Die phyletische Stellung der Grosshirnrinde der Insektivoren.

Von

B. Haller.

Hierzu Tafel 26 und 5 Figuren im Text.

Wie ich bereits in meiner Abhandlung über die Phylogenese der Großhirnrinde (4) betont habe, läßt sich die jedesmalige Differenzierungsstufe einer Großhirnrinde nach dem Grade der Entfaltung des Balkensystems beziehentlich dessen dorsalen Schenkels voraussagen. Danach stände dieser Differenzierungsgrad der Insektivoren zwischen jenem der Mikro- und Makrochiropteren, da erstere einen niedrigeren, letztere einen höheren Entfaltungsgrad des dorsalen Balkenschenkels aufweisen als die Insektivoren. Es ist bei ihnen jener Anteil der Corona radiata, welcher sich in der Commissura anterior kreuzt, schon bedeutend geringer als bei den Mikrochiropteren, doch beträchtlicher als bei den Makrochiropteren (3, 5, 6).

Wie ich dann nachgewiesen habe, tritt mit der höheren Differenzierung im Balken eine höhere im Pallium insofern ein, als auch das Cingularsystem, das bei den Mikrochiropteren noch einschichtig war, in ein oberes und ein unteres System sich spaltet, wobei jenes nur rein dorsopallialer, dieses aber ausschließlich ammonaler Herkunft ist. Im Pallium selbst grenzt sich bei Erinaceus ein Stirnpol schon äußerlich ab, und während dann hauptsächlich dessen Kreuzungsfasern den oberen Schenkel des Balkens bilden, geraten jene aus dem hinteren dorsalen Mantelteil in der Commissura anterior zur Kreuzung. „Es sammeln sich die Fasern aus dem ganzen Pallium zur Corona radiata, wobei sie dem occipito-temporalen Mantelteil zu mit den Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus vermischt sind. Es bildet dann der Bogen, den die Corona lateralwärts darstellt, eine knieförmige Beuge. Es ist dies nämlich der Markstein,

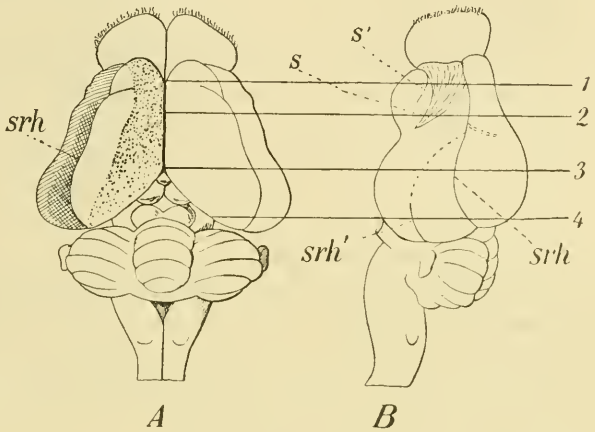
bis wohin die Coronalfasern aus dem occipito-temporalen Mantelteil reichen und an dem die Coronalfaserung des Stirnpols oder Stirnlappens endet. Die Stabkranzfasern nur, welche sich hinter dieser Linie (der Grenzmarke zwischen Stirnpol und hinterem Pallium) sammeln, kommen alle in der Commissura anterior zur Kreuzung, die im Stirnpol aber gehören, mit Ausnahme der ventralsten, der oberen Lamelle des Balkens an. Damit ist aber ein wichtiger Punkt für die Großhirnentfaltung gegeben" (3, p. 147). Und hieran möchte ich in vorliegender Arbeit anknüpfen.

Um noch einmal kurz die bereits gut bekannten Verhältnisse an der Manteloberfläche ins Gedächtnis wachzurufen, möchte ich in Uebereinstimmung mit Flatau und Jacobsohn erwähnen, daß der sonst ganz lissencephale Großhirnmantel von Erinaceus (Textfig. 1) nur die Fissura rhinalis lateralis aufweist *(srh)*, die, sehr hoch oben gelegen —, viel höher als bei Chiropteren und auch höher wie bei Talpa, so hoch wie bei Crocidura und Mikrogale nach Leche (7), doch nicht so hoch wie bei Centetes nach demselben Autor — von vorn hinter dem Bulbus olfactorius beginnend, bis zum hintersten Rande des Mantels reicht und so diesen in eine innere obere und eine untere seitliche Hälfte teilt. Von der oberen Mantelhälfte wird dann vorn durch die bekannte, nicht ganz bis zur Sagittalspalte reichende Querfurche der Stirnpol abgegrenzt. Es ist hier somit der Gyrus pyriformis (schraffiert) ungemein umfangreich.

Bezüglich der Architektonik der Großhirnrinde konnte ich bei den Mikrochiropteren feststellen, „daß die Aufnahme der dorsalen Mantelfasern in die vorherige Ammonalcommissur oder die beginnende Balkenbildung mit der beginnenden Differenzierung in der Rinde des Stirnpols beginnt". „Der ganze dorsale Mantel mit alleiniger Ausnahme des medianen Teiles vom Occipitallappen zeigt das Gemeinsame, daß die Ganglienzellen unter der Plexiformschicht eine sehr dichte äußere Lage bilden, welche den ganzen Mantel umsäumt und dann vom Gyrus pyriformis in dessen dichte äußere Zellschicht übergeht. Unter ihr liegt dann die viel breitere innere Zelllage. Diese Struktur, nach der die Rinde aus drei Zellschichten besteht, nämlich außer den Plexiformen aus der schmalen verdichteten und der dicken, weniger dichten Zellschicht, worauf die weiße Substanz oder die Corona radiata folgt, ist für die Säugetiere als Urarchitektonik zu bezeichnen." Dieser unter anderen bei den Mikrochiropteren sich findende Zustand ist bei den Insektivoren etwas überwunden, obgleich auch

bei ihnen die Abgrenzung im Stirngebiet, in ein inneres und äußeres Längsfeld des dorsalen Mantelteiles noch beibehalten ward.

Ein Querschnitt durch den Stirnpol (Fig. 1) zeigt die Abgrenzung des Mantels in eine dorsale und eine ventrale Hälfte durch den Sulcus rhinalis lateralis *(srh)*, wobei medianwärts die Grenze mit jener zwischen dem primären Gyrus fornicatus *(gf)* und dem Ganglion areae olfactoriae oder dem Tuberculum olfactorium *(g.as)* gegeben ist.



Textfig. 1. Erinaceus europaeus. A Gehirn von oben, B von der linken Seite. *srh* Fissura rhinalis lateralis, *1—4* die Schnittrichtungen auf den 4 Figuren auf Taf. 26, das obere Feld der Pyriformrinde doppelt schraffiert, das untere einfach.

Es zerfällt dann der dorsale Mantel nach der Beschaffenheit seiner Rinde in zwei äußerlich nicht begrenzte Teile: den primären Gyrus fornicatus *(gf)* und ein dorsales Gebiet. Aber schon in letzterem zeigt sich eine weitere, eben erst beginnende Entfaltung, wodurch seine mediale Hälfte von der lateralen jetzt schon sich etwas abhebt. Die Grenze beider würde durch eine muldenförmige Einbuchtung der ersten Zellschicht gegeben sein *(d)*. Diese Differenzierung wird dann hinter dem Stirnpol eine schärfere, wodurch die ganze Dorsalrinde (Fig. 1—4) in einen primären Gyrus fornicatus, ein inneres *(ilf)* und ein äußeres Längsfeld *(alf)* geteilt wird. Doch ist die Grenze zwischen ihnen nirgends äußerlich gegeben, sondern wie im Frontalpol besteht sie nur innerlich.

Die auf die Plexiformschicht folgende erste Zellschicht (Fig. 1 *2a*) ist um die ganze dorsale Rinde gleichmäßig, gleichwie

bei niederen Formen, unter anderen bei den Mikrochiropteren, und zeichnet sich den übrigen Zelllagen gegenüber nicht nur durch die dichte Aneinanderlagerung der Zellen, sondern auch durch die intensivere Färbung der Zellen aus, gleichwie auch bei höheren Formen an vielen Stellen der Großhirnrinde.

So geht diese Zelllage, nachdem sie den Sulcus rhinalis passiert, in dichtere gleiche Lagen der Pyriformisrinde *(g'')* über und so hört sie ventralwärts mit dem Gyrus fornicatus *(gf)* auf, überall den gleichen Bau zeigend, und ich möchte gleich hinzufügen, so verhält sie sich in der gesamten Dorsalrinde. Dadurch zeigt diese in ihrem Verhalten den ursprünglichen Zustand, wie wir ihn bei den Mikrochiropteren kennen gelernt haben. Die höhere Differenzierung in ihr ist somit ein weiterer, jüngerer phyletischer Zustand, der erst bei den Nagern, soviel wir heute wissen, höher entfaltet, und erst mit der weit höheren Entfaltung bei den Carnivoren vollständiger wird.

Die erste Zellschicht (Textfig. 2 *2a*) besteht aus kleinen Zellen, wobei die kleinsten auch bei den Insektivoren die äußersten sind, im allgemeinen wenigstens. Sie sind alle zumeist Pyramidenzellen, doch finden sich auch sternförmige unter ihnen und rücken aus dieser Zelllage einzelne Zellen in die Plexiformschicht hinein, doch gibt es dort auch horizontal orientierte.

Einzelne Zellen dieser Zellschicht färben sich mit Methylenblau wohl intensiver als die anderen, allein dieses Verhalten ist nicht an die Zellform geknüpft und ist kein solches, daß es besonders auffallen würde. Ganz blaß färbt sich indessen keine Zelle in der Zellschicht. Die Zellkerne sind, wie in allen Zellen der Großhirnrinde niederer Säugerformen — worauf ich schon früher hingewiesen habe — auffallend groß, der Zellleib aber im Verhältnis schon zu den Carnivoren klein. Wie überall, so läßt sich selbst der Kern der kleinsten Ganglienzellen von solchen der Neurogliazellen dadurch unterscheiden, daß denen gegenüber stets ein großes Kernkörperchen sich in ihnen befindet.

Nie sind die Zellen dieser Zelllage in senkrechte oder vertikale Reihen angeordnet, sondern liegen ohne jede Ordnung durcheinander, die eine Form vermischt mit der anderen.

Können wir somit bezüglich dieser Zellschicht keinen Unterschied in den einzelnen Rindenteilen des dorsalen Mantels feststellen, so stellt sich dieser im Gegensatz zu den Mikrochiropteren in der Architektonik der auf sie folgenden Zelllage auch im Stirnpol ein.

Die zweite Zelllage *(2 b)* besteht zumeist aus größeren — ganz große, sogen. Riesenzellen der höheren Formen, von den Carnivoren an, fehlen bei den Insektivoren noch, wie sie in jener Mächtigkeit auch noch bei Nagern nicht auftreten — Pyramidenzellen. Allein es kommen unter ihnen auch kleinere Zellen und kleinere und größere Sternzellen vor. Sie färben sich alle nur blaß mit Methylenblau, und Färbungstöne habe ich eigentlich nie wahrgenommen [1]).

Die Anordnung der Zellen in der zweiten Zellschicht ist an der gesamten medianen Kante, an der Fissura mediana, am dorsalen Pallium höchst bezeichnend, wie es schon bei den Chiropteren ist. Die Zellen ordnen sich dort nämlich in senkrechte Längsreihen an (Fig. 1—3) und eine Störung dieser Anordnung findet sich nur im occipitalen Pallium (Fig. 4), indessen zum Schlusse sie sich wieder einstellt.

Ueberall im ganzen dorsalen Pallium bestehen diese Reihen (Textfig. 2 A *2 b'*) aus mehr oder weniger ausgesprochenen Pyramidenzellen, wobei kleinere Zellen oder Sternzellen nur ausnahmsweise in den Reihen liegen. Es schließen sich dann diese Zellen mehr oder weniger an die erste Zelllage *(2 a)* an. Diese Anordnung beschränkt sich im Stirnpol und etwas auch dahinter mehr oder weniger nur auf die Kante (Fig. 1, 2), in der ganzen Balkengegend sowie etwas dahinter noch (Fig. 3) erstreckt sie sich aber auch auf das ganze innere Längsfeld *(ilf)*, wodurch diese damit schon dem primären Gyrus fornicatus sowie dem äußeren Längs-

---

1) Ich möchte hier gleich, um Störungen bei der weiteren Beschreibung zu vermeiden, erwähnen, daß Ganser (2) bei Talpa die den Stirnpol nach hinten begrenzende Querfurche nicht erwähnt, obgleich diese gleichwie bei Erinaceus auch dort sich vorfindet. Bezüglich der Rindenschichten berichtet er nur nebenbei. Er unterscheidet mit der Plexiformschicht im ganzen 5 Rindenschichten. Seine zweite Schicht, die der „mittleren Pyramiden", entspricht unserer ersten Zellschicht. Unsere zweite Zellschicht zerlegt er in jene der großen und der kleinen Pyramiden, worauf unsere dritte Zellschicht folgt, Gansers Schicht der spindelförmigen Zellen. Die parallel zur Hirnoberfläche gerichtete Stellung dieser stellt er fest, sonst aber berichtet er von unserer dritten Schicht bloß, daß sie sehr dünn sei.

Da Ganser über diese Zustände keine Abbildung gibt, so ist es schon wegen den allgemein gehaltenen Angaben schwer festzustellen, worauf seine Trennung unserer zweiten Zellschicht beruht, dies besteht ja in den beiden Längsfeldern und auch sonst noch tatsächlich.

feld gegenüber begrenzt erscheint. Allein da der Uebergang an beiden Seiten ein allmählicher ist bezüglich dieser Anordnung, so sind die Grenzen nicht scharf.

Dazu kommt nun noch, daß die untere Lage der zweiten Zellschicht sich von der oberen architektonisch differenziert — ein Fortschritt den Mikrochiropteren gegenüber — allein im inneren Längsfelde auch in dieser Lage die senkrechte reihenweise Anordnung sich mehr oder weniger gut erhält (Textfig. 2 A *2b''*), demgegenüber in dem äußeren Längsfelde (B *2b''*) die reihenweise Anordnung an der Grenze sich zwar noch zeigt, allein weiter seitwärts völlig aufgehoben wird (Fig. 1, 2, 3 *alf*). Durch diese aufgeführten Zustände findet aber eine Abgrenzung des inneren Längsfeldes dem äußeren gegenüber statt.

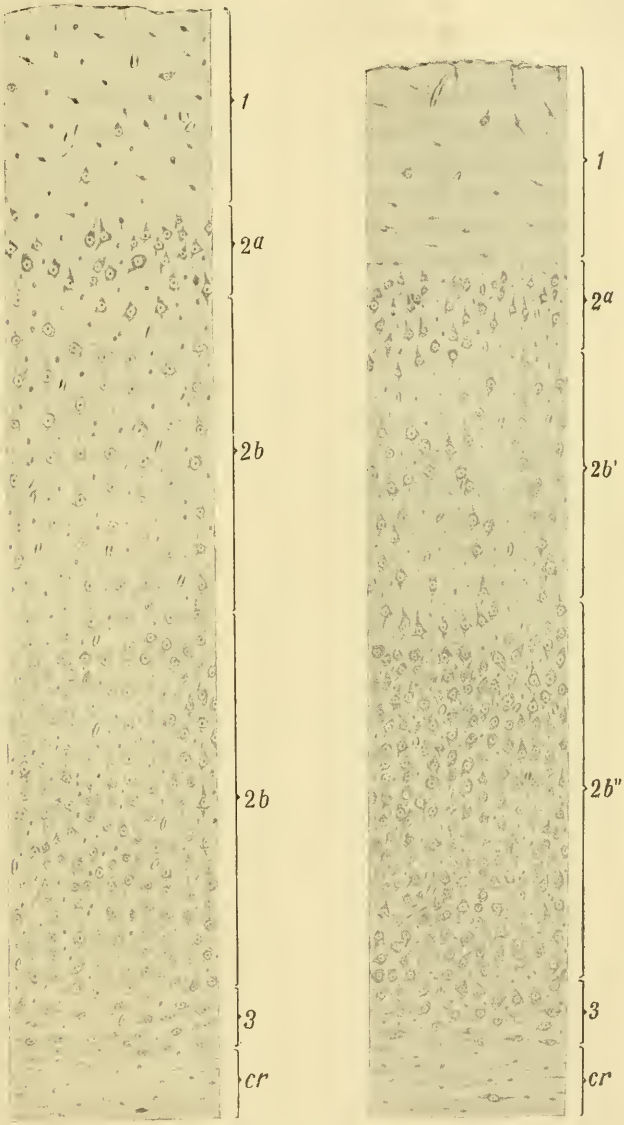
Anders im primären Gyrus fornicatus. Hier setzt sich die untere Lage der zweiten Zellschicht als solche in den Gyrus vorn nur wenig (Fig. 1, 2), im Fornicalgebiet aber vollständig fort (Fig. 3).

Die zweite Lage der zweiten Zellschicht zeigt die Zellen dichter angeordnet (Textfig. 2) und sind da nicht nur Pyramidenzellen von verschiedener Größe, sondern auch größere und sehr kleine Sternzellen vorhanden. Auf diese Zelllage folgt die dritte Zellschicht. Wie schon Ganser bei dem Maulwurf wußte, sind die mehr oder weniger spindelförmigen Zellen dieser Schicht in horizontale, zueinander parallele Schichten angeordnet (Textfig. 2, *3*), allein diese Anordnung findet sich im Stirnpol nicht. Hier ist im inneren Längsfeld die dritte Zellschicht sehr ansehnlich dick (Fig. 1, *3*) und ihre Zellen liegen ohne Ordnung durcheinander, wobei auch viele Sternzellen sich dort vorfinden.

Und noch ein Moment ist es, worauf ich bezüglich der Stirnpoles hinweisen möchte. Zwischen dieser Zellschicht und der unteren Zelllage der zweiten Zellschicht findet sich noch eine etwas zellenärmere Lage (Fig. 1), wodurch der Stirnpol sich vom übrigen Mantel wohl unterscheidet. Es wird schwer zu sagen sein, aus welcher Schicht sich diese Lage herausbildete. Es fehlt dann diese Lage im äußeren Längsfelde des Stirnpols, dort bildet vielmehr die dritte Schicht eine einheitliche Lage, die direkt an die gleichfalls einheitliche Zelllage der zweiten Zellschicht angrenzt. Und damit möchte ich auf diese Zellschicht wieder zurückkommen.

Im äußeren Längsfelde, und dies gilt bezüglich der zweiten Zellschicht im allgemeinen, sind in der zumeist, doch durchaus nicht ausschließlich aus Pyramidenzellen gebildeten, im Stirnpol ungemein

dichten Zellschicht diese Zellen nicht in Reihen angeordnet, sondern ohne jede wahrnehmbare Anordnung. Vielfach finden sich



Textfig. 2. Erinaceus. Stücke aus Querschnitten der dorsalen Mantelrinde von Querschnitt Fig. 2. A aus dem inneren, B aus dem äußeren Längsfeld. *1* Plexiformschicht, *2a* erste Zellschicht, *2b'* obere, *2b''* untere Lage der zweiten Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

inselförmige zellenarme Stellen in der Schicht vor (Textfig. 2 B *2b'*). Im Stirnpol kommt es nicht zu einer Entfaltung einer unteren Lage, dies zeigt sich vielmehr erst weiter hinten *(2b'')*, wobei aber auch dort inmitten des Feldes diese Lage in die obere aufgeht (Fig. 2, 3).

Nur im Balkengebiet und ein klein wenig dahinter (Fig. 3) zeigt sich nach der äußeren Grenze, also der Rhinalfurche zu, diese innere Lage der zweiten Schicht wieder verdichtet und geht dann in dieser Weise in die Rinnenrinde über.

Die dritte Zellschicht ist im Stirnpol auch in dem Außenfelde nicht in Reihen angeordnet, doch ansehnlich und geht ohne Unterbrechung in jene der Rinnenrinde über.

Anders verhält sich die dritte Zellschicht im hinter dem Stirnpol gelegenen Dorsalmantel, und das hier zu Sagende gilt für dies ganze Gebiet. Hier sind die Zellen der dritten Lage parallel übereinander gelegen geschichtet. Etwas abnehmend an Dicke, biegt die Schicht in den primären Gyrus fornicatus und ähnlich erreicht sie das äußere Längsfeld, von dort in die gleiche Lage der Rhinalrinde sich fortsetzend.

Fassen wir nun das zusammen, was über das dorsale Pallium hier ermittelt wurde, so ergibt sich für Erinaceus folgendes. Für die Mikrochiropteren gelang mir bereits der Nachweis dafür, daß „die beginnende Balkenbildung mit der beginnenden Differenzierung in der Rinde des Stirnpoles begann". Allein darüber hinaus ging es bei jenen Formen noch nicht, denn eine architektonische Differenzierung der Rinde zeigt sich bloß in der Veränderung in der zweiten Zellschicht des Stirnpoles und inneren Feldgebietes, der gegenüber das äußere Feldgebiet auf einer ursprünglicheren Stufe verharrt. Trotzdem also der Stirnpol der Mikrochiropteren auch äußerlich sich abzugrenzen beginnt, gelangt er bei ihnen zu keiner höheren Entfaltung, die bei den Insektivoren aber einsetzt. Dabei zeigt es sich auch bei dem Igel, daß das innere Längsfeld in der Differenzierung im Stirnpol vorangeht, denn zu diesem Gebiet zählen wir doch auch die mediane Mantelseite der primären Balkenwulst. Es besteht diese, wie wir sahen, in der Differenzierung in den unteren Zelllagen.

Jenes große dorsale Mantelgebiet, das hinter dem Stirnpol beginnt, zeigt gleichfalls eine höhere Entfaltung bei den Insektivoren den Mikrochiropteren gegenüber. Dabei ist die Differenzierung nach dem gleichen Plane durchgeführt wie im Stirnpol. Vor allem ist die Abgrenzung in ein äußeres Längsfeld überall gut durch-

geführt, wenngleich im occipitalen Mantelteil weniger gut (Fig. 4) als im mittleren Mantelteil (Fig. 2, 3), am besten kommt sie aber jedenfalls im Balkengebiet zur Geltung (Fig. 3). Dort, und eben im genetischen Zusammenhang mit der Balkenbildung, erweist sich auch der primäre Gyrus fornicatus schärfer entfaltet, was sich in einer Einsenkung der ersten Zellschicht zeigt *(v)*, entlang des ganzen Balkens. Da entsteht bei den Carnivoren in der Außenfläche der Rinde der Sulcus suprasplenialis. Hinten im Occipitallappen ist bereits bei dem Igel eine Furche vorhanden (Fig. 4 *v'*) welche, verglichen mit den Carnivoren, das hintere Ende des späteren Sulcus suprasplenialis vorstellt. Es zeigt sich dann diesbezüglich mehr Anschluß der Insektivoren an die Carnivoren als an die diesbezüglichen Zustände der Glires, die doch niederere sind als die der Carnivoren.

Diese ganze Differenzierung in ein äußeres und inneres Längsfeld besteht jedoch, um nochmals es hervorzuheben, nur innerlich in der Architektonik und eine äußere Abgrenzung beider Felder durch eine wenn auch nur erst beginnende Fissura lateralis, wie sie bei Pteropus auftritt (4, 5), wurde noch nicht erreicht. Wie aber bei Pteropus diese Fissur hinten im occipitalen Mantelteil nicht zur Entfaltung gelangt, so ist auch bei den Insektivoren dort die Differenzierung eine geringere. Wie wir schon gesehen haben, besteht der Unterschied zwischen dem inneren und dem äußeren Längsfeld in folgenden Punkten. In der oberen Lage der zweiten Zellschicht zeigt sich im inneren Längsfelde eine in senkrechte Reihen gestellte Anordnung (Fig. 2, 3 *itf*), welche Anordnung in dem äußeren Längsfelde *(alf)* allmählich aufgehoben wird. Ebenso zeigt sich dieses Verhalten in der anderen Lage der zweiten Zellschicht, welche Lage schließlich in dem äußeren Längsfelde diffuser wird, um der Rhinalrinde zu sich wieder zu verdichten. Alle diese Zustände gelangen im occipitalen Teil des dorsalen Mantels (Fig. 4) nicht mehr so scharf zur Geltung und zum Schluß ist der Unterschied des Gewebes zwischen beiden Gebieten bis auf die reihenweise Anordnung in der zweiten Zellschicht der medianen Hirnkante verschwunden.

Der dorsale Großhirnmantel geht unter der Rhinalfurche *(srh)* in jene Rindenhälfte über, deren Gesamtheit als Pyriformrinde bezeichnet wird. Der Uebergang der beiden Mantelhälften, der dorsalen in die ventrale, wird vermittelt durch die Rhinalfurchenrinde, welche bei Mikrochiropteren noch keine bestimmte Differenzierung aufweist gleich wie auch bei den Nagetieren, warum

diesbezüglich die Zustände dieser mehr an die der Mikrochiropteren, jene der Insektivoren aber eher an Carnivoren erinnern.

Es besteht die Differenzierung jener Rinde des Igels abermals nicht in Veränderungen in der ersten Zelllage der Rinde, welche sich genau so verhält wie jene in der dorsalen Mantelhälfte, als vielmehr in dem Verhalten der unteren Zelllagen. Die obere Zelllage der zweiten Zellschicht ist zwar bezüglich der Höhe stark vermindert, sonst aber nicht verändert. Was an ihr aber verloren geht, wird ersetzt durch eine massige Entfaltung der schon früher bestandenen Faserlage zwischen ihr und der unteren Zelllage der zweiten Schicht *(cl)*. Letztere Zelllage, von ansehnlicher Mächtigkeit, verschmilzt stellenweise sogar mit der dritten Zellschicht, um sich dann aber mit Beginn des ventralen Mantelteiles von ihr wieder zu trennen und nach oben in diese Rinde einzubiegen. Diese ganze Formation, so wie ich sie eben darstellte, findet sich indessen weder im Stirnpol (Fig. 1), noch im occipitalen Mantelteil (Fig. 4), beschränkt sich vielmehr nur auf das Balkengebiet (zwischen *2* und *3* auf Textfig. 1) und ist somit mit dem als Inselgebiet von mir bezeichneten (3, 4) bei anderen, hauptsächlich carnivoren Formen homolog. Ein Vergleich mit Querschnitten vom Mardergehirn (4, Fig. 47; 3, Textfigg. 12, 19, 20) läßt es erkennen, daß wir es in jener mächtigen Markfaserlage beim Igel (Fig. 2, 3 *cl*) mit der Capsula lateralis, in der darunter liegenden Zelllage aber mit dem Claustrum *(cla)* zu tun haben, und daß die darauffolgende Marklage die Capsula externa *(ce)* ist, worauf der Linsenkern *(lk)* folgt.

Also bezüglich eines Inselgebietes wäre der Anschluß des Insektivorengehirns enger an niedere Carnivoren als an das niederere Großhirn der Nager.

Die Rinde des ventralen Mantels oder die sog. Pyriformrinde, da sie ja den Lobus pyriformis darstellt, ist auch bei den Insektivoren kein architektonisch einheitliches Gebiet, sondern gliedert sich in zwei Längsgebiete, von denen das dorsale wieder in zwei Längsfelder zerfällt. Dieses Verhalten habe ich bisher ebensowenig betont in meinen früheren Arbeiten, wie es auch andere unterließen. Was mich betrifft, so lag der einzige Grund darin, daß ich ausgedehntere Untersuchungen dafür für wünschenswert erachtete.

Schon äußerlich zeigt sich eine sehr seichte Längsfurche am Tuberculum olfactorium (Textfig. 1 B *s*), welche zwischen der

Grenzfurche der lateralen Riechwurzel (Funiculus olfactorio-corticalis inferior) dem Tuberculum gegenüber zwischen diesem und jenem ein kleines schmales Gebiet abgrenzt (Fig. 1 zwischen *s* und *s'*). Damit werden hier am Stirnpol drei Rindengebiete abgegrenzt, die verschiedene Strukturen aufweisen. Das erste Gebiet erstreckt sich von der Rhinalfurche *(srh)* bis zur unteren Grenze der lateralen Riechwurzel *(s)*, das zweite liegt zwischen dieser und dem eigentlichen Tuberculum olfactorium (zwischen *s* und *s'*) und das dritte endlich ist das Tuberculum selbst *(gao)*. Jene von oben dritte Furche *(s')* hört noch vor dem Ende das Tuberculum olfactorium auf und damit schwindet auch das schmale Uebergangsfeld; das obere Feld (Fig. 2 $g' + g''$) grenzt dann direkt an das Tuberculum *(gao)*.

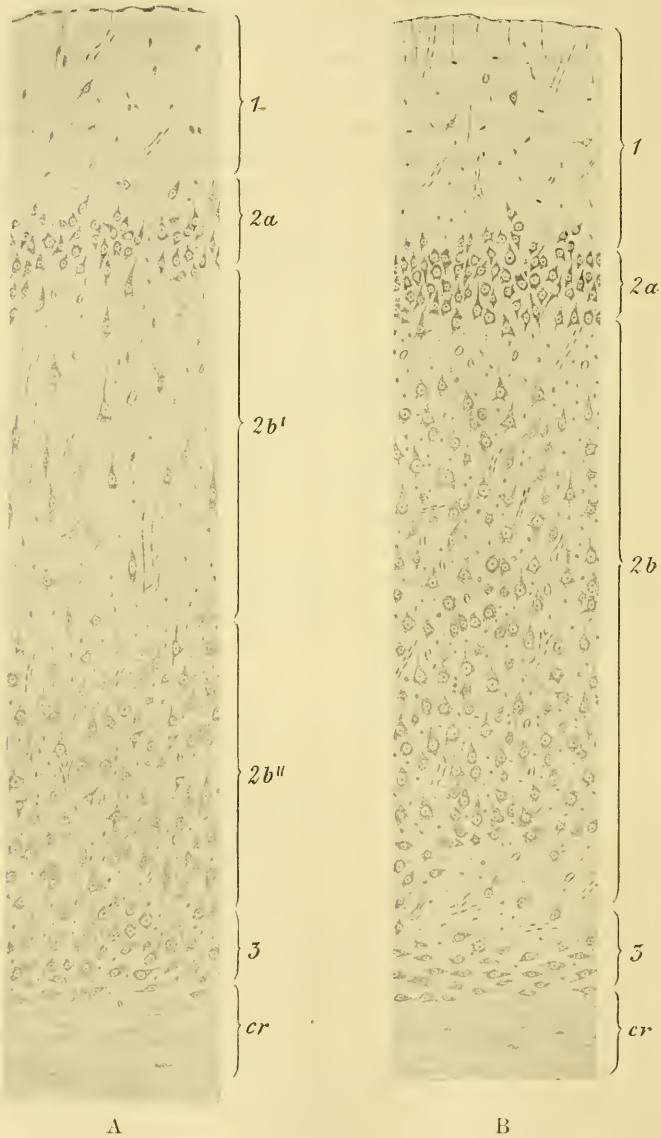
Mit dem Aufhören der lateralen Riechwurzel *(foci)*, die ja ein mächtiges Längsbündelsystem in der oberen Lage der Plexiformschicht der Rinde ist, und mit dem damit zusammenhängenden Aufhören der Grenzfurche wird indessen ein einheitliches Verhalten in dem „Gyrus pyriformis" durchaus nicht erreicht, vielmehr bleibt die architektonische Differenzierung in ein oberes Feld (Fig. 3 $g' + g''$) und ein unteres, gut erhalten und gelangt durch eine hinten am Occipitallappen sich findende geringe Furche (Fig. 4 und Textfig. 1 A *srh'*) auch äußerlich zum Ausdruck.

Wir wollen diese Felder als oberes und unteres Feld des Lobus pyriformis bezeichnen.

Das obere Feld zeichnet sich dem unteren gegenüber durch die auffallende Dichtigkeit der ersten Zellschicht nicht nur, sondern auch durch die starke Tingierbarkeit ihrer Zellen aus. Durch die dichte Stellung dieser Zellen ist diese Rinde auch der Rinnenrinde oder der Rinde des Inselgebietes und der Dorsalrinde gegenüber wohl gekennzeichnet. Die Oberfläche dieser Schicht ist im Stirnpol in viele ganz konstante Falten gelegt und mit der Schicht erstrecken sich diese auch auf das Zwischenfeld (Fig. 1). Diese Falten gleichen sich dann hinter dem Stirnpol allmählich (Fig. 2) völlig aus, so daß dann die Oberfläche eben ist (Fig. 3, 4).

Ist somit in dem gleichmäßigen histologischen Verhalten der ersten Zelllage eine Einheitlichkeit des oberen Feldes gesichert, so fehlt eine solche einer oberen Lage der zweiten Zellschicht. Diese Schicht ist im ganzen oberen Feld in zwei Lagen differenziert, welche Differenzierung jedoch im Stirnpol sich nicht zeigt (Fig. 1), dann aber allmählich im Balkengebiet zur vollen Entfaltung ge-

langt (Fig. 3), um dann im Occipitalgebiet wieder zu verschwinden (Fig. 4).



Textfig. 3. Erinaceus. Zwei Querschnittstücke aus dem Querschnitt auf Fig. 3. A aus dem dorsalen, B aus dem ventralen Teil des oberen Pyriformisfeldes. *1* Plexiformschicht, *2a* erste Zellschicht, *2b* obere, *2b'* untere Lage der zweiten Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

Im oberen kleineren Stück des oberen Feldes, also jenem, welches direkt an das Inselgebiet angrenzt (Fig. 1—4 *g''*), zeigt sich in der oberen Lage der zweiten Zellschicht ein eigenartiges Verhalten. Denn während die erste Zelllage, wie schon erwähnt, ihr dichtes Gefüge wahrt (Textfig. 3 A *2a*), stehen die zumeist sich intensiv tingierenden Pyramidenzellen der oberen Zelllage der zweiten Schicht weit auseinander *(2b')*. Zwischen ihnen liegen nur wenige kleine, zumeist sternförmige Zellen von blasser Färbung. Dabei gelangt eine bestimmte Anordnung, etwa eine reihenweise, nicht zum Ausdruck, wenngleich es stellenweise auch so scheinen möchte. So geht dann diese Zelllage allmählich in jene des unteren Nebenfeldes über.

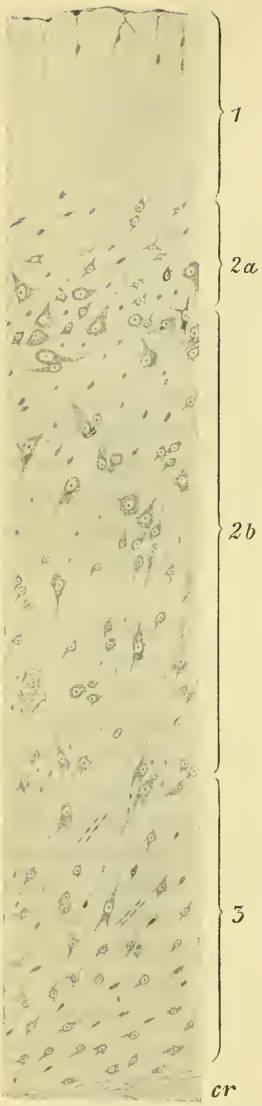
Die untere Zelllage der zweiten Zellschicht *(2b'')* besteht aus allen Zellformen der verschiedensten Zellgrößen. Größere Pyramidenzellen wechseln mit kleineren ab und zwischen ihnen liegen Sternzellen von verschiedener Größe. Auch sind manche von den Zellen durch intensivere Färbung von den anderen ausgezeichnet, ohne daß so intensiv gefärbte Elemente durch ihre größere Zahl den Charakter der Schicht beeinflussen würden.

Allmählich neigen sich die Längsachsen der untersten Zellen der Schicht, bis sie eine horizontale Lage erreichen und sich sodann der dritten Zellschicht *(3)* anschließen. Hierdurch ist eine Grenze zwischen den beiden Zelllagen stellenweise unkenntlich.

Im unteren Teil des oberen Feldes vom Lobus pyriformis zeigt sich in der ganzen zweiten Zellschicht eine gleichmäßige Anordnung der Zellen (Textfig. 2 B *2b*), so daß die ganze Schicht einheitlich erscheint und die verschiedensten Zellformen nebeneinander liegen. So berührt diese Schicht die dritte *(3)* Schicht, deren Zelllagen zugenommen haben. Es stellen sich dann stellenweise — wie auf der abgebildeten Stelle — zellenlose Lücken zwischen der zweiten und dritten Zellschicht ein und damit gewinnt in der Balkengegend die dritte Schicht an Mächtigkeit (Fig. 3), allein im occipitalen Mantelteil stellt sich abermals das frühere Verhalten ein (Fig. 4).

Es zeigt sich somit auch hierin das Bestreben, dem vorderen und hinteren Mantelteil gegenüber höhere Differenzierungen im Balkengebiet zu erreichen.

Schon durch das fast plötzliche Erlöschen, durch das Spärlichwerden der Zellen und Aufhören ihrer intensiveren Färbung, in der ersten Zellschicht im unteren Pyriformisfeld (Fig. 1—4), aber auch durch die Veränderung der Architektonik der unteren



Textfig. 4. Erinaceus. Ein Querschnittstück aus dem unteren Felde des Gyrus pyriformis. *1* Plexiformschicht, *2a* erste, *2b* zweite Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

Schichten sticht dieses Feld dem oberen gegenüber sehr ab. Während dann hinter dem Stirnpol diese beiden Veränderungen zusammenhalten, ist dies in dem Stirnpol insofern nicht der Fall, als in dem schon angeführten Zwischenfeld (Fig. 1 zwischen *s* und *s'*) die frühere erste verdichtete Zellschicht neben den veränderten unteren Schichten besteht.

Es zeigen sich hier sowohl (Fig. 1), wie eine Strecke hinter dem Stirnpol (Fig. 2) große — die größten im Pallium des Igels — Zellen in der zweiten Schicht (Textfig. 4 *2b*), die auch in die erste Zellschicht *(2a)* übergreifen. Es liegen diese Zellen zumeist mit anderen kleineren vergesellschaftet in auseinander gelegenen kleinen Gruppen, zwischen denen zellenarme bis zellenfreie Stellen sich finden. Diese großen Zellen sind zum Teil Pyramidenzellen, zum Teil Sternzellen, zum Teil sind es aber auch solche, die mehr Zwischenform sind. Sie färben sich alle nur blaß mit Methylenblau, und da auch die kleinen Zellen gegen diesen Farbstoff sich so verhalten, gibt es an dieser Stelle, wie denn überhaupt im unteren Feld des Gyrus pyriformis, keine tiefgefärbten Zellen. Ich hebe dies darum hier hervor, da bei den Nagern und Carnivoren, wie denn wohl auch bei anderen höheren Säugetieren, die tiefe Färbung mancher Zellen dieses Gebietes höchst charakteristisch ist, wie ich dies seinerzeit gezeigt habe (4).

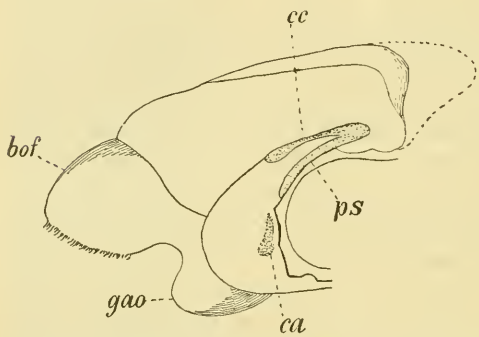
Auf die zweite Zellschicht folgt die dritte. In dieser findet sich eine schichtenweise parallele Anordnung der Zellen nicht und es besteht die ansehnliche dritte Schicht *(3)* aus kleineren Elementen der verschiedensten Form. Auch hier findet sich keine Neigung zu einer tieferen Tink-

tion mancher Elemente, sondern es sind alle Zellen nur blaß gefärbt.

Die großen Zellen der zweiten Zellschicht finden sich eigentlich nur im hinteren Teil des Tuberculum olfactorium und zu Beginn des Lobus pyriformis, damit hören sie denn auf, doch erstrecken sie sich an letzterer Stelle auf den ganzen Gyrus (Fig. 2). Ein histologischer Gegensatz besteht zwischen Tuberculum und diesem Teil des Gyrus eigentlich nicht und das Tuberculum ist somit nur eine durch äußere Zustände bedingte Auftreibung der vordersten Pyriformrinde, ihm darum eine spezielle Bedeutung zuzumessen, ist somit völlig verfehlt. In der zweiten Zellschicht kommen mehr medianwärts auch einzelne Gruppen kleinster Zellen vor (Fig. 1, 2), es sind dies die sog. Ganserschen Riechinseln.

Wenn wir den Gyrus pyriformis also seiner Rinde nach betrachten, so ergibt es sich, daß dieser schon bei den niederen Formen, wie Chiropteren und Insektivoren sind, kein einheitliches Gebilde ist, sondern seiner ganzen Länge nach in ein dorsales und ein ventrales Gebiet zerfällt, die sich durch ihre Architektonik gut voneinander unterscheiden. Dieses Verhalten zeigt sich dann auch bei den Nagern und den Carnivoren — bezüglich der Fledermäuse und dieser beiden letzten Gruppen möchte ich auf meine Arbeit über die Großhirnrinde verweisen (4) — bei welch letzteren das obere Gebiet schon eine weitere höhere histologische Differenzierung eingeht, die allerdings in geringerem Grade sich auch bei den Nagetieren eingestellt hat. Dem gegenüber wäre zu betonen, daß das untere Pyriformisgebiet nirgends histologische Fortschritte zeigt, vielmehr bei niederen wie höheren Formen histologisch gleich bleibt. Außerdem kommt es noch in Betracht, daß das obere Pyriformisfeld durch die Capsula lateralis mit der Dorsalrinde in inniger Beziehung steht und daß dieses obere Pyriformisfeld, dessen Architektonik ja ungemein mehr dem Typus der Dorsalrinde näher steht als dem des ventralen Pyriformisfeldes in der Occipitalgegend, große Fasermassen in den oberen Schenkel des Balkens entsendet und nicht in das Psalterium. Dies gilt auch für die ganze Temporalgegend. Vergleichen wir nun dieses Verhalten mit den Zuständen niederer Carnivoren, wie es eben die Musteliden sind, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß der Lappen hinter der Fossa Sylvii, also jener Lappen, welcher aus dem Gyrus postsylvius und dem Intercalargyrus besteht, sich phyletisch wohl aus dem Occipito-temporalteil des oberen Pyriformfeldes

niederer Formen, wie eben die Insektivoren sind, entfaltet hat, womit dann in Zusammenhang stände, daß der Sulcus rhinalis posterior, also jener hinter der Sylvischen Furche der höheren Formen mit jenen niederer, der Chiropteren und Insektivoren u. a. nicht identisch ist. Zu einem Beginn scheint es bei dem Igel schon gekommen zu sein. Ich verweise auf jene beginnende Furchenbildung beim Igel, die am hinteren Rande des primären Pyriformgyrus sich zeigt (Textfig. 1 und Fig. 4 *srh'*). Ich habe auf Textfig. 1 diese Furche nach vorn verlängert (unterbrochene Linie), bis sie den Sulcus rhinalis geführt. Hier denke ich mir nun die Sylvische Furche (unterbrochene Doppellinie) sich bilden in einem späteren phyletischen Stadium des Großhirnmantels als die Insektivoren, speziell der Igel, dies vorstellen. Dann würde die primäre Rhinalfurche nur bis zur Sylvischen Furche erhalten bleiben, ihre scheinbare Fortsetzung nach hinten, der spätere Sulcus rhinalis posterior der höheren Formen, also der Musteliden, würde aber eine Neubildung sein, die ein Stück Rinde vom primären Pyriformgyrus abtrennt und dem dorsalen Mantelteil anschließt. Dieser Vorgang erklärt ja auch gut die verschiedene architektonische Gliederung der oberen Pyriformrinde bei dem Igel, wenigstens bis zu einem bestimmten Grade.



Textfig. 5. Talpa. Sagittaler Längsschnitt durch das Großhirn. Mit unterbrochener Linie ist der Mantel von Erinaceus aufgezeichnet. *gao* Ganglion areae olfactoriae, *ca* Commissura anterior, *bof* Bulbus olfactorius, *ps* Psalterium, *cc* oberer Schenkel des Balkens.

Es würde dann mit der gebildeten Fossa Sylvii und der hinteren Rhinalfurche jenes hypothetische Stadium erreicht sein, welches ich auf Fig. 1 rechts in meiner Großhirnarbeit (4) abbildete. Dieses Stadium zeigt neben der Sylvischen Furche das Inselgebiet wohl umgrenzt und außer der Lateralfurche noch eine beginnende andere Furche unter jener.

Es gelangen aus dem hinteren oberen Felde des Pyriformgyrus des Igels viele Fasern in den oberen Schenkel des Balkens und ein guter Teil begibt sich auch in den Funiculus thalamo-

prosencephalicus. All das Mitgeteilte spricht somit dafür, daß das obere Feld im Gyrus pyriformis der niederen Formen, wie der Igel eben ist, wenigstens im occipito-temporalen Abschnitt nicht dem Riechgebiet zuzurechnen sei, sondern das plastische Material für spätere andere Bildungen abgibt.

Ich habe den medio-sagittalen Längsschnitt des Talpagehirns auf Textfig. 5 abgebildet und es gelangt damit ein solcher zum ersten Male zur Verwertung, da Ganser (2) den medio-sagittalen Längsschnitt unberücksichtigt ließ. Da erkennen wir denn, daß der Balken ähnlich dem von Erinaceus aus einem dorsalen kurzen *(cc)* und einem ventralen, noch immer etwas längeren Schenkel, dem Psalterium *(ps)* gebildet wird. Allein es zeigt sich da etwas, was bei Erinaceus sich nicht findet, nämlich eine starke Verschmälerung der Höhe in der Mitte des oberen Balkenschenkels. Aber auch die Commissura anterior zeigt trotz des großen Geruchsvermögens einen Zustand, der weder bei Erinaceus noch bei den Spitzmäusen sich vorfindet. Während nämlich in derselben *(ca)* der ventrale Abschnitt in ursprünglicher Mächtigkeit sich erhielt, ist der obere ein schmälerer Streifen und hat somit etwas von seiner Masse eingebüßt.

Dann habe ich auf diese Abbildung von einem gleichen Längsschnitt eines jugendlichen Erinaceusgehirns den hinteren Abschnitt des Großhirnmantels mit unterbrochener Linie eingetragen. Aus diesem Vergleich erhellt dann, daß dem Talpagehirn vom hinteren Großhirnmantel ein Stück des Erinaceusgehirns fehlt.

Ein Widerspruch scheint ja allerdings zu bestehen, denn von oben betrachtet (ich verweise auf Gansers Abbildung, 2, Fig. 1), decken die beiden Großhirnhemisphären medianwärts noch mehr zu als bei Erinaceus, nämlich auch die beiden vorderen Vierhügel. Allein dieses Plus bezieht sich ausschließlich auf den dorsalen, über der Rhinalrinne gelegenen Mantelteil und dann ist infolge der Schädellänge das Gehirn bei Talpa gedrungener als bei Erinaceus. Das Fehlende am Großhirnmantel von Talpa Erinaceus gegenüber bezieht sich somit auf den oberen Teil des Pyriformgyrus und dieses Fehlen steht gewiß im Zusammenhang mit der Verschmälerung der Mitte des dorsalen Balkenschenkels, sowie mit jenem Manko in der Commissura anterior.

Suchen wir dann nach dem Grunde dieses Ausfalles bei Talpa [1]),

1) Daß das „Occipitalhirn“ bei Talpa sehr gering entwickelt ist darauf hat bereits Ganser hingewiesen (l. c. p. 626).

denn bei den Soriciden besteht er nicht, so können wir nur die Reduktion des Sehorganes dafür verantwortlich machen. Darum dürfte in dem dorsalen hinteren Teil des Pyriformgyrus der Insectivora die Sehrinde mit enthalten sein. Damit möchte ich aber nicht sagen, daß nicht auch andere, zur Zeit nicht gesonderte Rindenkomponenten sich dort befinden würden, im Gegenteil, ich nehme dies sogar an. Wichtig wäre nur, daß der primäre Pyriformgyrus der Insektivoren und wohl auch vieler anderer niederer Formen, unter anderem der Chiropteren, hinten nur mit seinem ventralen, äußerlich nicht abgegrenzten Teil dem Pyriformgyrus der höheren Formen, wie etwa der Carnivoren, homolog ist, daß damit der hintere Teil der Rhinalfurche von der Stelle an, von wo die radiale Struktur der „Pyriformisrinde" beginnt, der Fissura rhinalis lateralis posterior der höheren Formen, mit den Carnivoren beginnend, nicht entspricht.

Wir müßten uns dann die phyletische Entfaltung — die Ontogenese bei Carnivoren müßte hier entscheiden — wie gesagt, so vorstellen, daß das hintere Ende der primären Rhinalfurche sich nach oben biegt im Laufe der Phylogenese und zur Sylvischen Furche wird, indessen eine von Erinaceus beginnende neue Furche den bleibenden Gyrus pyriformis von jenem oberen, dem späteren Schläfenlappen abgrenzt, welcher Lappen sich dann hinter dem Inselgebiet weiter differenzieren würde.

Um aber wieder auf die Großhirnrinde der Insektivoren zurückzukommen, so steht dieselbe bezüglich ihrer Differenzierung zwischen jener der Mikrochiropteren und der Makrochiropteren und es werden bei den Chiropteren wohl möglicherweise noch solche vermittelnde Formen, wie bezüglich der Großhirnrinde erinaceusähnlich, als Zwischenglied aufzufinden sein. Die Bearbeitung der Großhirnrinde der Makrochiropteren würde bezüglich der Rindenentfaltung des Großhirnes aber auch in anderer Richtung lohnend sein. Es zeigt sich bei den Insektivoren eine deutliche Differenzierung der Dorsalrinde in ein inneres und äußeres Längsfeld (Textfig. 1 A), wobei aber die Entfaltung eines Stirnhirnes sowohl wie des Gyrus splenialis gut eingesetzt hat. Aber auch bezüglich des Inselgebietes sind höhere Zustände erreicht als bei den Mikrochiropteren.

Im Verhältnis zu den Makrochiropteren stehen sie aber auf einer tieferen Stufe, was durch einen Vergleich des Balkensystems klar wird (Fig. 5), denn bei den Makrochiropteren *(b)* ist der

dorsale Balkenschenkel länger als der ventrale, welchem Stadium alle bekannten Insektivoren noch fern stehen *(a)*.

Auf diese Weise füllt die Kenntnis der Großhirnrinde der Insektivoren — unter denen diesbezüglich die Soriciden am höchsten stehen dürften — eine Lücke in unserer Kenntnis der Phylogenese der Großhirnrinde gut aus.

Heidelberg, im April 1909.

Literatur.

1) Flatau, E., und Jacobsohn, L., Handbuch der Anatomie und der vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere, Berlin 1899.
2) Ganser, L., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb., Bd. VII, 1882.
3) Haller, B., Beiträge zur Phylogenese des Großhirns der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIX.
4) — Die phyletische Entfaltung der Großhirnrinde. Ebenda, Bd. LXXI.
5) — Mitteilung über das Großhirn von Pteropus edulis. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
6) Hirsch, O., Demonstration zum Verlauf der pallialen Kommissuren bei Pteropus edulis. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
7) Leche, W., Ein eigenartiges Säugetiergehirn, nebst Bemerkungen über den Hirnbau der Insektivoren. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen:

srh Fissura rhinalis primarius
srh' Fissura rhinalis secundarius
gf Gyrus fornicatus primarius
ilf inneres } Längsfeld des Dorsalmantels
alf äußeres }
g' unteres } Stück des oberen Pyriformisgebietes
g'' oberes }
foci Funiculus olfactorio-corticalis inferior oder seitliche Riechwurzel
gao Tuberculum olfactorium, s. Ganglion areae olfactoriae
lpy Lobus s. Gyrus pyriformis
str Striatum
tbs Tractus cruciatus olfactorii
lk Linsenkern
ce Capsula externa
cl Capsula lateralis
cla Claustrum
ga Gyrus ammonis
cc oberer Schenkel des Balkens
ps Psalterium.

Tafel 26.

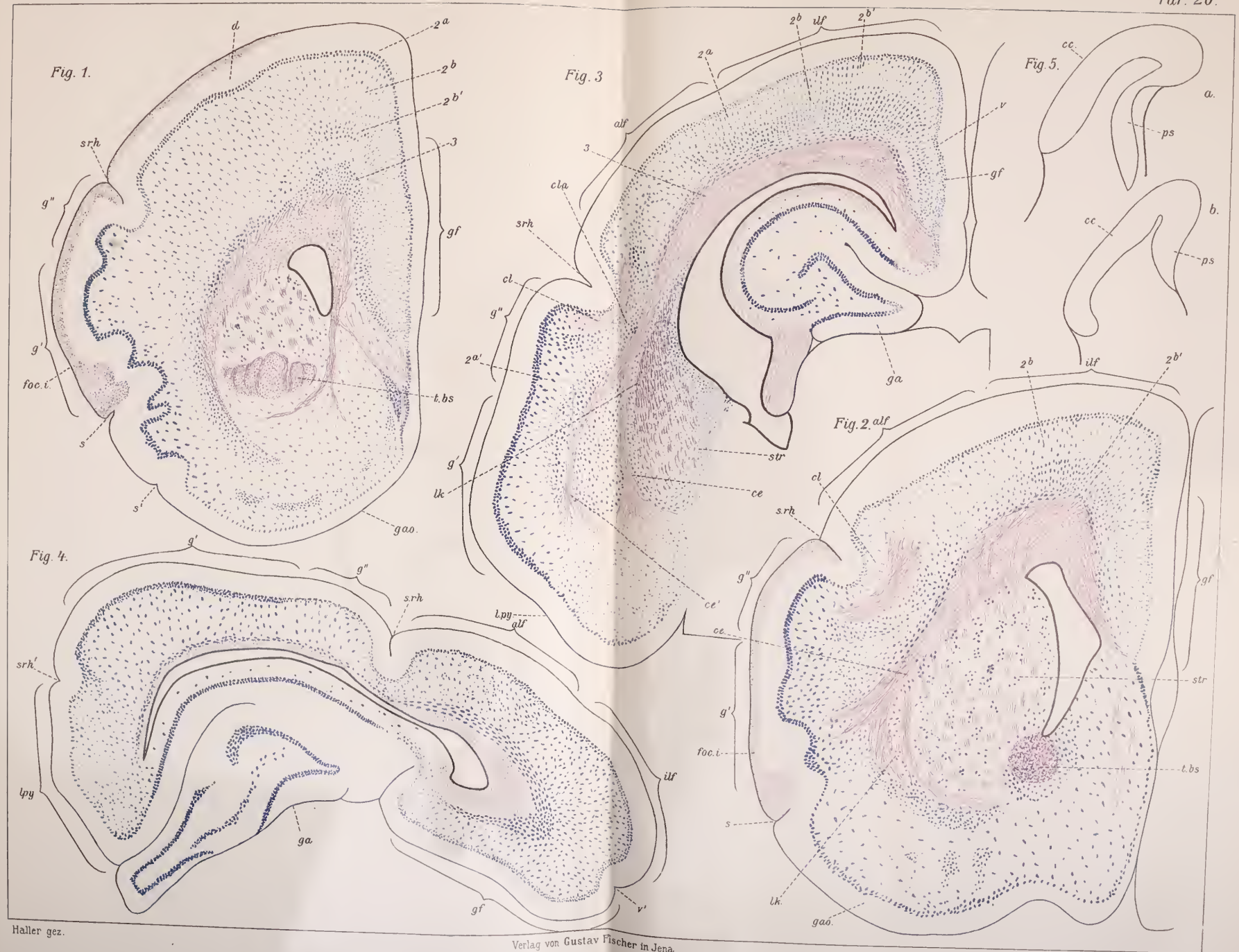
Erinaceus europaeus, Querschnitte durch das Großhirn.

Fig. 1. Durch den Stirnpol (s. Textfig. 1 *1*).
Fig. 2. Etwas vor dem Balkenknie (s. Textfig. 1 *2*).
Fig. 3. Etwas hinter dem Balken (s. Textfig. 1 *3*).
Fig. 4. Durch das Occipitalende (s. Textfig. 1 *4*).
Fig. 5. Medio-sagittale Längsschnitte durch den ganzen Balken, a von Erinaceus, b von Pteropus (Embryo).

Haller gez.

Verlag von Gustav

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Haller gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: NF_38

Autor(en)/Author(s): Haller B.

Artikel/Article: Die phyletische Stellung der Grosshirnrinde der Insektivoren. 279-298