt sie nicht hinter der von *Protopterus* zurück. Stellen wir uns aber vor, dass das Gehirn auch von der Circulation beeinflusst wird, so wird es fraglich, ob wir hier von primitiv reden dürfen, und es könnte dieser Zustand der Hirnwand und das Verhältniss derselben zum Ventrikel auch pseudoprimitiv sein. Diese stark secretorische Bedeutung der Hirnepithelien kommt auch darin zum Ausdruck, dass bei *Ceratodus* die Hypophysis und die Decke des 4. Ventrikels ungemein stark ausgebildet sind, wie denn überhaupt innerhalb der Fischgehirne eine Correlation zwischen der Ausbildung der Plexus der Decke des 3. Ventrikels und der Hypophyse besteht. Das *Ceratodus*-Gehirn ist somit für uns nicht mit einem nur primitiven Vorderhirn ausgestattet, sondern dieses ist vielmehr durch allerlei Factoren secundärer Art beeinflusst. Man wird durch die Analyse seiner Form zu der Annahme gedrängt, dass die hauptsächlichsten Differenzen, die es von dem Vorderhirn von *Protopterus* unterscheiden, nicht durch die nervöse Function hervorgerufen sind, sondern einmal durch die Wachstumsbedingungen, die aus der Architectur des ganzen Kopfes sich ergeben, anderseits durch die circulatorisch-secretorischen Functionen, denen das Gehirn in ausgedehnten Abschnitten zu dienen hat.

Ob sich Anhaltspunkte dafür ergeben, dass wir die Ausbildung des secernirenden Apparates am Gehirn mit andern Einrichtungen des Circulationssystems und mit der Lebensweise in Verbindung bringen können, mag zu entscheiden unseren Mitarbeitern anheimgegeben sein.

b) Mittelhirn.

Innerhalb des Zwischenhirns sind von keinem Autor erhebliche Differenzen zwischen *Protopterus* und *Ceratodus* zu Tage gefördert worden, wenn wir von der eben erwähnten stärkeren Ausbildung der Hypophyse von *Ceratodus* absehen. Dagegen bietet das Mittelhirn einen Unterschied dar, der allgemein aufgefallen, auch systematisch verwerthet, aber in keiner Weise erklärt worden ist: *Ceratodus* besitzt ein paariges Mittelhirn, *Protopterus* ein unpaariges. Es fragt sich zuerst: Ist diese Erscheinung aus der Verschiedenheit der Anforderungen an die optischen Centren zu erklären? Schon die Aehnlichkeit im Ausbildungsgrad der Augen lässt dies nicht erwarten. Ebenso wenig die histologische Structur. Denn wir begegnen bei *Ceratodus* höchstens insofern einer geringeren Differenzirung der Lobi optici, als hier die Zellen ein weniger dem Ventrikel anliegendes Lager bilden als bei *Protopterus*. Gleich bleibt sich aber alles Uebrige, auch das Verhältniss zwischen Hirnwand und Ventrikel. Wenn wir aber bei *Ceratodus* caudalwärts fortschreiten, so ergiebt sich bald ein rein mechanischer Grund für die Trennung der Lobi optici durch eine dorsale Furche, welche caudal tiefer einschneidet, aber oral sich ausflacht. Es sind die Massen des Hinterhirns, welche durch Druck auf die Lobi optici zurückwirken. Für solche Druckwirkungen liessen sich aus der Phylogenie des Selachierhirns zahlreiche Beispiele anführen, die diesen Einzelfall illustriren würden. Die Nachbarschaft des eigenthümlich mächtig entwickelten Hinterhirns allein also ist es, die bei *Ceratodus* ein paariges Mittelhirn erzeugt. Wenn daher die Paarigkeit des Mittelhirns systematisch verwerthet werden soll, so kann es nur unter den Reserven geschehen dass sie nur als Symptom der weitgehenden Differenzirung des Hinterhirns, also als secundärer Charakter aufgefasst wird, dem keine selbständige Bedeutung zuerkannt werden darf.

c) Hinterhirn.

Das Eigenartigste, was das *Ceratodus*-Hirn aufzuweisen hat, ist das Cerebellum. Nicht nur unterscheidet es sich dadurch vom *Protopterus*-Hirn, sondern vom Hirn der meisten Fische. Die Verdickung der Medianzone gedeiht hier so weit, dass nur mit grösster Mühe noch in der dorsalen Medianlinie die Spuren der vorge-

gangenen Umwandlung sich durch eine minime Furche und nach ihr gerichtete Neurogliafortsätze zu erkennen geben. Dagegen ist sonst vom ursprünglichen Zustande der Medianzone nichts erhalten. Auch die Grösse der gesamten Hinterhirnmasse ist eine beträchtliche zu nennen. Wenn wir daher mit *Protopterus* vergleichen, so erscheint bei diesem das Hinterhirn geringer differenzirt. Einmal ist seine Masse wenig voluminös, schiebt sich unter das unpaare Mittelhirn, anstatt es zu beherrschen und in ein paariges zu verwandeln. Dann entfällt die Hauptmasse auf die Lateralzonen, hinter denen die Medianzone zurückbleibt, anstatt sie, wie bei *Ceratodus*, noch beträchtlich zu überflügeln. Die Lateralkerne von *Ceratodus* sind stärker differenzirt als die von *Protopterus*, insofern als sie eine grössere Zahl von Elementen enthalten. Aber auch die sonstigen Hinterhirnelemente von *Ceratodus* überwiegen nur an Zahl und Masse, nicht an Höhe der Differenzirung diejenigen von *Protopterus*. Bei *Protopterus* habe ich seiner Zeit PURKINJE'sche Zellen am Hinterhirn vermisst. Jetzt erst nachträglich erscheint mir plausibel, dass es geschah, weil das von mir zur Herausnahme und Conservirung der Gehirne angegebene Gemisch daran schuld war. Denn auch erneute Durchsicht meiner damals benützten Serien hätte mich die fraglichen Elemente nicht auffinden lassen. Die angegebene Mischung hat die Wirkung, dass die kleinen Ganglienzellen etwas quellen, die grossen aber eher etwas reducirt werden, ausserdem wird die Fähigkeit der verschiedenen Zellarten, durch verschiedene Tinction verschiedene Reaction anzuzeigen, augenscheinlich beeinträchtigt. Die Vorzüge, welche dieser Conservirungsmodus in anderer Hinsicht hat, soll damit nicht bestritten werden; wohl aber sind die Nachtheile nur durch Vergleich mit anders conservirtem Material festzustellen, was ich damals bei der Kostbarkeit des Objects unterlassen habe. Jetzt steht mir neben meinen ursprünglichen eine neue Serie zu Gebote. Das betreffende Hirn war lediglich in Alkohol conservirt, wurde von mir ohne vorangehende Entkalkung des Schädels herausgenommen und auf dem Objectträger mit Hämalaun gefärbt. Hier haben die Elemente ihre wahren Grössenverhältnisse beibehalten, und so sind denn auch Elemente zu constatiren, die als PURKINJE'sche Zellen müssen angesprochen werden. Man erblickt diesen Thatbestand in Textfig. 22.

In diesem nicht ganz median verlaufenden Schnitte gewahrt man auf der dem Ventrikel zugekehrten Fläche zuerst eine Schicht von „Ependymzellen“; hinter diesen mehrere Reihen von Kernen, die sich in der vorderen Hälfte des Kleinhirns zu einer mehr geschlossenen Schicht anordnen, während sie in der hinteren sich lockern und über einen breiteren Raum vertheilen. An der Grenze zwischen dieser Schicht und der äussersten, der Molecularschicht, aber auch vielfach in letztere eingestreut, lassen sich die PURKINJE-Zellen unterscheiden durch helleren Kern von doppelter bis dreifacher Grösse der übrigen Kerne und durch die charakteristische Färbung ihres Protoplasmas. Wenn ihnen jedoch nicht die sonst auch bei Fischen viel beobachtete Baumform in so hohem Grade, wie man erwarten würde, eigen ist, so theilen sie diesen Mangel an Differenzirung mit den entsprechenden Elementen bei Selachiern, *Ceratodus* und *Acipenser*.

Für die systematische Beurtheilung des *Ceratodus*-Hinterhirns ist also festzustellen, dass es völlig eigenartig entwickelt ist. Gegenüber demjenigen von *Protopterus* stellt es eine vollkommeneren Bildung dar, doch ist dabei zu berücksichtigen, dass der Zustand von *Protopterus* auf Rückbildung beruhen kann, und dass ferner die Vollkommenheit von *Ceratodus* wesentlich in der Massenentfaltung besteht. Wie sich aus den weiteren Ausführungen geben wird, würde sich das Hinterhirn von *Ceratodus* der Form nach am ehesten an das von *Acipenser* anschliessen. Jedenfalls darf der Zustand des Hinterhirns von *Ceratodus* in keiner Hinsicht als primitiv angesprochen werden, und es fragt sich nur noch, womit wir ihn in functionellen Zusammenhang

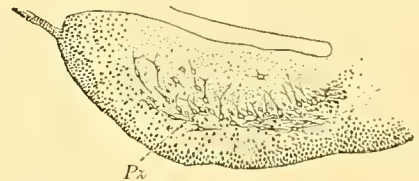


Fig. 23. Cerebellum von *Protopterus annectens*. Lateral Sagittalschnitt. 50-fach vergr. Px PURKINJE-Zellen.

zu bringen haben, resp. welche Anforderungen der Peripherie diese centrale Accumulation hervorgerufen haben. Es wird sich wohl kaum aus Färbepreparaten der Antheil der motorischen, der sensiblen und der centralen Anforderungen an diese Gegend bestimmen lassen. Allem Anscheine nach waren es sensible Kerne, die den Anstoss zur völligen Auflösung der Medianzone gegeben haben, und so liegt die Vermuthung nahe, dass es die sensorischen Centren, namentlich des Trigeminus, des Facialis und des vorderen Vagusgebietes sind, die bei *Ceratodus* reichlicher entwickelt sein müssen, bei *Protopterus* und *Lepidosiren* aber sich zurückgebildet haben. Aus den Differenzen der Seitenlinie bei den Dipnoern lässt sich kein physiologischer Grund herholen.

d) Nachhirn.

Eine Differenz in der Medulla oblongata bedarf noch der Erwähnung. Ich habe in einer früheren Arbeit (Untersuchung am Hirn und Geruchorgan von *Triton* und *Ichthyophis*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII, 1891, p. 395) darauf hingewiesen, dass die relative Grösse der MAUTHNER'schen Faser und ihrer zugehöriger Zelle mit dem Medium, worin die Amphibien leben, in Zusammenhang zu stehen scheine, und

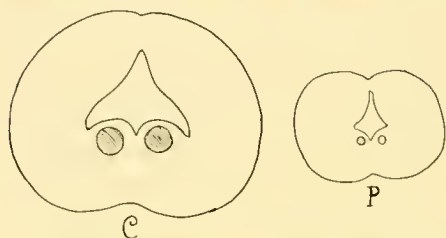


Fig. 24. Querschnitt durch den vorderen Theil des Rückenmarks von *Ceratodus* (C) und *Protopterus* (P). Die MAUTHNER'schen Fasern sind schraffirt.

zwar so, dass beim Leben im Wasser dieses seltsame Element grösser sei als beim Leben auf dem Lande.

Ceratodus besitzt nun aber auch eine relativ viel mächtigere MAUTHNER'sche Faser als *Protopterus* und wenn auch die zugehörige Zelle relativ nicht entsprechend viel grösser ist, so ist sie es immerhin (vergl. Textfig. 24). Es würde also auch diese Fall für meine an jener Stelle vertretene Auffassung sprechen und gleichzeitig eine Differenz im Centralnervensystem bei der Dipnoer bedeuten.

C. Schlussfolgerungen für die Beziehungen des Gehirns von *Ceratodus* zu dem von *Protopterus*.

Ueberblicken wir das Gemeinsame und die Unterschiede beider Gehirne, so werden wir schwerlich sagen können, innerhalb der Dipnoer stehe das eine niedriger, das andere höher. Beide besitzen eine Summe von gemeinsamen Eigenschaften, die sie jedoch meist auch mit primitiven Zuständen im Gehirn anderer niederer Fische theilen, so dass es unmöglich wäre, diese Eigenschaften als für die Dipnoer charakteristisch in Anspruch zu nehmen. Dahin gehören die relativ stark epitheliale Ausbildung der Medianzonen, die allgemeine Configuration der Medulla oblongata, des Mittelhirns und des Zwischenhirns. In den übrigen Hirnregionen jedoch differiren sie unter sich so beträchtlich, dass Gegensätze bestehen, welche durch keinen Uebergang vermittelt scheinen, die wir aber mehr oder weniger auf Anpassung des Gehirns, und zwar nicht seiner Functionen, sondern seiner functionell secundären Gewebe, der Stützsubstanz und der Epithelien, an die Anforderungen anderer Instanzen, wie Kopfbau, Circulation, zurückführen können.

Erscheint demnach das **Hirn von *Ceratodus*** als **primitiv** durch die Dünnhheit der Vorderhirnwandungen, die Topographie des Vorderhirns, die Structur des Bulbus olfactorius, das Fehlen eigentlicher Plexus hemisphaerium, die Bildung eines starken Velums, die relativ gleichmässige Ausbildung der verschiedenen Hirnabschnitte, die geringe Differenzirung von Zwischenhirn, Mittelhirn, Medulla oblongata, die Geräumigkeit

der Ventrikel, die relativ geringe Differenzirung der Hinterhirnelemente, die grosse Ausdehnung epithelialer Structur des Nervenrohres und die relativ grosse und langgestreckte Rautengrube, so ist für für manchen dieser Charaktere anzunehmen, dass er nicht ursprüngliche, sondern secundär erworbene Einfachheit nicht ausschliesse, so für die Dünnwandigkeit des Vorderhirns, die Grösse von dessen Ventrikeln, die relativ grosse Ausdehnung der epithelialen Abschnitte des Hirnrohres. Diesen Charakteren steht eine Reihe solcher von **höherer Specialisirung** gegenüber: die Streckung der Neuroporusgegend, die Stratification der Vorderhirnzellen, die Streckung der Tractus olfactorii, die Ausbildung und Complication der secretorischen Epithelien, die am Vorderhirn einen auch äusserlich die Hemisphären trennenden Abschnitt bilden, die Lingula interolfactoria, die hohe Differenzirung der Hypophyse und der Plexus des 4. Ventrikels, die einseitige Specialisirung des Hinterhirns unter Verdrängung der Medianzone durch die Wucherungen der Lateralzonen, die daraus resultirende paarige Beschaffenheit des Mittelhirns. Diese Reihe aber verbietet, dem *Ceratodus*-Hirn in seiner Gesamtheit eine primitive Stellung vindiciren zu wollen, auch ohne dass wir jene möglicher Weise als pseudoprimitiv anzusprechenden Charaktere beiziehen.

Fassen wir andererseits das *Protopterus*-Hirn ins Auge, so muss nochmals daran erinnert werden, dass, weil jüngere Exemplare als von *Ceratodus* vorliegen, vor einer Ueberschätzung der massiven Hirntheile in Bezug auf vermeintlich höhere Function in Folge ihrer grösseren Massenentfaltung gewarnt werden muss.

Primitive Merkmale des **Protopterus-Hirns** sind: die sitzenden Bulbi olfactorii, die relativ schwächere Ausbildung der Hirnepithelien, die geringere Differenzirung der Hypophyse und der Decke des 4. Ventrikels, das unpaarige Mittelhirn, das nur als vorderer Rand der Rautengrube ausgebildete paarige Hinterhirn mit schwächerer Medianzone. Ihnen stehen gegenüber als Merkmale **höherer Specialisirung**: die compacte Masse des Vorderhirns, die damit verbundene Bildung zweier Hemisphären, das Wegbleiben einer Lingula, die Ausbildung von Lobus postolfactorius und hippocampi, die Streckung der Fila olfactoria, die Ausbildung von Plexus hemisphaerium, das Zurücktreten des Velums, die stärkere Verdickung des Rautenbodens.

Wenn wir nun die Merkmale des *Protopterus*-Hirns abwägen, so können von den primitiven als pseudoprimitiv betrachtet werden: die sitzenden Bulbi olfactorii, schon weil die Streckung der Fila olfactoria damit verbunden ist, die Beschaffenheit des Hinterhirns, weil sie auf eine Reduction der Seitenliniencentren, die mit der stärkeren Anpassung ans Landleben in Zusammenhang gebracht werden kann, sich zurückführen lässt. Es brauchen nicht Zeichen höherer Specialisirung des Hirns zu sein: die Beschaffenheit des Vorderhirns und die Hemisphärenbildung, da das *Ceratodus*-Vorderhirn möglicher Weise secundär aufgetrieben ist ferner das Fehlen der Lingula, die Anwesenheit des Lobus postolfactorius und des Lobus hippocampi.

Man würde daher wohl am ehesten das Richtige treffen, wenn man unter Berücksichtigung der Grössenunterschiede und ihres Einflusses auf die Gestalt des Gehirns den beiden Gehirnen von *Ceratodus* und von *Protopterus* eine nicht allzu grosse Entfernung von einer gemeinsamen Grundform zuschreiben, die Unterschiede aber weit eher auf secundäre, das Hirn beeinflussende Factoren zurückführen würde, als auf eine grosse, der Genesis des Hirns und seiner Functionen beizumessende Differenz. Ein **Urtheil**, wie es die Autoren bisher gefällt haben, **über höhere oder tiefere Stellung** des einen oder des anderen Gehirns aber erscheint uns **überhaupt unstatthaft** und deswegen auch die Mei-

nungen der Autoren indiscutabel, weil sie eben auf den Einfluss der äusseren Factoren, die den Bau des Hirns in auffälliger Weise beeinflussen, überhaupt bisher nicht geachtet haben.

Nach unserer Auffassung würde die Lebensweise von *Ceratodus* in verschiedener Hinsicht auf das Hirn zurückwirken. Dadurch, dass *Ceratodus* ausschliesslich im Wasser lebt, erreichen seine Exemplare durchschnittlich eine bedeutendere Körpergrösse, dadurch erfährt das Hirn eine bedeutendere Streckung und erscheint folglich kleiner und primitiver. Die Ausdehnung und Specialisirung der Hirnplexus konnte bei einer seit ganzen Perioden relativ beständigen Form durchgeführt werden, wie nicht bei erdgeschichtlich flüchtigeren Erscheinungen, war aber eben an solche Beständigkeit gebunden und konnte folglich auch zu einer secundären Hydrocephalie des Vorderhirns führen, wie man sie aus demselben Grunde bei flüchtiger auftretenden Wirbelthieren schon a priori vergeblich suchen würde. *Ceratodus* hat seit der Trias seine Kauplatten mit geringen Veränderungen beibehalten, eine Rückwirkung mechanischer Art seitens des Gebisses auf das Gehirn ist also bei ihm nicht denkbar. Das Leben im Wasser hat die MAUTHNER'schen Fasern und Zellen nicht verkümmern lassen, hat aber die Bedingung gebildet für die Entfaltung gerade einer solchen Form des Hinterhirns, wie wir sie am ähnlichsten ebenfalls bei einem, wenn auch jüngeren Bewohner des süssen Wassers, dem Stör, antreffen. Der Rückwirkung des Hinterhirns auf das Mittelhirn stellten die Anforderungen der Augen an ihre centralen Stationen sicher keine Schwierigkeiten entgegen.

Aber auch für *Protopterus* ist die Möglichkeit des Einflusses seiner Lebensweise auf das Hirn nicht ganz abzulehnen. Wie wir uns die Rückwirkung der Verlegung des Gebisses an die Schnauze und der daraus resultirenden Folgen für die Architectur des Schädels auf die Bulbi olfactorii vorstellen, ist p. 48 dargelegt worden. Für die compacte Beschaffenheit des Vorderhirns mag, auch wenn seine Gesamtmasse sich nur relativ wenig über die des *Ceratodus*-Vorderhirns zu erheben scheint, vielleicht noch in Betracht kommen, dass die temporäre Lungenathmung höhere Anforderungen an die Vermittlung olfactorischer und spinaler Bahnen stellt und dass daher vielleicht die grössere Quantität des Vorderhirns von *Protopterus* darauf zurückgeht. Es würde dann auch in Folge der Compactheit des Vorderhirns die Ausbildung von Plexus hemisphaerium sich als zweckmässig erwiesen haben. Dagegen verbot die relative Neuheit der amphibischen Lebensweise die Ausbildung eines ähnlichen secretorischen Apparates des Hirns, resp. er wurde zurückgebildet. Denn dass die amphibische Lebensweise an sich dies nicht zu verbieten braucht, beweist die Ausbildung der Plexus chorioidei bei *Ichthyophis* und den Gymnophionen überhaupt, die insofern zu *Ceratodus* eine bedeutungsvolle Parallele liefern, als auch sie zur Ausbildung dieses Zustandes der Plexus seit ihrem Ursprung aus den Stegocephalen genügend und ungefähr ebenso lange wie *Ceratodus* Zeit hatten. Ob an der geringen Ausbildung des Kleinhirns von *Protopterus* die Rückbildung der Seitenlinie und ihrer Organe Schuld sei, bleibt zu entscheiden. Jedenfalls ist von vornherein am ehesten anzunehmen, dass die Ausbildung des Hinterhirns, das ja bei Fischen so ungeheuer variirt, wie später nicht einmal mehr innerhalb der Säugethiere, wenn nicht ausschliesslich, so doch zum grossen Theil von der Lebensweise mitbedingt wird. Auch die stärkere Ausbildung des Rautenbodens mag mit den vermehrten Anforderungen an Verknüpfung zwischen den respiratorischen und den Sinnes- und Bewegungscentren in Verbindung gebracht werden. Endlich die Reduction der MAUTHNER'schen Faser, wie oben erwähnt, analog ihrem Verhalten bei den Amphibien. Wenn wir uns ein Bild vom Gehirn eines voll ausgebildeten *Protopterus* machen wollen, so wird das Cavum cranii grösser sein, das gesammte Hirn seiner Masse nach jedoch nur wenig grösser, besonders aber stärker gestreckt als in dem von uns untersuchten Fall. Dadurch würde dann das Vorderhirn etwas kleiner erscheinen im Vergleich

zu den übrigen Hirnregionen, die Rundungen etwas abgeflacht; vielleicht auch die Furche zwischen dem Bulbus olfactorius und dem Vorderhirn dorsal stärker abgesetzt, ja ich halte es nicht für unmöglich, dass eine Art von Tractus olfactorius auftreten würde. Dies alles bleibt an Hand ausgewachsener Exemplare zu bestätigen oder zu widerlegen.

IV. *Ceratodus* und die übrigen Fische.

A. Allgemeines zur Methodik der Vergleichung des Hirns innerhalb der Fische.

Man findet vielleicht, das Resultat unserer Vergleichung entspreche weder der Mühe einer so eingehenden Untersuchung, noch den auf die Bearbeitung des Materials gesetzten Erwartungen; man hätte gerne ein sicheres Urtheil gehört: „Das Hirn von *Ceratodus* ist primitiver, das von *Protopterus* im Vergleich dazu hoch specialisirt. Das von *Ceratodus* schliesst direct an das der Plagiostomen an und enthält alle Uebergänge nach dem der Dipneumonon etc.“ So etwa, weil es die Art ist, wie bisher die Resultate in eine möglichst feine Spitze ausgezogen wurden. Vielleicht mögen sich aber manche unserer Leser durch Schlussfolgerungen entschädigt finden, die wir aus diesem Falle ziehen und die uns mehr den Beziehungen zu entsprechen scheinen, die zwischen unserem Forschen und gerade dem Bau des nervösen Centralorgans möglich sind.

Der Wunsch, die existirende Lebewelt in fortlaufende Entwicklungsreihen zu bringen, hat kaum in einer anderen Wirbelthierklasse ein so heterogenes Object angetroffen, wie innerhalb der Fische. Die Eigenart dieser Klasse besteht darin, dass bei einer grossen Zahl von Vertretern, diese sehr verschiedene Qualification für genetische Schlussfolgerungen an den Tag legen. Für Amphioxus und die Cyclostomen ist wenigstens zuzugeben, dass sie neben Anpassungscharakteren doch eine grosse Zahl von ursprünglichen Merkmalen bewahrt haben, aber sowohl zwischen ihnen unter sich, als auch nach den übrigen Fischen hin gähnt eine tiefe Kluft. Die Streitfrage, ob die Ganoiden oder die Selachier primitiver seien, ist dem Bedürfniss nach der Stufenleiter der Lebewesen entsprungen und daher falsch gestellt; sie wird also auch nie eine Lösung finden. Dass die Dipnoer durch die Urkunden der Paläontologie als auch der Ontogenie in ihren Beziehungen zu den Crossopterygiern gefestigt worden sind, wird kaum bestreitbar sein. Ebenso wenig, dass die künstliche Trennung zwischen Ganoiden und Teleostiern fallen muss. Aber auch wenn wir so allmählich einen Stammbaum der hauptsächlichsten Fischtypen gewinnen würden, so bleibt doch eines bestehen. Nur innerhalb der Selachier besitzen wir noch hinreichend lebende Vertreter, um einen Stammbaum auf Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu begründen, der von primitiven Formen zu den verschiedensten aberranten Endgliedern hinüberleitet. Mit dieser Vollständigkeit ist keine andere der Unterklassen auf uns gekommen. Ihnen gegenüber stellen die einzelnen Ganoiden unvermittelte Ueberbleibsel dar, die bei excessiver Specialisirung hervorragender Körperregionen oder Organsysteme ziemlich abrupt neben einander stehen, getrennt durch gewaltige Lücken der vergleichend-anatomischen und paläontologischen Documente. Dasselbe gilt für die Dipnoer mit Ausnahme ihrer Hartgebilde, die eine schmale Brücke zwischen ihnen unter sich und nach den Crossopterygiern hin bilden, von den abgerissenen und isolirten Spitzen des Teleostierstammes ganz zu schweigen. Aus dieser Beschaffenheit unserer Urkunden zur Fischphylogenie ergibt sich für uns nicht die Frage: „Wie lassen sich die Gehirne der verschiedenen gänzlich isolirten Vertreter der heutigen Fischwelt möglichst bequem an einander reihen?“ sondern: „Entspricht der Bau und die Verwandtschaft des Gehirns von *Ceratodus* und *Protopterus* dem, was wir sonst über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft beider Formen im Allgemeinen wissen?“

Darauf scheint uns allerdings unser Resultat der Vergleichung eine richtigere Antwort zu geben, als sie aus den Vorarbeiten zu entnehmen ist, eben weil sie der Unvollkommenheit unserer Urkunden in möglichst vollkommener Weise Rechnung trägt. Bei jenen Versuchen aber ist stets die Rücksicht hierauf aus dem Spiel geblieben, und nicht nur diese Rücksicht. Ein jedes Gehirn muss einen Theil der allgemeinen Functionen des Organismus widerspiegeln. Dies zugegeben, denken wir allerdings in erster Linie daran, dass dieses Spiegelbild aus der Beschaffenheit der nervösen Centren zu entnehmen sein müsse, der Zellhaufen und der Faserbahnen. Eine sorgfältige Analyse des vorliegenden Falles aber, unter Zuziehung der Erfahrungen an geeigneterem Material, hat uns zu der Auffassung geführt, dass die Modificationen, welche Gehirne sonst relativ nahe verwandter Formen trennen, in erster Linie auf allgemeine Wachstumsverhältnisse des Kopfes zurückzuführen sind, die gar nicht in functionellem Zusammenhang mit den Centren des Gehirns zu stehen brauchen; in zweiter Linie auf Anforderungen des Circulationssystems an dem ihn dienenden Theil des Nervenrohres; anderer bei anderen Gehirnformen mitspielender Factoren hier noch gar nicht zu gedenken. Es sind Zug, Druck, Massenwirkung und Dickenwachsthum, die hier das noch wenig modificirte Epithel des Hirnrohres umbilden, daher auch innerhalb sonst nahe verwandter Formen unerwartete Differenzen hervorrufen. Da Abstractionen aus der Anatomie des Menschenhirns hinabtragen zu wollen, ist lediglich falsche Generalisation.

Wenn sich also die Gehirne von *Ceratodus* und *Protopterus* so verhalten, so wird man zu zweierlei Fragen gedrängt: erstens, ob denn dem Gehirn kein diagnostischer Werth für die Taxonomie zukomme, und zweitens, wie sich denn die Dipnoergehirne zu denen der übrigen Fische verhalten.

Auf die erste dieser Fragen kann ich hier nicht eintreten, das würde der Rahmen der vorliegenden Arbeit verbieten. Es sei hier nur daran erinnert, dass auch andere Organsysteme nicht eine einfach genetische Reihenfolge aufstellen lassen, dass daher das Hirn für die Phylogenie nur im Allgemeinen zum Ausdruck bringt, was sich (mit Ausnahme einiger, aber allerdings für die Phylogenie entscheidender Merkmale der Hartgebilde) auch in den übrigen Organsystemen ausspricht. Wenn die Gehirne der Dipnoer und anderer Formen sich nicht in Reihen bringen lassen, so beweist das also höchstens die Mangelhaftigkeit und Zufälligkeit der Ueberbleibsel dieses Zweiges am Fischstamme und schliesst die Erwartung, der übrigens innerhalb der Selachier die Thatsachen vollkommen entsprechen, nicht aus, dass in besser zusammenhängenden phylogenetischen Reihen Hirnbau und Stammesverwandtschaft Hand in Hand gehen. Es beweist aber auch, dass es ein höchst unvollkommenes Verfahren gewesen ist, wenn man, wie bisher, die Gehirne möglichst rasch aus ihrer Umgebung entnahm, dabei alle mechanischen Beziehungen zwischen Hirn- und Kopfbildung übersehend, ohne Rücksicht auf die Circulation sie alsdann in Schnittserien zerlegte und beschrieb und endlich das ganze Gehirn, ohne seine Einzelbildungen im Zusammenhang mit den analogen Bildungen bei den nächst verwandten Formen zu erfassen, mit einem scheinbar verwandten Gehirn verglich, als ob man Käfer vor sich hätte, und schliesslich die Gehirne in eine Reihe brachte, die sich mit der Schulsystematik decken sollte. Dieses Verfahren muss aufgegeben werden. Das Hirn ist als Theil der Gesamterscheinung zu studiren; erst wenn die an ihm nachweisbaren Anpassungserscheinungen an die Physiologie des Wachstums überhaupt analysirt sind, kann sein relativer Werth für die Taxonomie in Erwägung gezogen werden.

Wie sich das Dipnoergehirn zu dem der übrigen Fische verhält, soll aus den nachfolgenden Ausführungen hervorgehen.

B. Spezielle Vergleichung.

a) Hirn von *Polypterus*.

In der vorliegenden Literatur über das Gehirn von *Polypterus*, nämlich in den Arbeiten von JOH. MÜLLER, WIEDERSHEIM, WALDSCHMIDT, GORONOWITSCH, konnte ich gerade über die für unsere Zwecke bedeutungsvollen Hirntheile wenig Aufklärung finden, da daselbst die Epithelien des Gehirns so gut wie nicht berücksichtigt sind. Nur WALDSCHMIDT hat die Epithelien des Vorderhirns abgebildet und missdeutet, sowie die ihnen auf liegenden sonderbaren Lymphkörper geschildert. Eine ausführliche Beschreibung des *Polypterus*-Hirns zu geben, ist gegenwärtig nicht meine Absicht; dagegen möchte ich einige anatomische That-sachen hervorheben, die für die Werthung dieses Hirns und für die Beurtheilung seiner Beziehungen zum Dipnoerhirn mir von Bedeutung erscheinen.

Die Rautendecke besteht, wie Textfig. 25 zeigt, aus einem Epithel, dessen Länge die Breite um mehr als das Doppelte übertrifft, also relativ lang ist. An ihr lassen sich ein Hauptabschnitt und die charakteristische dünnwandigere End-blase unterscheiden. Ihre dem Ventrikel zugekehrte Unterseite zeigt bogenartig verlaufende, lateral concave Furchen und Wälle, bei denen von Regelmässigkeit kaum die Rede sein kann. Immerhin lässt sich constatiren, dass diese Falten alle um den Austritt der Venae cerebri posteriores concentrisch verlaufen. Nach dem Rande der Rautendecke hin gehen sie nicht in scharfe Falten aus, sondern rufen an ihm höchstens schwache Einkerbungen hervor. Dieses ganze Bild der Rautendecke steht innerhalb der Fische einzig da. Wo immer wir sonst auch eine gestreckte Rautendecke antreffen, stets entsendet sie um eine Medianfurchen, die unzertheilt bleibt, zahlreiche vascularisirte transversal verlaufende Lamellen gegen den Ventrikel; dies ebensowohl bei *Petromyzon* als bei primitiven Selachiern, beim Stör und bei *Ceratodus*, kurz bei allen Formen, bei denen man sonst primitive Zustände anzutreffen geneigt wäre. Ich stehe demnach nicht an, anzunehmen, dass hier bei *Polypterus* die Rautendecke den primitivsten Zustand beibehalten hat, der uns überhaupt innerhalb der Fische erhalten ist und der allein die Beschaffenheit desselben Gebildes bei anderen Fischen als eine bereits relativ weit-gehende Anpassung an die circulatorischen Functionen erscheinen lässt.

Die Medulla oblongata besitzt relativ dünne Wände, weite Ventrikel, keine Grenzen weder nach vorn noch nach hinten. Auch ihr Charakter ist im Allgemeinen ein höchst primitiver, doch unterscheidet sie sich nicht wesentlich von dem entsprechenden Gebilde anderer niederer Fische.

Besonders eigenartig ist das Hinterhirn. Es weicht von demjenigen jeder anderen Fischgattung ganz erheblich ab und erfordert daher auch eine besondere Beschreibung. Zunächst muss betont werden, dass es bei unseren Exemplaren verschieden ausgebildet war. Es ist daher darauf zu schliessen, dass es noch während des späteren Lebens Entwicklungsprocesse durchmache, namentlich aber an Masse zunehme. Denn die Schnitte durch das Cerebellum meines grösseren Exemplares ergaben kein anderes mikroskopisches Bild als die jüngerer Exemplare.

Wenn wir es auf jungen Exemplaren (11 cm und 29 cm) prüfen, so gestaltet es sich folgender-maassen (Textfig. 26, 29 u. 30). Am Vorderrand der Rautenlippe findet eine paarige wulstartige Verdickung statt. Diese Wülste nähern sich gegenseitig, ohne in der Medianlinie zu confluire, so dass sie hier durch

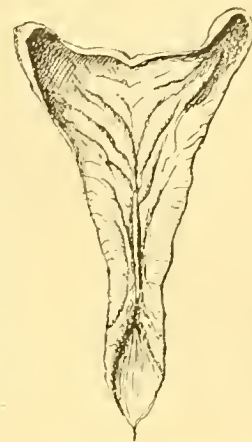


Fig. 25. Rautendecke von *Polypterus bichir*, 62 cm. Von unten. 4-fach vergr.

eine mediane Furche getrennt bleiben, die an einer schmalen, den eigentlichen Rand der Rautenlippe bildenden Brücke endigt. Dann wenden sich beide Wülste ventral- und caudalwärts und erscheinen so in der Rautengrube, ebenfalls median deutlich getrennt. Hier biegen sie dann wiederum ventral oralwärts um und verlaufen bis unter den caudalen Abschnitt des Mittelhirns, stets ohne zu verschmelzen. Dorsal und wiederum caudal umbiegend, gehen sie alsdann in die Lobi optici über. Histologisch differenziert sich das Hinterhirn folgendermaassen: Die Medianzone erhebt sich nur wenig über die Stufe eines Epithels, mehr in dem älteren als in dem jüngeren Exemplar. Die Lateralzonen werden von den typischen



Fig. 26. Gehirn von der linken Seite ohne Plexus von *Polypterus bichir*, 28 cm. 4-fach vergr.

Zellschichten gebildet, und zwar von einer oberflächlichen, sehr reinlich gesonderten Molecularschicht, einer Körnerschicht und einer zwischen beiden liegenden Schicht von PURKINJE-Zellen. Ventro-lateral geht das ganze Gebilde in den in üblicher Weise ausgebildeten Rautenboden über. Auf dem Medianschnitt erscheint das Hinterhirn als eine elliptische, ventral gerichtete, dorsal offene Falte von einfach epithelialer Beschaffenheit, eine geringfügige Substanzverdickung bildet dorsal-caudal nur jene schmale Brücke, unter der der caudale Theil des Hinterhirns vorquillt (Textfig. 25). Das Cerebellum von *Polypterus* ist nicht das primitivste, das wir überhaupt kennen. Ob primitiv oder pseudo-primitiv, dasjenige von *Petromyzon*, *Protopterus*, *Lepidosiren* und den Amphibien ist jedenfalls einfacher. Aber das Cerebellum von *Polypterus* verräth einen Zustand, auf den sich sowohl die höheren Complicationen des Teleostomengehirns als auch die des Selachierhirns zurückführen lassen. Man lasse nur die caudalen Partien dieses Hinterhirns zuerst anschwellen, so entsteht das Cerebellum der Teleostier, die oralen werden alsdann zur Valvula cerebelli; oder man lasse die oralen Partien zuerst anschwellen, so erhält man das hammerförmige Hinterhirn der Selachier, das denn auch innerhalb dieser Unterklasse seine Complication durch Neubildung am Vorderende erfährt, aber mit *Polypterus* die epitheliale Dorsomedianzone zeitlebens bewahrt.

Das Mittelhirn von *Polypterus* ist paarig. Diese Beschaffenheit führen wir wohl in Zusammenhang mit den an *Ceratodus* gemachten Erfahrungen auf das Eindringen des oralen Wulstes des Hinterhirns zurück. Die Dorsomedianzone des Mittelhirns erscheint nicht mehr rein epithelial, sondern ihre Stützzellen sind etwas gestreckt; von einem Dachkern war nichts zu bemerken. Dagegen sind die Lobi optici bereits relativ hoch differenziert, indem ihre Elemente in 3—4 Schichten angeordnet sind. Schliesst sich somit dieses Mittelhirn den niedersten Zuständen durch das Verhalten seiner Medianzone an, die wie bei *Acipenser* und *Petromyzon* ausgebildet ist, so erhebt es sich durch seine Lateralzonen an die Grenzen dessen, was auch *Acipenser* zukommt und bereits als charakteristisch für die Teleostier zu gelten hat und was die Selachier und Dipnoer weit hinter sich lässt.

Die Umgebung des Zirbelursprunges giebt zu keinen besonderen Erörterungen Anlass, nur zu der Bemerkung, dass die Epiphyse hier sowohl wie bei *Ceratodus* oder Selachiern, ausgebildet ist, und keineswegs in der von WALDSCHMIDT angegebenen Weise. Auf die Complication der Trichterregion im Dienste der Circulation hat bereits WALDSCHMIDT ausführlich hingewiesen. Dagegen erfordert die Decke des 3. Ventrikels nunmehr eine gesonderte Betrachtung, da sie bisher gar nicht in ihren Einzelheiten gedeutet worden ist (Textfig. 27). Die gewaltige Ausdehnung der Decke des 3. Ventrikels ist, seitdem RABL-RÜCKHARD auf die Epithelien achten lehrte, den Bearbeitern des *Polypterus*-Hirns aufgefallen. WALDSCHMIDT hat versucht, verschiedene ihrer Theile zu deuten. GORONOWITSCH hat sie ebenfalls auf Schnitten wiederholt verfolgt. Am einfachsten ist die Orientirung über dieses Gebilde am Medianschnitt, wo es gar nicht com

plicirt und in einer die Homologisirung der einzelnen Abschnitte leicht zulassenden Weise zu Tage tritt (Textfig. 27). Der postvelare Abschnitt, von WALDSCHMIDT irrthümlich als Zirbel gedeutet, erscheint als ein ungewundenes Epithel, das von der Commissura superior dorsal-caudal emporsteigt, dann parallel dem Schädeldach oralwärts verläuft, um dann ins hintere Blatt des Velums abzusteigen. Das Velum selbst ragt tief in den 3. Ventrikel hinab, sein vorderes Blatt aber steigt im Bogen dorsalwärts und biegt alsbald in orale Richtung um, lange bevor die Höhe des postvelaren Abschnittes erreicht wäre. An ihrem vorderen

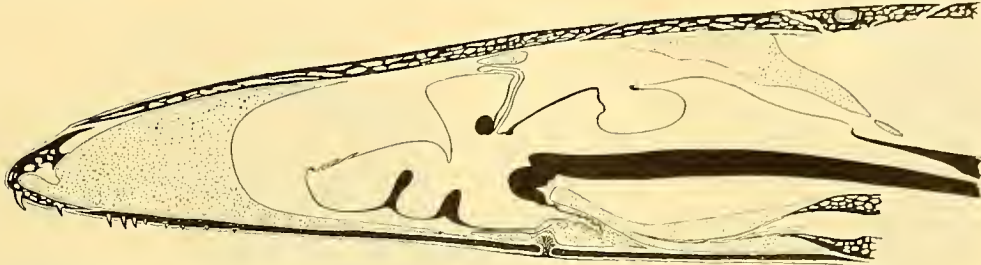


Fig. 27. Medianschnitt des Gehirns in situ von *Polypterus palmas*, 18 cm. 10-fach vergr.

Ende zeigt die Lamina supraneuroporica einige Fältelungen, die von der Complicirtheit der lateralen Nachbarschaft herrühren und am Recessus neuroporicus aufhören. Die jetzt einsetzende Lamina infraneuroporica erhebt sich um Geringes über die Stufe eines einfachen Epithels und schwillt erst zu ganz beträchtlicher, innerhalb des gesammten *Polypterus*-Hirns stärkster Verdickung an. Sie beherbergt die mächtige Commissura anterior, sinkt sofort hinter ihr auf das Niveau eines Epithels hinab, ehe sie sich zum zweiten Male zu der weniger hohen Vorwölbung der Opticuskreuzung erhebt. Schliesslich setzt sich die Medianzone caudalwärts in üblicher, nur durch die excessive Ausbildung der Hypophyse modificirter Form fort. Aber der Medianschnitt, so sehr er geeignet ist, sowohl den ganzen Charakter dieses Hirns zu lebhaftestem Ausdruck zu bringen, wäre nicht im Stande, uns ein Bild von der Decke des 3. Ventrikels zu geben, deren Complicationen eben vorzugsweise lateral auftreten. Ich beschreibe daher auch dieses Gebilde nach dem Modell, wie ich es nach dem Präparat des 62 cm langen Exemplares hergestellt habe. Von der Dorsalfläche betrachtet, überdeckt die Epithelkappe die gesammten, mächtig entwickelten Vorderhirnmassen so, dass von ihnen nichts zu sehen bleibt. Die kleinen der Decke aufliegenden unregelmässigen Lymphknötchen geben ihr ein rauhes Aussehen und lassen die darunterliegenden Faltensysteme nicht durchschimmern. Dennoch gewahrt man eine sich auf die vordersten zwei Drittel erstreckende schmale Medianfurche und an ihrem Ende einen caudal im Bogen verlaufenden Wall, der in die beiden caudalen Ecken der ganzen Decke ausläuft. An diesen Ecken sammeln sich Venen zu den Venae cerebri anteriores; für die Erklärung der einzelnen Abschnitte werden wir auch von diesen Ecken auszugehen haben. Mehr Einzelheiten enthüllt uns diese ganze Epithelfläche, wenn wir sie sorgfältig abheben und von der ventralen Seite betrachten. Dann zerfällt sie in ein System von drei durch die dorsal sichtbaren Hauptlinien gegebenen Gruben: eine mediane

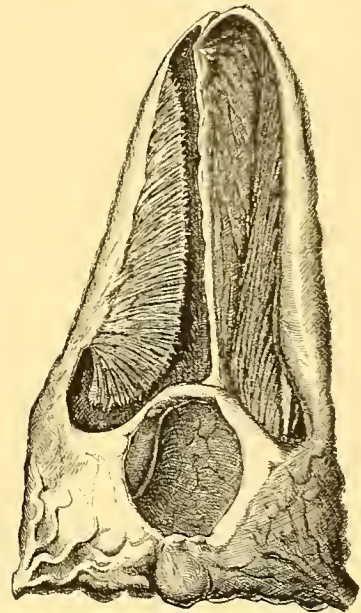


Fig. 28. Decke des 3. Ventrikels von *Polypterus bichir*, 62 cm. Von schräg rechts unten, so dass nur der rechte Plexus hemisphaerium sichtbar wird.

caudale, zwei orale laterale. Die caudale mediane Grube wird begrenzt von dem caudal-ventralwärts umgebogenen Epithelrand, welcher auf die Ränder des Thalamus opticus anschliesst, lateral und oral aber von dem hinteren Blatte des im Bogen verlaufenden Velum, das lateralwärts nach den oben genannten Ecken ausgeht. Die oralen lateralen Gruben werden median begrenzt durch jene dorsal tief einschneidende Furche, deren Boden die Lamina supraneuroporica bildet und deren Seitenwandungen, in schräg oralwärts



Fig. 29. Horizontalsitus des Gehirns von *Polypterus palmas*, 16,5 cm. 3-fach vergr.



Fig. 31. Gehirn von *Polypterus bichir*, 62 cm. Von links. 2-fach vergr.



Fig. 30. Horizontalsitus des Gehirns von *Polypterus bichir*, 62 cm. 2-fach vergr.

verlaufende Faltungen gelegt, auf unserem Medianschnitt zum Ausdruck gekommen sind. Caudal werden diese Gruben begrenzt durch das vordere Blatt des Velums. Lateral aber durch eigenthümliche Bildungen, die einer näheren Schilderung bedürfen. Die Decke des 3. Ventrikels greift nämlich zu beiden Seiten über den ungefalteten Rand der Basalganglien herein und erzeugt längs der ganzen durch jenem Umschlagsrand der Basalganglien entlang laufenden Rinne ein halskrausenartig gefälteltes, in feine Spitzen auslaufendes, oralwärts allmählich abnehmendes Doppelblatt mit reicher Vascularisation, die Plexus hemisphaerium. Der Abschluss der beiden Gruben am oralen Ende findet dadurch statt, dass die Seitenwände der Medianfurche sowohl, als der laterale und orale Rand der Decke sich gegenseitig nähern und rasch in die Substanz der Basalganglien übergehen.

Die Decke des 3. Ventrikels von *Polypterus* ist also der von den Autoren für die Basalganglien hervorgehobenen Eigenart angepasst. Sie besagt uns aber weit mehr als das, nämlich einmal, dass bei noch so sehr verschiedener Ausbildung dieses Gebildes, seine Theile stets homologisirbar bleiben, ferner dass *Polypterus* eine ganz eigenartige Specialisirung dieser Gegend erfahren hat, die theils nur aus Anforderungen der Circulation, theils aus solchen der Zugwirkungen der Hirnmassen, endlich aus dem zähen Beharren dieser Gegend auf dem einmal gegebenen Bauplan, wie er im Medianschnitt zur Geltung kommt, zu erklären sind. Denn bei aller Eigenart der lateralen Entfaltung dieser Hirnregion ist, wie oben gezeigt, der Medianschnitt von typischer Constanz geblieben. Das einzig Wesentliche, was ihn von dem ursprünglichen Plan entfernt, ist die grosse Ausdehnung der gesamten Region überhaupt und der niedrige Verlauf der Lamina supra-neuroporica.

Endlich ist es noch die Regio olfactoria von *Polypterus*, die für die Beurtheilung des *Ceratodus*-Gehirns in Betracht kommt. Unsere Textfigur 29 giebt nach einem nicht eben wohl erhaltenen Exemplar die Topographie des Hirns von *Polypterus palmas*, 16,5 cm, wieder. Daneben vergleiche man Textfig. 30 und 31 von dem 62 cm langen *P. bichir*. Sofort springen zwei grosse Unterschiede in die Augen. Der eine besteht darin, dass das junge Hirn wegen seiner relativ stärkeren Entfaltung der verdickten Hirnwandungen, die in der Entwicklung vorausseilen, anscheinend höher ausgebildet scheint als das definitive Gehirn; wir haben hierauf schon p. 565 hingewiesen. Noch schlagender zeigt sich dies, wenn wir Textfig. 30 mit Fig. 26 vergleichen. Der andere auffallende Unterschied zwischen den Gehirnen der jungen und der alten Exemplare besteht in der Thatsache, dass im vorgerückteren Lebensalter der olfactorische Hirnabschnitt noch eine erhebliche Metamorphose erfährt, und zwar so, dass die ursprünglich am Vorderhirn sitzenden Bulbi olfactorii von diesem abrücken und sich durch einen wenig tiefgehenden Hals ohne Zerdehnung der Zwischenstücke zu einem förmlichen Tractus olfactorius absetzen, dass aber anderseits der Contact zwischen den Bulbi und der Riechschleimhaut gelockert wird und, indem beide Theile weit auseinanderrücken, zwischen ihnen Fila olfactoria ausgebildet werden. Ja, dieser Process scheint sich sogar sehr spät zu vollziehen; denn das Gehirn, das Textfig. 26 wiedergiebt, hat im Vergleich zu dem des 16,5 cm langen Exemplares bei fast doppelter Grösse noch keine wesentlichen Fortschritte in der Ausbildung der Bulbi olfactorii gemacht.

b) *Ceratodus* und *Polypterus*.

Stellen wir nun all diese Beobachtungen in den Dienst der Beurtheilung des Gehirns von *Ceratodus*. Man wird im Allgemeinen die Aehnlichkeit des Gehirns von *Ceratodus* und desjenigen von *Polypterus* nicht eine sehr weitgehende finden. Punkte der Uebereinstimmung sind: 1) relativ geringe Verdickung der Hirnwand im Allgemeinen; 2) entsprechende Geräumigkeit der Ventrikel; 3) relativ grosse Ausdehnung

der Plexus in Anpassung an besondere circulatorische Functionen, insbesondere der Trichtergegend und der Decke des 3. Ventrikels; 4) relativ ausgedehnte Vorderhirnmassen; 5) paariges Mittelhirn; 6) Ausbildungsgrad der Zirbel. Keine einzige dieser Eigenschaften deutet eine specielle Verwandtschaft zwischen beiden Gehirnen an. 1, 2 und 6 sind allgemein niederen Fischen zukommende Eigenschaften; 3 scheint bei beiden Formen lediglich durch Convergenzanalogie zu Stande gekommen zu sein. Man wird nicht die ihrer Form nach schon auf andere Function deutenden Faltungen der Plexus von *Ceratodus* mit den durch Lymphknötchen und allerlei absonderliche Einrichtungen des Venensystems von *Polypterus* gekennzeichneten für verwandt halten wollen. Wohl aber liegen zwischen beiden Gehirnen physiologische Parallelfälle vor, und auch für *Polypterus* möchte ich, dem hohen Alter der Crossopterygier zu Folge, annehmen, dass diese Einbeziehung des Circulationssystems in die Entwicklung des Nervenrohres ein, erdgeschichtlich gemessen, lang andauernder Process gewesen sei und nur möglich auf Grund grosser Constanz der sonstigen Lebensweise seines Trägers. 4, die ausgedehnten Vorderhirnmassen würden geeignet sein, unsere oben p. 566 ausgesprochene Vermuthung über den Zusammenhang der Ausbildung von respiratorischen Centren und deren Verknüpfung mit olfactorischen zu erhärten, da doch *Polypterus* bereits eine wohl ausgebildete Lunge besitzt. 5, das paarige Mittelhirn wäre auf Einwirkung des Kleinhirns auch bei *Polypterus* zurückzuführen, doch würde hier die Einwirkung von der inneren Seite her stattgefunden haben, somit ebenfalls eine physiologische Parallele zu *Ceratodus* vorliegen.

Weiterhin erhebt sich die Frage: Enthält das Gehirn von *Polypterus* primitivere Zustände als das von *Ceratodus* und lassen sich die des letzteren aus denen des ersteren ableiten? Primitiv sind an *Polypterus* im Vergleich zu *Ceratodus* die ungefaltete Decke des 4. Ventrikels, das median unverdickte Hinterhirn, das schwach verdickte Mittelhirn, das ungefaltete Zirbelpolster, die relativ geringere Ausbildung der Basalganglien, das Fehlen einer geschichteten Vorderhirnrinde, eines Dachkerns im Mittelhirn, die schwache Entwicklung der Vorderhornzellen des verlängerten Markes. Man braucht nur die beiden Medianschnitte zu vergleichen, so wird man zu der Ansicht kommen, dass die Dorsomedianenfaltung des *Polypterus*-Gehirns, da sie sich überhaupt nur an den Comm. posterior und superior über das Niveau eines einfachen Epithels erhebt, die primitivste ist, die wir überhaupt unter lebenden Fischen kennen, dass sie sich somit auch zu derjenigen von *Ceratodus* im Ganzen ursprünglich verhält. Aber auch in Bezug auf die den Lateralzonen zu entnehmenden Merkmale, mit Ausnahme derjenigen des Vorderhirns, ist das *Polypterus*-Gehirn entschieden einfacher gebaut und da kein Grund vorliegt, pseudoprimitive Zustände anzunehmen, lässt eine Vergleichung das *Ceratodus*-Gehirn als einen specialisirten Fall des ersteren verstehen. Andererseits würde man als specielle Merkmale von *Polypterus* zu betrachten haben: 1) die Schichtung des Mittelhirns; 2) die laterale Entfaltung der Decke des 3. Ventrikels; 3) die specielle Configuration der Hypophyse; 4) die des Vorderhirns; 5) die Grösse der Commissura anterior. *Polypterus* hat relativ grössere Augen als die Dipnoer. In der Einfachheit der Mittelhirnstructur der letzteren könnte man also direct einen Rückbildungszustand erblicken. 2 und 4 stehen unter sich in directem mechanischen Zusammenhang und sind ausschliesslich dem *Polypterus*-Hirn zukommende Eigenthümlichkeiten, doch wird 2 durch die Eigenthümlichkeiten bei *Ceratodus* in derselben Region aufgewogen. In Bezug auf das Verhalten des Bulbus olfactorius aber nähert sich *Polypterus* mehr *Protopterus* als *Ceratodus*, wie denn auch in der Beschaffenheit des Hinterhirns. *Polypterus* hat also mit seiner Regio olfactoria eine Bahn bereits beschritten, die *Ceratodus* noch nicht betreten hat, und *Ceratodus* hat mit dem Verhalten seiner Regio olfactoria vor *Polypterus* etwas an Primitivität voraus. *Polypterus* enthält in seinem Gehirn somit primitive Zustände, die die Grundlage für die Entwicklung des Dipnoergehirns können gebildet haben, daneben aber Eigenthüm-

lichkeiten, die auf eine ganz selbständige Entwicklungsrichtung deuten, und endlich solche, worin *Polypterus* sich eher *Protopterus* als *Ceratodus* nähert. *Polypterus* liefert uns aber ausserdem Material zu Schlussfolgerungen, die wir bereits bei der Discussion des Gehirns der Dipnoer verwendet haben. Einmal beweist die Nebeneinanderstellung der *Polypterus*-Gehirne verschiedenen Alters den allgemeinen Satz, dass Gehirne junger Exemplare von Fischen wegen des Voraneilens der nervösen Centren in der Entwicklung dazu verführen, sie als höher entwickelt zu beurtheilen als das Gehirn voll ausgewachsener Thiere derselben oder verwandter Arten. Zweitens, dass im vorgerückteren Alter der Fische noch erhebliche Veränderungen der olfactorischen Region Platz greifen können, ohne dass eine entsprechende functionelle Veränderung des Organs selbst anzunehmen ist, vielmehr bloss unter dem Einfluss der Architectur des Kopfes.

c) Hirn von *Acipenser*.

Von *Acipenser sturio* stand mir ausser den oben erwähnten Schnittserien ein Gehirn zu Gebote, das genau dem von JOHNSTON (Fig. 1) abgebildeten entspricht. JOHNSTON's und GORONOWITSCH's Beschreibung folgend, begegnen wir beim Störgehirn einer Menge eigenartiger Bildungen. Der Boden des gesammten Gehirns, also die Ventromedian- und die Ventrolateralzonen unterscheiden sich von denen anderer Fische namentlich durch ihre beträchtliche Dicke, welche den Ventrikeln wenig Raum übrig lässt. Eine besondere Art der Specialisirung kommt der Hypophyse zu, eine ungemein starke Entwicklung den Nerven der Medulla oblongata, während der Opticus hinwiederum im Querschnitt dieselbe primitive S-förmige Faltung wie bei den primitiven Selachiern beibehalten hat (JOHNSTON, Fig. 24). Primitiv erscheint auch die wenig tief einspringende Commissura anterior, sowie der epitheliale Charakter der Ventrolateralzone vor und hinter ihr. Die Decke des 4. Ventrikels ist langgestreckt und in ausgiebigster Weise mit Falten übersät, die Endblase ist rudimentär und langgezogen, die gesammte Rautendecke also im Sinne des Circulationssystems specialisirt. Das Hinterhirn stellt die aberranteste Bildung dar. Seine gewaltige Masse, die totale Verdrängung der Medianzone, ja deren Aufwulstung durch die Stauung der herandrängenden Massen der Ventrolateralzonen (JOHNSTON, Fig. 7, Nebenfigur), das Vordrängen der Gesamtmass in den Ventrikel des Mittelhirns bis zu beinahe völliger Ausfüllung desselben, und Reduction seiner Medianzone auf ein Epithel, das alles sind Züge hoher Specialisirung, die diesem Hirn einen ganz besonderen Charakter verleihen. Einen gewissen Grad der Specialisirung zeigen auch die Lobi optici, in denen sich (JOHNSTON, Fig. 18, 20; Textfig. F) immerhin ähnliche Schichten, wie bei *Polypterus*, daneben aber fünf verschiedene Typen von Zellen unterscheiden lassen. Als speciell modificirt sind auch die Basalganglien zu betrachten. Während im Verhalten der Bulbi olfactorii ein primitiver, an *Petromyzon* und *Polypterus* erinnernder Zustand gewahrt wird, sind die lang ausgezogenen Fila olfactoria eine Concession der Mechanik der Kopfentwicklung an jene Beibehaltung einer primitiven olfactorischen Region.

Von den Einzelheiten der Decke des 3. Ventrikels geben die Darstellungen der Autoren auch nicht einmal einen Begriff. Sie sei daher hier kurz auf makroskopische Präparation eines Exemplars von ca. 150 cm hin geschildert (Textfig. 32). Ihrer gesammten Form nach bildet die Decke des 3. Ventrikels ein mützenförmiges Organ, dessen lang ausgezogene Spitze dorsal-oral gerichtet ist. Sie überdeckt die Basalganglien, aber nicht die Bulbi olfactorii, die zu beiden Seiten unter der Spitze hervorschauen, wenn man das Gehirn von der dorsalen Seite betrachtet. Auf der Dorsalseite von der Spitze in der Richtung lateralwärts gegen das Ende des gesammten Gebildes verlaufen zwei durch die Blase weiss durchschimmernde Linien, lateral etwas vor der Mitte und hinter einem Pigmenthaufen treten die Venae cerebri anteriores

paarig aus; äusserlich stehen sie nicht mit den vorhin erwähnten, schräg verlaufenden Linien in Verbindung. Von der Ventralseite betrachtend, blickt man in eine tiefe, durch die gerade verlaufende Lamina supraneuroporica, welche ventralwärts vorspringt, in zwei Hälften getheilte Grube, über welche sich die lateralen Ränder des ganzen Gebildes hereinbiegen. In jeder Hälfte der Grube kann man ein glattes Mittelfeld unterscheiden, nach dem hin zahlreiche Lamellen der Seitenwand convergiren, und zwar insbesondere nach dem Punkte, der dem Eintritt der Vena cerebri entspricht. Die ganze Grube wird

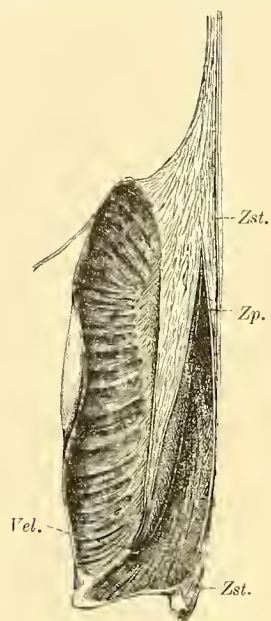


Fig. 32. Rechte Hälfte der Decke des 3. Ventrikels von *Acipenser sturio*, grosses Exemplar. 5-fach vergr. Vel. Velum, Zp. Zirbelpolster, Zst. Zirbelstiel.

caudal abgeschlossen durch einen halbmondförmig transversal verlaufenden Rand. Dies ist der Rand des Velums, und wenn er in diesem Falle vom Zusammenhang mit der Vena cerebri anterior weit auseinandergerathen ist, so ist dies eine secundäre Verschiebung specieller Art, die dennoch keinen Zweifel an der Deutung des Velums aufkommen lässt. Zwischen dem Velum und der Commissura superior führt ein bei ventraler Ansicht relativ eng erscheinender Eingang in einen dorsal von dem fast horizontal gelagerten Velum hineinragenden Raum. Wie das vordere Blatt des Velums gerade verläuft, so auch das hintere. Zwischen beide schiebt sich ein Keil von Bindegewebe ein, der die fein ausgezogene Spitze dieses gesammten Raumes und den Zirbelstiel gemeinsam einschliesst und eine Masse bildet, die in ihrer Gesamtheit neben den Venae cerebri anteriores eine Traktionswirkung auf alle mit ihr verbundenen Theile ausübt. Diese entspricht denn auch der Richtung der Velumfalten, die an der Oberfläche durchschimmern. Die gesammte dorsale dreieckige Blase ist also als Zirbelpolster zu deuten; an ihrem caudalen Rande entspringt die Zirbel, die selbst weit vom Gehirn weg in der von CATTIE beschriebenen Weise ihre ursprüngliche Lage beibehält.

d) *Ceratodus* und *Acipenser*.

Demnach birgt das Störgehirn ein seltsames Gemisch von primitiven und sehr speciellen Bildungen. Die Zahl der letzteren ist aber im Vergleich zu den bisher betrachteten Gehirnen relativ hoch; und doch tritt neben ihr noch eine Summe von Merkmalen primitiver Art auf, die nicht gering ist und durch genetischen Werth bedeutend ins Gewicht fällt. Fassen wir diese Merkmale noch einmal zusammen, so ergeben sich: als primitiv 1) die Längsstreckung der Medulla oblongata, 2) das Verhalten des Opticus, 3) die relativ schwache Commissura anterior, 4) die epitheliale Lamina infraneuroporica, 5) die ausgedehnte Decke des 3. Ventrikels, 6) das ungefaltete Velum, 7) die relativ schwachen Falten im Bereich der Vena cerebri anterior, 8) das ausgedehnte Zirbelpolster, 9) die sitzenden Bulbi olfactorii, 10) das Fehlen von Plexus hemisphaerium. Als lediglich pseudoprimitiv ist die epitheliale Dorsomedianzone des Mittelhirns zu beurtheilen. Dagegen sind Merkmale der Specialisirung: 1) die relativ geringe Ausdehnung der Ventrikel, 2) die relativ mächtige Ausbildung der Wandungen, namentlich an einzelnen Stellen, 3) die verdickte Medulla oblongata, 4) die Reduction und stark lamellöse Ausbildung der Rautendecke unter Rückbildung der Endblase, 5) die excessive Massenentfaltung des Hinterhirns, 6) die Verdickung der Medianzone des Hinterhirns, 7) die Stratification der Lobi optici, 8) die Ausbildung der Hypophyse, 9) der Entfaltungsgrad der Basalganglien. Wenn also auch die Berücksichtigung der Decke des 3. Ventrikels noch mehrere Punkte in die Wagschale der primitiven Merkmale werfen lässt, so scheinen doch die Anpassungscharaktere im Ganzen zu überwiegen. Von diesen letzteren können wir keinen für die Verwandtschaft zwischen *Acipenser* und *Ceratodus* geltend machen, mit Ausnahme der Entwicklung des Hinterhirns. Die Uebereinstimmung, die darin besteht, dass

bei beiden Formen die Lateralzonenmassen die Dorsomedianzone zur Verdickung bringen unter Einwanderung von PURKINJE-Zellen, lässt der Annahme Spielraum, dass in Bezug auf das Hinterhirn beide Familien ein Stück gemeinsamer Entwicklungsbahn zurückgelegt hätten; ferner spricht die Beschaffenheit der Decke des 3. Ventrikels insofern auch dafür, als der Zustand von *Acipenser* demjenigen von *Ceratodus* vorangegangen sein kann. *Acipenser* wäre in dieser Hinsicht von *Ceratodus* überholt worden, während *Ceratodus* in Bezug auf Specialisierung der Hirnwandungen überhaupt, insbesondere aber des Kleinhirns, hinter *Acipenser* zurückgeblieben wäre. Will man bei *Protopterus* die sitzenden Bulbi olfactorii als primitives Merkmal beanspruchen und nicht in unserem Sinne deuten, so würde damit noch ein die Dipnoer und die primitiven Ganoiden verbindendes Merkmal hinzukommen. Die hauptsächlichsten Modificationen aber, die am Störgehirn gegenüber primitiven Zuständen in anderen Gehirnen namhaft zu machen sind, würden zurückgehen: 1) auf vermehrte Ansprüche der Peripherie an Ausbildung centraler Stationen, 2) Specialisierung der Decke des 4. Ventrikels und der Hypophyse im Dienste der Secretion, 3) mechanische Einwirkungen der Traction im Bereiche des Zwischenhirndaches, somit ebenfalls auf nicht centrale Einflüsse.

e) Hirn von *Scymnus*.

Zu einer Vergleichung des *Ceratodus*-Gehirns mit dem der Selachier nöthigen uns schon die Schlussfolgerungen, die die Autoren über die Verwandtschaft des Gehirns beider Unterklassen gezogen haben. Im Verlaufe dieser Arbeit haben wir schon wiederholt wachstumsphysiologische Beobachtungen aus der Gruppe der Selachier verwerthet, und aus unseren Erörterungen p. 567 geht wohl zur Genüge hervor, dass wir begründen können, warum der Hirnphylogenie der Selachier eine viel grössere Bedeutung zukommt als der jeder anderen Fischunterklasse. Hier kommt es nun nur noch darauf an, zu discutiren, ob und inwiefern *Ceratodus* in seinem Gehirn sich den Selachiern anschliessen lässt und worin er sich von ihnen unterscheidet. Begreiflicher Weise ist an einen Anschluss bei höheren Selachiern nicht zu denken, vielmehr nur bei primitiven und bei diesen an deren primitivste Zustände. Denn so tief auch die niedersten Selachier im Bau ihres Gehirns unter den übrigen Fischen und höchstens neben *Petromyzon* und *Polypterus* auf ähnlicher Höhe stehen, so enthalten sie bereits eine Reihe von Charakteren, die nicht mehr ursprünglicher Art sein können.

Ich wähle als specielles Vergleichsobject das Hirn von *Scymnus lichia*, um daran die nöthigsten Ausführungen zu knüpfen. Die eingehende Begründung ist meiner anderweitigen Bearbeitung vorbehalten (Textfig. 32).

Die Decke des 4. Ventrikels ist in Bezug auf Ausdehnung und den Grad ihrer Differenzirung relativ primitiv, doch nicht so weit wie diejenige von *Polypterus*. Während die Hirnwandungen von geringer Dicke, die Ventrikel aber sehr weit sind, existiren doch einige Stellen, an denen es zu besonderen, den Selachiern eigenthümlichen Gestaltungen kommt. Als eine solche durchaus nicht primitiver Art ist in seiner Gesamtheit das Hinterhirn zu betrachten (Textfig. 33). Während in seinen Einzelheiten es sehr primitiv bleibt, wie im allmählichen Uebergang der Dorsolateralzone, im epithelialen Charakter der Medianzone, ist seine vordere Kuppe eine Neubildung, die es specialisirter erscheinen lässt als das Kleinhirn von *Polypterus*, *Petromyzon*, *Protopterus*. Die Lobi optici sind stärker entwickelt, was ihre Masse betrifft, als die der bisher erwähnten Fischtypen, und wenn es in ihnen auch nicht zu solcher Schichtbildung kommt, wie bei *Polypterus* und *Acipenser*, so verdickt sich anderseits die Medianzone, was sowohl bei *Petromyzon* als bei *Acipenser*, *Polypterus* und allen Dipnoern nicht in ebensolchem Maasse der Fall ist. Mechanisch hat

man sich das Zustandekommen der Verdickung also zu denken, dass wohl nicht nur die Massen der Lobi optici, sondern auch mit dem von ihnen ausgehenden Druck der durch die eigenartige Entwicklung des Hinterhirns auf die Lateralzonen des Mittelhirns einwirkende Einfluss der Kleinhirnmassen sich geltend macht. Sehr schwach entwickelt, aber kaum weniger als bei *Acipenser* und *Petromyzon*, ist die Commissura superior ausgebildet. Der Differenzierungsgrad der Hypophyse ist zwar bei *Scymnus* ein hoher zu nennen; daher auch als Folge davon sich Complicationen der gesamten Trichterregion ergeben. Dies ist jedoch

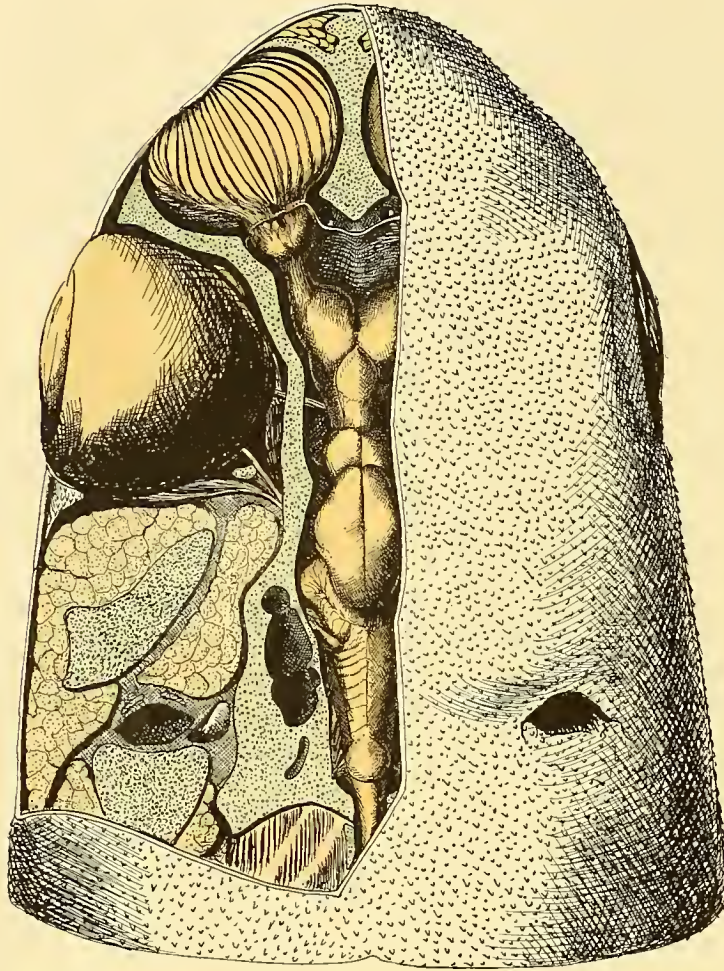


Fig. 33. Horizontalsitus des Gehirns von *Scymnus lichia*, 85 cm. $1\frac{1}{2}$ -fach vergr.

nicht der einfachste Zustand des Trichters. Wir treffen ihn vielmehr bei dem nahe verwandten *Laemargus rostratus* auch im erwachsenen Gehirn auf dem embryonalen Stadium eines einfachen Sackes an. Relativ mächtig ist die Opticuskreuzung, die entsprechend der Grösse der Augen und der Lobi optici entfaltet ist. Der orale Abschluss des Hirnrohres ist im Zusammenhang mit der Configuration des Riechhirns in eigenthümlicher Weise gestaltet. Keineswegs primitiv sind die starken medianen Wandverdickungen der Laminae supraneuroporica und infraneuroporica, während der Neuroporus selbst auf seinem embryonalen Zustande beharrt und durch das ganze Leben hindurch beinahe epithelial bleibt. Besondere Aufmerksamkeit verdient natürlich auch hier die Decke des 3. Ventrikels (Textfig. 34). Sie ist bei den primitiven Selachiern in typischer Einfachheit ausgebildet, doch innerhalb nahe verwandter Gattungen in ihrem speciellen Bestande ziemlich schwankend. In ihrer Gesamtheit bildet sie ein längsovales, löffelartiges Gebilde, aus dem etwas hinter der Mitte die Venae cerebri anteriores aus-

treten. Ventral betrachtet, erscheint das Velum wie bei *Acipenser* als bogenförmiger, nach den caudalen Ecken verlaufender Querwulst, der caudal glatt, oral aber von vielfachen Falten überzogen ist. Der postvelare Abschnitt entspricht dem Zirbelpolster, bleibt aber eine flache Blase, flacher noch als bei *Polypterus*, und ist nicht wie bei den Stören und Dipnoern spitz ausgezogen. Auch der prävelare Abschnitt ist ungemein einfach und bildet nur wenig vorspringende, in oral spitzem Bogen verlaufende halskrausenartige Hervorragungen, die als Plexus hemisphaerium zu bezeichnen sind. Diese sind hier, wo sie bei primitiven Formen eben entstehen, immerhin schon als specialisirte Bildungen zu betrachten, wenn man ihre Abwesenheit bei *Ceratodus* und *Acipenser* in Erwägung zieht. Sie entwickeln sich innerhalb der Selachier nach Maassgabe der Verdickung

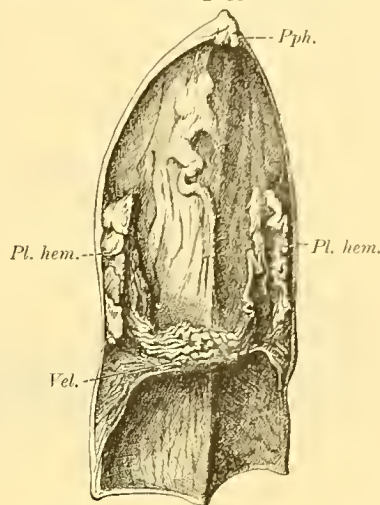
des Vorderhirns zu gerade solchen Organen, wie bei *Protopterus*; so schon bei *Cestracion*, noch mehr aber bei den höher specialisirten Formen, den Carchariiden und Lamniden, besonders excessiv bei den Zygaeniden. Ausser diesen Plexus wird dann noch an der Vorderspitze des prävelaren Abschnittes ein kleiner Faltenknäuel erzeugt, den man als Paraphyse betrachten kann, wenn man will. Das Vorderhirn ist in der bekannten Weise ausgebildet, zwei langgestreckte Schläuche von verschiedenem Grad der Wandverdickung und verschiedener Länge, welche mehr mit der Körpergrösse der Individuen als mit den

Fig. 34.

Fig. 34. Medianschnitt des Gehirns von *Scymnus lichia*. 2-fach vergr.

Fig. 35. Decke des 3. Ventrikels von *Scymnus lichia* in ventraler Ansicht. Die linke Hälfte ist etwas dorsalwärts gebogen, um das Faltensystem der Plexus hemisphaerium zu zeigen. 3-fach vergr. Pl. hem. Plexus hemisphaerium, Pph. Paraphyse, Vel. Velum.

Fig. 35.



Gattungsunterschieden wechseln. Ihrem Bau nach stimmen diese Theile mit denen von *Ceratodus* überein, sie enthalten aber noch mehr als diese, denn während bei *Ceratodus* die Lamina infraneuroporica nur allmählich und schwach anschwillt, die Supraneuroporica aber epithelial bleibt, verdickt sich auch die letztere bei Selachiern in ansehnlichem Grade unter dem Einfluss der Ausbildung von Tubercula dorsalia. Andererseits bleibt die Structur des Selachier Vorderhirns, und zwar nicht nur die des primitiven, insofern zurück, als Schichtbildung seiner Elemente unterbleibt, nur die Nähe der Membranae limitantes modificirt die Elemente, indem diese sich nach der Peripherie hin abplatteln. Suchen wir daher am Selachierhirn die primitiven und die secundären Eigenschaften zu trennen, so erweisen sich als primitiv: 1) die Ausdehnung der Decke des 4. Ventrikels; 2) die Dünnwandigkeit des Hirns bei relativ gleichmässiger Wandverdickung; 3) die Weite der Ventrikel; 4) die Ausdehnung epithelialer Theile des Hirnrohres, nicht nur der Plexus, sondern auch der Dorsomedianzone des Hinterhirns, des Recessus neuroporicus; der allmähliche Uebergang von der Medulla oblongata zum Hinterhirn; 6) das Fehlen der Schichtung in den Lobi optici; 7) die schwache Commissura superior; 8) der einfach sackartige Trichter (*Laemargus rostratus*); 9) die Decke des 3. Ventrikels sowohl in ihrer Gesamtheit als im Einzelnen; schwaches Velum, geringe Verzerrung der Abschnitte, geringe Modification durch Kopfbau und Circulation; 10) ausdehnbare Tractus olfactorii; 11) Mangel an Schichtung der Vorderhirnelemente. Andererseits sind specialisirt: 1) die Faltenbildung der Rautendecke; 2) das Hinterhirn in seiner Gesamtheit, insbesondere dessen Vorderkuppe; 3) die Lobi optici in Bezug auf Wandverdickung; 4) die verdickte Dorsomedianzone des Mittelhirns; 5) die Hypophysis; 6) die Opticuskreuzung; 7) die Laminae infraneuroporica und supraneuroporica; 8) die Plexus hemisphaerium; 9) die Tubercula dorsalia; 10) die kurzen Fila olfactoria. Von diesen meist specifisch selachischen Eigenschaften theilt *Ceratodus* diejenigen, die auch anderen Fischen zukommen (1, 5), ausserdem die kurzen Fila olfactoria, ein Merkmal, das übrigens, wie *Echinorhinus* lehrt, bei Selachiern nicht durchgreifend ist.

Im Anschluss an dasjenige, was wir in Bezug auf den „N. praeopticus“ der Dipnoer feststellten, muss hier ein Vorkommniss beschrieben werden, das jenen Nerven nicht als ein eigenthümliches Merkmal der Dipnoer erscheinen lässt, wie SEWERTZOFF glaubt. Durch die Freundlichkeit von Herrn Prof SCHAU-INSLAND in Bremen bin ich unter Andern in den Besitz eines Embryo von *Callorhynchus antarcticus* also eines Holocephalen gelangt, dessen Kopf ich in eine Serie von Sagittal- und Horizontalschnitten zerlegte. Nachdem der Nervus praeopticus wenigstens seinem Vorhandensein nach bei den Dipnoern nachgewiesen war, konnte ich ihn bei andern Selachiern nicht wieder finden, gebe aber die Möglichkeit zu, dass er sich an sehr sorgfältig conservirten älteren Embryonen alter Selachiergattungen finden kann. Nur ein kleiner Zellhaufen, der aber etwas mehr dorsal liegt, als das Ganglion liegen müsste und ohne nachweisbare

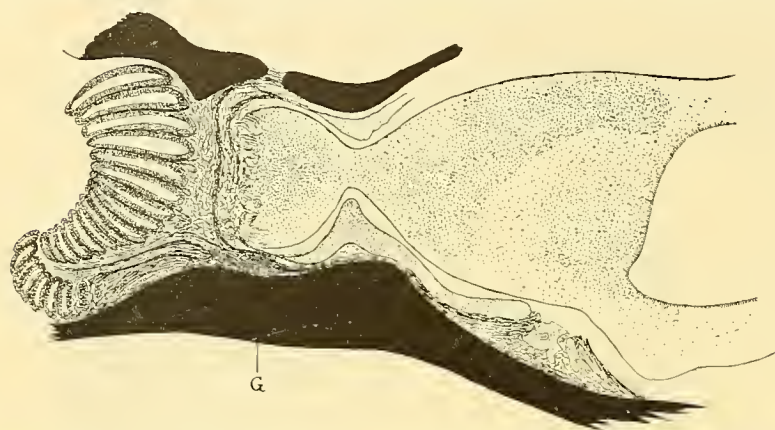


Fig. 36. Sagittalschnitt der vorderen Kopfgegend von *Callorhynchus antarcticus*. Embryo von 8,5 cm; 20-fach vergr. G = Ganglion praeopticum.

Nervenfortsätze war bei älteren Embryonen von *Acanthias* und *Scyllium* zu sehen. Ich möchte indes nicht entscheiden, ob dieser Haufe nicht ebensogut als eine Lymphdrüse aufgefasst werden könnte. Bei *Callorhynchus* dagegen (Textfig. 36) fand sich ventral medial vom Bulbus olfactorius, also an derjenigen Stelle, wo es zu erwarten stand, ein ziemlich ansehnliches Ganglion bestehend aus einer grösseren Anzahl von Zellen. Dieses Ganglion entsendet in die Scheide-

wand der Riechschleimhaut Nervenfasern in einem geschlossenen Bündel, das von Bündeln der Riechnerven ventral begleitet wird. Anderseits lassen sich in entgegengesetzter Richtung unter einem mächtigen Blutgefäss Fasern verfolgen, die über einem vorspringenden Knorpelhöcker sich zwischen diesem und dem Gefäss verlieren, um caudalwärts wiederum aufzutreten und längs dem Gefäss zu verlaufen. Dann wo das erwähnte Gefäss unterbrochen aus dem Zusammenhang mit zwei anderen Gefässen durch den Schnitt gelöst ist, biegt der N. praeopticus zwischen die beiden Gefässe ein, parallel begleitet von einem ähnlichen Nervenast, aber plötzlich seitwärts abbiegend. Von hier an konnte ich den Nerven nicht einwandfrei weiter verfolgen. Es scheint, dass er an dieser Stelle zugleich mit den Blutgefässen die Schädelhöhle verlasse und dass er sich mit einem in caudaler Richtung abgehenden Zweige vereinige. Ein Eintreten in den Boden des Gehirns konnte ich indes nicht beobachten, weder am Vorderhirn, noch am Zwischenhirn.

Was nunmehr bei Dipnoern und Holocephalen als Nervus praeopticus nachgewiesen ist, scheint mir überhaupt nichts anderes zu sein, als derjenige Trigeminusast und sein Ganglion, den auch RUBASCHKIN (Anat. Anz., Bd. XXII, 1903) beim Hühnchen als Nervus olfactorius trigemini beschrieben hat.

f) Das Hirn von *Ceratodus* im Vergleich mit den primitiven Eigenschaften im Hirn der Fische.

Es fragt sich nun, wie viele und welche der primitiven Eigenschaften des Selachierhirns die Vorstufe für die Zustände des *Ceratodus*-Gehirns können gebildet haben, und da ergibt sich denn, dass es geradezu alle oben von uns zusammengefassten 11 Punkte sind. Das primitive Selachierhirn kann somit, soweit nicht bereits in ihm Modificationen einzelne Gegenden befallen haben, als

prototypisch, auch für das Hirn von *Ceratodus*, betrachtet werden, und es fragt sich endlich nur noch, wie es und dasjenige von *Ceratodus* sich zu den als primitiv erkannten Zuständen im Hirn von *Acipenser* und *Polypterus* verhalten.

Primitiver als bei Selachiern ist bei *Polypterus* nur 1) die Decke des 4. Ventrikels, 2) das Hinterhirn, indem es bei sehr ähnlicher histologischer Differenzirung und gleichem Verhältniss zwischen den Lateralzonen und der Dorsomedianzone die Selachier und *Polypterus* nicht nur verbindet, sondern auch von allen Fischen scheidet; der secundären Umbildung zu dem specifisch selachischen Hinterhirn ist es jedoch bei *Polypterus* noch nicht anheimgefallen; 3) die nicht verdickte Lamina supraneuroporica. Dagegen sind secundär resp. pseudoprimitiv bei *Polypterus*: 1) die Lobi optici; 2) die Dorsomedianzone des Mittelhirns, 3) die Längsstreckung der Decke des 3. Ventrikels, ihre specielle Umbildung; 4) die mächtige Commissura anterior; 5) die Hypophysis; 6) die specielle Ausbildung der Basalganglien; 7) die Streckung der Fila olfactoria; 8) das Fehlen des Dachkerns. Im Vergleich zu *Polypterus* ist also das Selachierhirn nur in 3 Punkten nicht primitiv zu nennen, ebenso primitiv in den als primitiv aufgeführten Merkmalen 1, 2, 3, 4, 5, primitiver aber durch 6, 7, 8, 9, 10, 11. In seiner Gesammtheit ist also das Selachiergehirn an primitiven Zuständen reicher, auch als dasjenige von *Polypterus*. *Polypterus* weist daher nur in denjenigen Merkmalen, die primitiver sind als die selachischen Zustände, Stadien auf, die das *Ceratodus*-Hirn muss durchlaufen haben, nicht aber in seinen specifisch polypteriden. Anders *Acipenser*. Hier besteht, wenn auch nicht eine Nothwendigkeit, so doch eine Möglichkeit, dass eine Strecke gemeinsamen Entwicklungsweges vom Gehirn des *Ceratodus* sowohl wie der Störe zurückgelegt wurde, so im Hinterhirn, auch in der Decke des 3. Ventrikels, durch welche sich *Acipenser*, wie ich früher nachgewiesen habe (Vorderhirn der Fische, Anat. Anz., 1893), näher an die Selachier anschliesst, als man zuvor glaubte. Auch die schwache Verdickung der Lamina infraneuroporica und das Fehlen der Plexus hemisphaerium bei *Acipenser* erinnert an *Ceratodus* und setzt beide Formen in einen gewissen Gegensatz zu den in diesem Charakter höher specialisirten Selachiern. Die Beschaffenheit der Decke des 3. Ventrikels von *Acipenser* bildet, wie oben gezeigt, ein gewisses Uebergangsstadium zwischen dem entsprechenden Gebilde der Selachier und dem von *Ceratodus*.

Trotz der weitgehenden Specialisirung der Lateralzonen, welche dem Hirn von *Acipenser* ein im Ganzen nicht primitives Gepräge aufdrückt, würde daher doch diese Gattung, und wohl überhaupt die Chondrostei, in einer Reihe von Merkmalen nicht nur Vorstufen der bei *Ceratodus* beobachteten Zustände aufweisen, sondern niedere Zustände bewahrt haben, theils gemeinschaftlich mit solchen bei primitiven Selachiern, theils mit solchen, die noch primitiver sind als die der Selachier. Ebenso wenig aber, wie wir alle vielfach modificirt auf uns gekommenen alten Fischtypen im Gesamtbestande ihrer Organe als primitiv taxiren dürfen, indem sich bei ihnen theilweise Urzustände mit Zeichen hoher Anpassung verbinden, ebensowenig dürfen wir auch das Gehirn jedes einzelnen derselben so abschätzen wollen. Dass hierbei den für die centralen Functionen bedeutungslosen, bisher meist unbeachteten Epithelien die hohe Bedeutung zukommt, die ich aus einer Uebersicht über die vergleichende Anatomie des Hirns darzulegen begonnen habe (Bauplan des Wirbelthiergehirns, 1894), dürfte aus diesem speciellen Falle aufs handgreiflichste klar geworden sein. Die dort von mir vertretene Ansicht, dass nämlich den primitiven Geweben und Organen des Gehirns und nicht den funktionell bedeutungsvollen für die Phylogenie die grösste Bedeutung zukommt, ist übrigens weiter nichts als eine Consequenz des Entwicklungsgedankens. Auf dem Gebiete der Neurologie setzt sich zwar ihr stets noch jener dumpfe Widerstand entgegen, der seinen psychologischen Grund in den

medizinisch-physiologisch bedingten Zwecken dieser Disciplin hat. Eine natürliche Geschichte auch des Centralnervensystems aber ist nur möglich, wenn wir die Anpassungserscheinungen auf gemeinsame äussere Factoren, mechanische Wirkungen in der Entwicklung der im Kopf coexistirenden Organe, Ansprüche der Circulation, endlich functionelle Ansprüche der Peripherie an die Centren zurückführen und ausscheiden. Dann bleibt ein Rest von Eigenthümlichkeiten, die nach dem längst verschwundenen und umgewandelten Urtypus hinweisen und daher den Bauplan enthüllen. Mehr als jedes andere Organ aber bedarf das Hirn für die Beurtheilung seiner genetischen Bedeutung, dass wir es nur in den grössten Zusammenhängen mit der Naturgeschichte seines Trägers zu erfassen und zu verstehen suchen.

Verzeichniss der Abbildungen.

(Die Textabbildungen 1, 2, 3, 4, 10, 11, 12, 13, 20—35 sind von Prof. RUDOLF BURCKHARDT, die Textabbildungen 5, 6, 7, 8, 9, 14 bis 19 sowie Fig. 1—6 auf Tafel XLII von Dr. ROBERT BING gezeichnet.)

Textfig.		Seite
1.	Horizontalsitus des Gehirns von <i>Ceratodus</i> ; nat. Grösse	8 [518]
2.	Sagittalsitus des Gehirns von <i>Ceratodus</i> ; nat. Grösse	13 [523]
3.	Decke des 3. Ventrikels von <i>Ceratodus</i> . A. Laterale Ansicht mit dem linken Theil der Lingula interolfactoria und dem rechten des Zirbelpolsters. B. Ventrale Ansicht des Zirbelpolsters; 6-fach vergr.	22 [532]
4.	Rechte Unterseite der Medulla oblongata mit Nervenausstritten; 4-fach vergr.	24 [534]
5.	Arterien des Gehirns von links; 2-fach vergr.	25 [535]
6.	Lateraler Sagittalschnitt durch das Kleinhirn (Dorsolateralzone); 135-fach vergr.	28 [538]
7.	Sagittaler Medianschnitt des Mittelhirndaches; 135-fach vergr.	29 [539]
8.	Sagittalschnitt durch die ventrale Wand der Vorderhirnblase; 100-fach vergr.	30 [540]
9.	Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius; 8-fach vergr.	31 [541]
10.	Medianschnitt des erwachsenen Gehirns; 5-fach vergr.	34 [544]
11.	Medianschnitt des Hirns auf Stadium 36; 50-fach vergr.	35 [545]
12.	Medianschnitt des Hirns auf Stadium 48; 50-fach vergr.	38 [548]
13.	Laterale Ansicht des Gehirns auf Stadium 48; 15-fach vergr.	39 [549]
14.	Lateraler Sagittalschnitt des Gehirns auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
15.	Querschnitt durch das Vorderhirn auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
16.	Querschnitt durch die Epiphysengegend auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
17.	Querschnitt durch die Hypophysengegend auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
18.	Querschnitt durch das Mittelhirn auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
19.	Querschnitt durch das Kleinhirn auf Stadium 48; 50-fach vergr.	40 [550]
20.	Horizontalsitus des Gehirns eines <i>Protopterus annectens</i> von ca. 45 cm; die Sacci endolymphatici nur auf der rechten Seite abgebildet; 2-fach vergr.	46 [556]
21.	Schematische Uebersicht der Bezeichnungen für die verschiedenen Theile der Decke des 3. Ventrikels	49 [559]
22.	Modell der Decke des 3. Ventrikels von <i>Protopterus annectens</i> ; 8-fach vergr.	49 [559]
23.	Cerebellum von <i>Protopterus annectens</i> , lateraler Sagittalschnitt; 100-fach vergr.	53 [563]
24.	Querschnitt aus dem vorderen Theile des Rückenmarkes von <i>Ceratodus</i> und <i>Protopterus</i> ; 36-fach vergr.	54 [564]
25.	Rautendecke eines <i>Polypterus bichir</i> von 62 cm, Ventralansicht; 4-fach vergr.	59 [569]
26.	Gehirn eines <i>Polypterus senegalensis</i> von 28 cm, von der linken Seite; 4-fach vergr.	60 [570]
27.	Medianschnitt des Gehirns von <i>Polypterus palmas</i> ; 10-fach vergr.	61 [571]
28.	Decke des 3. Ventrikels eines <i>Polypterus bichir</i> , Ventralansicht; 8-fach vergr.	61 [571]
29.	Horizontalsitus des Gehirns eines <i>Polypterus palmas</i> von 16,5 cm; 3-fach vergr.	62 [572]
30.	Horizontalsitus des Gehirns eines <i>Polypterus bichir</i> von 62 cm; 2-fach vergr.	62 [572]
31.	Gehirn eines <i>Polypterus bichir</i> von 62 cm, von der linken Seite gesehen; 2-fach vergr.	62 [572]
32.	Decke des 3. Ventrikels von <i>Acipenser sturio</i> , Ventralansicht	66 [576]
33.	Horizontalsitus des Gehirns eines <i>Scymnus lichia</i> von 85 cm; 1½-fach vergr.	68 [578]
34.	Medianschnitt des Gehirns von <i>Scymnus lichia</i> ; 2-fach vergr.	69 [579]
35.	Decke des 3. Ventrikels von <i>Scymnus lichia</i> , Ventralansicht; die linke Hälfte etwas dorsalwärts gebogen, um das Faltensystem der Flexus hemisphaerium zu zeigen; 3-fach vergr.	69 [579]
36.	Sagittalschnitt der vorderen Kopfgegend von <i>Callorhynchus antarcticus</i> , Embryo von 8,5 cm; 20-fach vergr.	70 [580]

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkungen	513
Erster Theil: Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gehirns von <i>Ceratodus forsteri</i> von Dr. ROB. BING	
I. Einleitung	513—517
II. Die Beziehungen des Gehirns zu den umgebenden Theilen	517—524
A. Horizontalsitus	518—521
B. Ausbildung der Sinnesorgane	521—522
C. Sagittalsitus	523—524
III. Morphologie	525—537
A. Aeusserer Aspect des Gehirns	525—530
a) Nachhirn	525—526
b) Hinterhirn	526
c) Mittelhirn	526
d) Zwischenhirn	526—527
e) Vorderhirn und Rhinencephalon	527—530
B. Die Gehirnhöhlen	530—533
a) Der 4. Ventrikel	530
b) Hinterhirn- und Mittelhirnhöhle	531
c) Zwischenhirn- und Vorderhirnhöhle. Verhältnisse der Plexus chorioidei	531—533
C. Die Ursprungsverhältnisse der Gehirnnerven	533—535
D. Die Arterien des Gehirns	535—537
IV. Histologisches	537—545
A. Cerebellum	537—538
B. Mittelhirn	538—539
C. Vorderhirn	539—540
D. Rhinencephalon	540—541
E. Faserbahnen und Nervenursprünge	541—543
F. Medianschnitt des Erwachsenen	543—545
V. Die Entwicklung des <i>Ceratodus</i> -Gehirns	545—551

Zweiter Theil: Vergleichung des Hirns von *Ceratodus* mit dem der übrigen

Fische von Prof. RUD. BURCKHARDT	552—582
I. Einleitung	552—553
II. Ansichten der bisherigen Bearbeiter des <i>Ceratodus</i> -Gehirns über dessen systematische Bedeutung	553—556
III. <i>Ceratodus</i> und <i>Protopterus</i>	556—567
A. Beziehungen zwischen dem Hirn und dem übrigen Kopf	556—558
B. Beziehungen der Theile des Hirns unter sich	558—564
a) Vorderhirn	558—562
b) Mittelhirn	562
c) Hinterhirn	562—564
d) Nachhirn	564
C. Schlussfolgerungen für die Beziehungen des Gehirns von <i>Ceratodus</i> zu dem von <i>Protopterus</i>	564—567
IV. <i>Ceratodus</i> und die übrigen Fische	567—582
A. Allgemeines zur Methodik der Vergleichung des Hirns innerhalb der Fische	567—568
B. Specielle Vergleichung	569—582
a) Hirn von <i>Polypterus</i>	569—573
b) <i>Ceratodus</i> und <i>Polypterus</i>	573—575
c) Hirn von <i>Acipenser</i>	575—576
d) <i>Ceratodus</i> und <i>Acipenser</i>	576—577
e) Hirn von <i>Scymnus</i>	577—580
f) Das Hirn von <i>Ceratodus</i> im Vergleich mit den primitiven Eigenschaften im Hirn der Fische	580—582

Tafel XLII.

Tafel XLII.

Gehirn eines erwachsenen Exemplares von *Ceratodus*; 10-fach vergr.

Fig. 1. Lateraler Sagittalschnitt.

- „ 2. Querschnitt durch die Vorderhirnhemisphären.
 - „ 3. Querschnitt durch den postvelaren Plexusabschnitt und die caudalen Basalpartien des Vorderhirns.
 - „ 4. Querschnitt durch die Mittelhirngegend.
 - „ 5. Querschnitt durch das Cerebellum.
 - „ 6. Querschnitt durch das Rautenhirn.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4_1](#)

Autor(en)/Author(s): Bing Robert, Burckhardt Rudolf

Artikel/Article: [Das Centralnervensystem von Ceratodus forsteri. 511-584](#)