

Zur Morphologie des Urodelenvorderhirns.

Von

Hartwig Kuhlenbeck.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Mit Tafel 21—24.

Einleitung.

Seitdem LEYDIG, STIEDA und EDINGER das Interesse für die vergleichende Hirnanatomie der niederen Vertebraten erweckt haben, ist auch das Amphibiengehirn, auf das EDINGER besonders aufmerksam machte, Gegenstand eingehender Bearbeitung geworden.

Größere Morphologie, Zellanordnungen und Faserverlauf sind durch eine Reihe von ausgezeichneten Arbeiten hinreichend geklärt, um ein, wenigstens in großen Umrissen zusammenhängendes Bild zu bieten.

Unter den älteren Forschungen sind namentlich die von BELLONCI, GAUPP, VAN GEHUCHTEN, OSBORN, OYARZUM, PEDRO RAMON, S. RAMON Y CAJAL und RUBASCHKIN hervorzuheben. In neuerer Zeit haben C. J. HERRICK und KAPPERS die phylogenetische Stellung des Amphibienhirns untersucht, BINDEWALD, HIRSCHTABOR, RÖTHIG und SNESSAREW eine Reihe sorgfältiger Forschungsergebnisse veröffentlicht.

Der leitende Gesichtspunkt der vorliegenden Arbeit ist ein Versuch, das Urodelenpallium von einem bestimmten Standpunkt aus zu betrachten:

Die Erforschung der Rindfelderstruktur des Großhirns des Menschen und der höheren Vertebraten auf Grund der Cytoarchitektonik bezeichnet einen großen Fortschritt in der neueren Gehirnanatomie, der durch die bahnbrechenden Untersuchungen BRODMANNs eingeleitet wurde. Die Ausdehnung dieser Unter-

suchungen auf die Rindengebiete niederstehender Vertebraten muß unsere Kenntnis des morphologischen Zusammenhanges erweitern.

Von Interesse ist schließlich die Frage, ob eine Differenzierung des Palliums in einzelne, auf Grund der Schichtungsverhältnisse abgrenzbare, den Rindengebieten homologe Bezirke nicht schon dem Auftreten eines eigentlichen Cortex cerebri vorangeht, oder ob diese Differenzierung erst einer zunächst einheitlichen Rindenbildung entspringt.

Aufgabe der folgenden Ausführungen ist eine Stellungnahme zu diesem zentralen Problem.

Es ist aber nicht möglich, eine Schilderung der angedeuteten Verhältnisse zu untersuchen, ohne zugleich eine Gesamtübersicht des Urodelenvorderhirns zu geben. Es sind dabei die wichtigsten Ergebnisse der Arbeiten HERRICKS, RÖTHIGS und BINDEWALDS berücksichtigt. Hiervon abweichende Ansichten sind auf eigene Untersuchungen im hiesigen Institut begründet.

Ich habe an dieser Stelle noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, Herrn Geheimrat MAURER für seine liebenswürdige Unterstützung meiner Arbeit sowie für die liberale Überlassung von Material zu danken.

A. Größere Einteilung des Urodelenvorderhirns.

Man unterscheidet zunächst rein äußerlich den Lobus olfactorius (bei vielen Autoren auch Bulbus olf.) und den Lobus hemisphaericus. Dem Lobus olfactorius liegt lateral — meist ventrolateral, doch ist dies keineswegs konstant — der Tractus olfactorius an. In der Nähe des kaudalen Endes dieses Tractus findet sich bei gewissen Arten häufig eine kleine Anschwellung, der Bulbulus accessorius.

Eine scharfe Trennung zwischen dem Lobus olfactorius und dem Lobus hemisphaericus ist bei Urodelen selten vorhanden. Bei Anuren findet man in der Regel eine wenig ausgeprägte Furche oder Einschnürung, die Fovea limbica, die aber auch hier fehlen kann. Bei den Anuren sind die Lobi olfactorii fast regelmäßig durch eine sekundäre Verwachsung, die Conrescentia bulbaris, verbunden.

Die Hemisphären setzen sich kaudalwärts über ihre Verbindung mit dem Diencephalon hinaus fort und endigen mit einem abgerundeten Polus posterior (HERRICK, occipitalis der älteren Autoren); s. auch Taf. 21, Fig. 1.

Der Seitenventrikel reicht bis in den Lobus olfactorius hinein und endet als Recessus medio-frontalis ventriculi lob. olf. In der Ventrikelwand ist der Übergang in den Lobus hemisphaericus medial durch einen konstanten, dorso-ventral verlaufenden Recessus medio-caudalis v. l. olf., lateral durch den weniger konstanten Recessus latero-frontalis v. l. olf. (BINDEWALD) angedeutet.

Der Lobus hemisphaericus wird in einen dorsalen Abschnitt, Pars pallialis (GAUPP) und in einen ventralen Abschnitt, Pars subpallialis (GAUPP) eingeteilt. Die Trennungslinien werden in der Ventrikelwand dargestellt medial durch den Sulcus limitans hippocampi (HERRICK), lateral durch den Sulcus limitans lateralis (GAUPP) sive Sulcus endorhinalis (KAPPERS), die beide fronto-caudal verlaufen. Die laterale Furche kommt jedoch nur bei Anuren vor. Nach HERRICK zerfällt nun der Lobus hemisphaericus auf Grund dieses Linienverlaufes in vier Teile: Pars dorso-lateralis, Pars dorso-medialis, Pars ventro-lateralis und Pars ventro-medialis.

Die Pars dorso-medialis stellt die Gegend des Primordium hippocampi (KAPPERS), einen Teil des Archipalliums dar. Sie wird meist von der Pars ventro-medialis durch eine zellfreie Zona limitans medialis getrennt. Bei Anuren findet sich auch zwischen Pars dorso-lateralis und ventro-lateralis eine Zona limitans lateralis.

Die Pars ventro-lateralis und der ventrale Abschnitt der Pars ventro-medialis entsprechen dem Basalganglion oder Striatum. RÖTHIG hat den oberen, also dorsalen Teil der Pars ventro-medialis als Septum abgegrenzt. Dieser Teil bildet vielfach eine Vorwölbung in den Ventrikel hinein, die Eminentia septalis.

Fassen wir nun die Teile des Vorderhirns zusammen (Taf. 21, Fig. 2 u. 3), so haben wir:

- | | | |
|--------------------------|---|--------------------|
| 1. Lobus olfactorius | } | Pars pallialis |
| 2. Pars dorso-medialis | | |
| 3. Pars dorso-lateralis | | |
| 4. Pars ventro-medialis | } | Pars subpallialis. |
| 5. Pars ventro-lateralis | | |

Wozu als Pars sexta nach RÖTHIG noch das Septum käme, das von anderen Autoren nur als Unterabteilung der Pars ventro-medialis angesehen wird.

Die Lumina der Seitenventrikel gehen durch weite Foramina Monroi in eine Aula über. Der Boden der Aula wird durch die Lamina terminalis und den sich frontalwärts vorstülpenden Re-

cessus neuroporicus gebildet, von dem aus die epitheliale Lamina supraneuroporica¹⁾ in das Septum ependymale übergeht, das den kaudalsten Abschnitt des Septums darstellt.

Die Aula ist als vorderster Teil des hier bis in das Telencephalon reichenden 3. Ventrikels anzusehen. Sie geht in das Diencephalon über.

Hinter der Aula vereinigen sich nur noch die Partes palliales der Hemisphären zur Bildung der Poli posteriores.

Das Dach der Aula wird durch die mannigfachen Ausstülpungen der Lamina epithelialis dorsalis gebildet. Ihre ventralen Ausstülpungen füllen teilweise als Plexus chorioides anterior die Aula aus und erstrecken sich beiderseits durch die Foramina interventricularia bis in die Seitenventrikel hinein.

Dorsalwärts stülpt sich dann der Plexus chorioides als Nodus vasculosus oder Paraphysis aus. Es ist dies ein blutgefäßreiches, drüsiges Organ. Kaudalwärts der Paraphysis senkt sich nochmals die vaskularisierte Lamina epithelialis als Velum transversum in den Ventriculus Diencephali.

Zwischen der Lamina terminalis und dem Wulst des Chiasma opticum befindet sich der Recessus praeopticus, der sich nach vorn unten senkt.

C. J. HERRICK rechnet nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten den Teil des 3. Ventrikels kaudal der Aula, der sich zwischen Lamina terminalis, Velum transversum und Chiasmawulst befindet, noch zum Telencephalon. Diese Einteilung hängt mit den Forschungsergebnissen HERRICKS in der Frage nach den Uranfängen des Palliums und des Cortex cerebri aufs engste zusammen.

Diese Ergebnisse stützen sich auf die HISSche Einteilung

1) J. B. JOHNSTON (Journ. of comp. Neur., 1913) hat zwar nachgewiesen, daß der allgemein bei den Amphibien so bezeichnete Recessus im streng ontogenetischen Sinn nicht der Recessus neuroporicus, d. h. der Überrest des Neuroporus ist. An der Hand von Reptilienpräparaten früher ontogenetischer Stadien zeigt er, daß der wahre Recessus neuroporicus sich ursprünglich zwischen Commissura Pallii und Commissura anterior einstülpt. Daher bezeichnet er auch den Abschnitt, in dem die Commissura Pallii eingebettet ist, als Lamina supraneuroporica. Für unseren „Recessus neuroporicus“ schlägt er die Bezeichnung „Margo posterior Pallii“ vor. Ich habe, da ich bei den Amphibien bisher noch keine ganz einwandfreie Bestätigung dieser Tatsache finden konnte, die geläufigen Bezeichnungen noch beibehalten.

des Medullarrohrs in eine Lamina dorsalis, aus der die afferenten Elemente, und in eine Lamina ventralis, aus der die efferenten Elemente hervorgehen. Die Laminae differenzieren sich wieder in je einen Abschnitt für die somatischen und die viszeralen Funktionen.

Im Neuraltubus werden ventrale und dorsale Lamina durch den Sulcus limitans getrennt. Diese Furche trennt auch als Sulcus diencephalicus medius den Thalamus in eine Pars dorsalis und ventralis ein.

Durch zwei weitere Furchen, Sulcus diencephalicus dorsalis und ventralis, wird von der Pars dorsalis der Epithalamus, von der Pars ventralis der Hypothalamus abgetrennt.

Nun senkt sich im vorderen Abschnitt des Thalamus der Sulcus limitans ventralwärts, entsprechend dem Fehlen motorischer Elemente in diesem Hirnteil. Hier stülpen sich dorsal die Augenbläschen aus, etwas mehr ventral die Hemisphären, diese zunächst nur als Bulbi olfactorii.

Das Gewebe um und zwischen den ausgestülpten Bulbi ist sekundäres olfaktorisches Gewebe. Als solches ist auch das des Recessus praeopticus anzusprechen. So wären die Hemisphären zunächst als primäre und sekundäre Olfaktoriuszentren entstanden. Durch das weitere Ausstülpen der Hemisphären sei dann auch Gewebe der ventralen Lamina mit hineingezogen worden. Auf diese Weise wird die Ausdifferenzierung der Hemisphären und die Ausbildung der verschiedenen Zentren erklärt und ihre Funktion aus ihren Verbindungen mit den kaudaleren Abschnitten des Diencephalons hergeleitet. Danach entsprechen:

- Pars ventro-medialis dem Hypothalamus,
- Pars ventro-lateralis der Pars ventralis Thal.,
- Pars dorso-lateralis der Pars dorsalis Thal.,
- Pars dorso-medialis dem Epithalamus.

HERRICK stützt diese Theorien, die gewiß sehr viel Bestehendes an sich haben, auf den Nachweis der einzelnen Trennungsfurchen und Abschnitte im Diencephalon der Amphibien. Eine besondere Berücksichtigung finden bei seinen Untersuchungen die ontogenetischen Stadien. Immerhin dürfte in dieser Frage noch nicht das letzte Wort gesprochen sein (hierzu s. Taf. 21, Fig. 4).

B. Die histologischen Elemente.

Die Formelemente sind bei den Urodelen und Anuren ziemlich die gleichen. Ihre Betrachtung ist von besonderem Wert für

die vergleichende Gewebelehre. Es finden sich nämlich bereits auf dieser tiefen Stufe der Ausbildung eines Großhirns sämtliche Elemente der später ausgeprägten Rindenbildung (PEDRO RAMON). Aber auch die Stützgewebe sind in bemerkenswerter Weise vertreten.

I. Neuroglia (s. Taf. 21, Fig. 5).

Schon OYARZUM berichtet, daß im erwachsenen Amphibiengehirn in bezug auf das Stützgerüst Verhältnisse vorliegen, die den embryonalen der Säugetiere außerordentlich ähnlich sind.

Es ist dies die charakteristische radiäre Anordnung der Fasern und Zellen der Stützsubstanz, peripher zu dieser Zellschicht die Lage der durch die Gerüstfasern zusammengehaltenen Ganglienzellen. OYARZUM gibt uns weiter an, daß außer dem stark verästelten Ependym eigentliche Gliazellen nicht vorhanden seien. Die Molekularschicht bestehe hauptsächlich aus Ependymfasern. Die gleichen Angaben in bezug auf die Neuroglia machen auch RETZIUS und NEUMAYER.

Genauere Untersuchungen (RUBASCHKIN, BINDEWALD) stellten aber neben dem Ventrikelependym auch Gliazellen fest. Diese Gliazellen, mit starken Verästelungen versehen, die ihrerseits wieder Seitenäste abgeben, und infolge dieser zierlichen Zeichnungen Mooszellen genannt, werden von RUBASCHKIN als Übergänge zwischen dem Ependym und den gewöhnlichen Astrozyten mit dünneren glatten Verästelungen angesehen. Diese Mooszellen sind jedoch nicht besonders häufig. Außerordentlich selten sind die richtigen Astrozyten (Kurzstrahler). Da diese Gliazellen außerdem verhältnismäßig schwer darstellbar sind, erklären sich die auseinandergehenden Ansichten der Autoren leicht. Zu Verwechslungen können unter Umständen feine kristallisierende Niederschläge von Silber- oder Chromverbindungen Anlaß geben.

Daß die am äußeren Rande der Hemisphärenwand liegenden Zellen immer als Stützelemente anzusehen sind (BINDEWALD, RUBASCHKIN), möchte ich auf Grund meiner Präparate bezweifeln. Ich fand bei geeigneter Behandlung meist Tangentialzellen.

II. Nervöse Elemente.

Es können drei verschiedene Arten von Ganglienzellen nachgewiesen werden (s. Taf. 21, Fig. 8).

1. Die sogenannten großen Pyramidenzellen. Die GOLGI-Methode läßt erkennen, daß sie einen birnförmigen, manchmal auch

vieleckigen Zellkörper haben. Sie sind als „Pyramidenzellen“ nicht sehr typisch, eher bilden sie eine Art Mittelform zwischen den Pyramiden — und den polymorphen Zellen der Säugetiere. Die Spitze der Zelle ist peripherwärts gerichtet. Ihr entspringt ein dicker Dendrit, der sich sofort teilt und reich verzweigte Seitenäste abgibt. Oft entspringen auch den Ecken des Zellkörpers weitere Dendriten, die ebenfalls peripherwärts streben. Die Dendriten sind reichlich mit Appendices besetzt. Der glatte Neurit entspringt auf der den Protoplasmafortsätzen entgegengesetzten Seite, um jedoch bald umzubiegen und den gleichen peripheren Verlauf zu nehmen. Manchmal biegt er schon am Zellkörper um, so daß es den Anschein hat, als entspringe er zwischen zwei Dendriten.

2. Die Körnerzellen („kleine Pyramidenzellen“ verschiedener Autoren). Sie haben etwas kleinere, ovale bis birnförmige Gestalt. Ihre Dendriten sind weniger zahlreich, fast immer ohne Appendices. Die Neuriten zeigen beim Abgang kein charakteristisches Verhalten und lassen sich oft schwer von langen Dendriten unterscheiden. Auch hier verlaufen beinahe sämtliche Fortsätze peripherwärts.

3. Die Tangentialzellen. Es sind verhältnismäßig kleine Zellen vom GOLGISchen Typ. Ihre Fortsätze verlaufen parallel zur Gehirnoberfläche. Ihre Gestalt ist eiförmig. Die Dendriten entspringen den beiden seitlichen Polen, der Neurit, der mit einem der Dendriten zusammen verläuft, hat keinen regelmäßigen Ausgangspunkt.

Die Ganglienzellen sind allgemein durch einen sehr großen, runden Kern gekennzeichnet, der beinahe den ganzen Zellkörper ausfüllt. Bei geeigneten Färbemethoden (Hämatoxylin nach DREYER, Thionin, Cresylviolett; s. Taf. 21, Fig. 6) lassen sich zwei Arten von Zellkernen unterscheiden. Die einen, etwas größeren, zeigen auf hellem Grunde ein schwach ausgeprägtes Lingerüst und in diesem tiefblaue, dicke, unregelmäßige Brocken von Chromatin. Die anderen Kerne haben einen gleichmäßig dunkleren Grundton und kleinere, gut verteilte Granula, die weniger scharf kontrastieren.

BINDEWALD und KAPPERS sehen nur in den Zellen mit den großen, hellen Kernen echte Ganglienzellen, die Zellen mit dunklen, granulierten Kernen betrachten sie als andere Elemente, Stützzellen, noch nicht ausgereifte, auf der Stufe der Neuroblasten stehengebliebene Zellen.

Wenn auch die Ependymzellen ebenfalls dunkle granulierten Kerne haben — die sich aber durch ihre längliche, ovale Gestalt, die viel dunklere Grundtönung und die bedeutend feinere und

außerordentlich dichte Granulierung von denen der angeblichen Stützzellen oder Neuroblasten unterscheiden — so kann ich mich keineswegs dieser Ansicht anschließen. Beide Zellarten scheinen mir durchaus vollwertige Ganglienzellen zu sein. Es ist allerdings unzweifelhaft, daß die hellkernigen Zellen den ausdifferenziertesten Typ darstellen. Vergleicht man GOLGI- oder CAJAL-Serien mit solchen, die mit Cresylviolett oder Thionin gefärbt wurden, so sieht man, daß die hellkernigen im allgemeinen den „großen Pyramidenzellen“ die dunkelkernigen den Körner- und Tangentialzellen entsprechen dürften.

Die nervösen Elemente zeigen für den Lobus olfactorius und Lobus hemisphaericus verschiedene Schichtungsverhältnisse.

a) Lobus olfactorius.

Der Lobus olfactorius enthält alle drei Arten von Nervenzellen. Die innerste Schicht wird von Körnerzellen gebildet. Es folgt dann eine Schicht von großen Pyramidenzellen, die in charakteristischer Weise als Mitralzellen ausgebildet sind, indem ihre Dendriten mit den ankommenden Olfactoriusfasern die Glomeruli bilden. Zwischen der Schicht der Glomeruli und der Mitralzellen findet sich eine zellarme Molekularschicht. In der Schicht der Glomeruli selbst sind am inneren Rande Tangentialzellen vorhanden, von RUBASCHKIN als subglomerulose, von PEDRO RAMON als Cellules panachées bezeichnet.

Die äußerste Schicht wird durch die Fila olfactoria dargestellt. Die Schicht der Fila und der Glomeruli wird auch als *Formatio bulbaris* zusammengefaßt: BINDEWALD, der gerade die Verhältnisse des Lobus olfactorius besonders gründlich bearbeitet hat, schlägt für dessen gesamte Schichtungsanordnung die Bezeichnung „*Formatio bulbaris*“ vor, die nach ihm also von außen nach innen umfaßt (Taf. 21, Fig. 7):

- | | | |
|--------------------------|---|--------------------|
| 1. Die Fila olfactoria | } | Formatio bulbaris, |
| 2. die Zona glomerulosa | | |
| 3. die Zona molecularis, | | |
| 4. die Zona mitralis, | | |
| 5. die Zona granularis. | | |

Der Ventrikel des Lobus olfactorius ist nur von Körnerzellen umgeben, durch das Ventrikellumen werden sie in eine laterale Lage, die an die Zona mitralis grenzt und in eine mediale Lage, die keinen Zusammenhang mit der übrigen Lobarformation behält, geschieden.

b) Lobus hemisphaericus.

Im ganzen Lobus hemisphaericus ist zunächst die Anordnung von grauer und weißer Substanz einheitlich. Die graue Substanz lagert dem Ventrikelependym auf. Peripherwärts kommt die weiße Substanz, d. h. die Molekularschicht, in der die sämtlichen Leitungsbahnen verlaufen.

In der Pars subpallialis finden sich in der grauen Substanz lediglich Körnerzellen, die eine kaum differenzierte Lage bilden (s. auch Taf. 22, Fig. 11f.). Wir können hier nur eine Körnerschicht und ein Stratum moleculare seu zonale unterscheiden.

Ganz anders verhält sich dagegen die Pars pallialis. Dem Ependym lagern hier dichtgedrängte Körnerzellen auf. Weiter peripherwärts finden sich große Pyramidenzellen, auf die wieder Körnerzellen folgen. Zu äußerst liegen die Tangentialzellen, zwischen diesen und der Gehirnoberfläche liegt die ziemlich zellfreie Lamina molecularis.

Fast alle Neuriten verlaufen in dieser Molekularschicht. Vereinzelt nur steigen zu den tiefsten Körnerzellen herab und verlieren sich da. Diese Neuriten werden von den Gebrüdern CAJAL besonders hervorgehoben und auch RUBASCHKIN bezeichnet sie, wohl an jene Autoren sich anlehnend, als sogenannte subependymale Fasern.

Sie schon als erste Anlage eines subkortikalen Marklagers anzusehen, ist aber nicht möglich. Diese Neuriten fand ich bei allen Urodelen, die ich untersuchen konnte, marklos. Es handelte sich immer nur um vereinzelt Fasern, die sich sofort verloren, nicht aber um Faserzüge, die Gehirnteile miteinander verbinden.

Als Rinde ist nur eine graue Substanz anzusprechen, die peripher von ihren Leitungsbahnen liegt. Auch C. J. HERRICK definiert in diesem Sinne den Begriff des Cortex cerebri als „correlation tissue developed as superficial grey matter within the dorsal (pallial) walls of the cerebral hemispheres“.

Dennoch spricht gerade HERRICK vom Cortex hippocampi und auch RÖTHIG vom Paläocortex. (Auf die besondere Bedeutung dieses von KAPPERS eingeführten Begriffes gehen wir hier nicht näher ein. Wir werden weiter unten dazu Stellung nehmen.) Diese beiden Bildungen dürften aber — wenigstens bei den Urodelen — nur als weit peripher gelegene Tangential- und Körnerzellen anzusprechen sein, die in die leitende Molekularschicht hineinreichen, aber organisch durchaus zum zentralen Grau des Palliums gehören.

Auf Grund dieser Betrachtungen muß man zu dem Schluß gelangen, daß im Pallium der Urodelen eine Rindenbildung nicht vorhanden ist. Dennoch sind in diesem Pallium, eine Tatsache, die bereits PEDRO RAMON betont, schon sämtliche Nervelemente vertreten, welche die Rinde der höheren Vertebraten aufbauen. Die primitive Stufe eines Palliums ohne Cortextbildung erscheint uns als ein scharf umschriebener morphologischer Zustand, der für die Urodelen charakteristisch ist.

Dieser Zustand kommt auch in der Ontogenese der höheren Vertebraten wieder zum Vorschein.

Der histologische Aufbau des Palliums läßt also fünf Schichten erkennen (Taf. 21, Fig. 8 a):

1. Die innere Körnerschicht,
2. die Pyramidenschicht,
3. die äußere Körnerschicht,
4. die Schicht der Tangentialzellen,
5. die Lamina zonalis.

Diese histologische Schichtung ist aber keineswegs so regelmäßig ausdifferenziert, daß sie ohne weiteres in die Augen springt. Die einzelnen Schichten gehen durchaus unregelmäßig ineinander über. Die Kombination von GOLGI-Bildern zeigt aber mit Bestimmtheit die angegebene Schichtungstendenz.

Dagegen läßt sich auf Grund der Zellanordnung eine andere morphologische Schichtung sehr deutlich erkennen (von innen nach außen, s. Taf. 21, Fig. 8 b):

1. Eine dichtgedrängte Basalschicht (enthält Körnerzellen und spärliche Pyramidenzellen).

2. Eine lockere Schwärmschicht (enthält ausgeschwärmte Pyramiden, Körner und Tangentialzellen).

3. Eine zellfreie Zonalschicht.

Das Auftreten einer undeutlichen Schwärmschicht, die allerdings auch ganz anders zusammengesetzt ist, wird zuweilen auch in den ventralen Teilen des Nucleus basalis angedeutet. Sie ist bedingt durch die Gruppierung zweier „Kerne“, der Prominentia ventro-lateralis und medialis.

Es lassen sich also am ganzen Urodelenvorderhirn in bezug auf die Schichtungsverhältnisse drei Grundformen unterscheiden:

- a) Die *Formatio lobaris* (BINDEWALD) (5 Schichten),
- b) die *Formatio subpallialis* (2 Schichten),
- c) die *Formatio pallialis* (5 bzw. 3 Schichten)

(hierzu s. Taf. 21, Fig. 7 u. 8 u. Taf. 22, Fig. 11 f.).

Die Vaskularisation der Hemisphärenwandung wird durch KapillargefäÙe vermittelt, die sich von der Pia in die Molekular- und Schwärmschicht hineinsenken (Taf. 21, Fig. 8).

In der Basalschicht werden keine GefäÙe angetroffen. Ihre Blutversorgung wird vom Plexus chorioides versehen.

C. Die Regionen des Urodelenvorderhirns.

Die drei äußeren Abschnitte des Vorderhirns, Lobus olfactorius, Pars pallialis und Pars subpallialis, die man auch histologisch voneinander unterscheiden kann, zerfallen ihrerseits wieder in besonders differenzierte Regionen (Taf. 21, Fig. 9 u. 10).

a) Lobus olfactorius.

1. Die typische *Formatio lobaris* nimmt nur den oralen und mittleren Abschnitt der lateralen Seite des Lobus olfactorius ein.

2. Die mediale Seite wird von Körnerzellen eingenommen, die durch den Ventrikel von der *Formatio lobaris* abgetrennt werden (s. oben). Diese Zellen erstrecken sich dorsalwärts und ventralwärts bis an die Peripherie. Sie umgreifen gewissermaßen die *Formatio lobaris* und erstrecken sich lateralwärts bis in die Gegend der *Formatio bulbaris* (Taf. 21, Fig. 7).

Diese drei Abschnitte, von RÖTHIG als *Cellulae bulbares mediales*, *dorsales* und *ventrales* unterschieden, bilden als zusammenhängende Zellmasse den gegen die *Formatio lobaris* gut abgrenzbaren *Nucleus olfactorius anterior* (HERRICK). Medial in der Höhe des *Recessus medio-caudalis Ventriculi Lobi olfactorii* geht der *Nucleus olf. ant.* mit scharfer Grenze in das *Primordium hippocampi* über, ventral davon grenzt er an das *Septum*, dorsal an die *Area dorsalis Pallii*.

3. Lateral sind die Verhältnisse verwickelter. Ohne einen ganz scharfen Übergang zu bilden, gehen die *Cellulae bulbares ventrales* und *dorsales*, sowie die *Formatio lobaris*, deren Schichtung sich allmählich verwischt, in eine gleichmäßig dichte Zellmasse auf, die bis zur Gehirnoberfläche reicht und dort meist noch eine besondere Lage oberflächlicher Zellen — *Cellulae superficiales* der Autoren — bildet. Diese Zellmasse erstreckt sich am weitesten kaudalwärts in der Mitte der lateralen Hemisphärenfläche, bis über den *Recessus latero-frontalis* hinaus.

Diese Area hat, wenn man von den etwas unscharfen Grenzen absieht, ungefähr die Form eines Dreiecks. Ich schlage dafür die

Bezeichnung Nucleus postolfactorius lateralis vor (Taf. 21, Fig. 10, Taf. 22, Fig. 11, 12 u. 15 u. Taf. 23, Fig. 20).

BINDEWALD, dem diese Region auffiel, ohne daß er sie aber als besonderen Kern abgrenzt, berichtet darüber:

„Die weitgehende Differenzierung, die diese Gegend bei *Amblystoma* und mehr noch bei *Siren lacertina* zeigt, legt die Vermutung nahe, daß es sich hier um ein ganz distinktes Zentrum mit spezieller Funktion handelt. Vielleicht stellen spätere Untersuchungen heraus, daß es sich hier um eine Station des Oral-sinnes handelt . . .“

Die Faserverbindungen (s. unten) weisen aber den Nucleus postolf. lat. als sekundäres Riechzentrum aus, da eine ganze Anzahl sekundärer Olfactoriusfasern aus der *Radiatio olfactoria ventralis* dort ihre Endstätte finden. Es liegt nahe, diese Gegend mit dem *Lobus pyriformis* der niederen Säuger zu homologisieren. Die Zusammenhänge in der phylogenetischen Reihe sind jedoch immer noch zu ungewiß, um mehr als eine bloße Vermutung zu erlauben.

Gegen die *Area lateralis Pallii* ist der Nucleus postolfactorius lateralis leicht abzugrenzen. In das *Corpus striatum* geht er ohne deutliche Grenze über.

b) *Pars subpallialis*.

Sie enthält (Taf. 21, Fig. 9 u. 10 u. Taf. 22, Fig. 11, 12f.):

1. Das *Corpus striatum* oder Nucleus basalis. Es bildet eine, den *Angulus inferior* des Ventrikels umgreifende, wenig differenzierte Zellmasse, die keine bestimmte Schichtung erkennen läßt. Ein kleiner Bezirk, der im mittleren Hemisphärenabschnitt zwischen der *Area lateralis Pallii* und dem eigentlichen *Striatum* auftritt, kann als Anlage eines *Epistriatum*s angesehen werden. Dieser Abschnitt ist durch eine verhältnismäßig dünne Zellschicht charakterisiert, während das *Striatum* in dieser Gegend zwei dichte Zellhaufen („Kerne“) bildet, die *Prominentia ventro-lateralis* und die *Prominentia medialis*. Die *Prominentiae mediales* der beiden Hemisphären verschmelzen am *Foramen Monroi* miteinander. Das *Striatum* reicht noch etwas kaudalwärts über die Schlußplatte hinaus und verbindet sich durch einen Zellstrang mit dem zentralen Grau des *Thalamus*, besonders mit der *Eminentia Thalami*, wird dann aber durch die *Pars pallialis*, die allein den *Polus posterior* bildet, vom Ventrikel abgedrängt (Taf. 23, Fig. 23).

2. Das Septum.

Dieser Abschnitt stellt nach RÖTHIG denjenigen Teil der medialen Hemisphärenfläche dar, der sich zwischen der Pars dorso-medialis, also dem Primordium hippocampi und der Pars ventro-medialis, einschaltet. Das Septum beginnt oral, wo es an den Nucleus olfactorius anterior grenzt, zugleich mit dem Primordium hippocampi. Von diesem ist es durch den Sulcus limitans getrennt. Das Septum endet als solches am Foramen Monroi, nachdem es kurz vorher membranös geworden ist (Septum ependymale). Es schlägt sich dann als Lamina supraneuroporica in die Lamina epithelialis des Diencephalon-Daches um (Taf. 22, Fig. 12, 13, 15, 16 u. 17 u. Taf. 22, Fig. 20 u. 21).

Das Septum der Urodelen ist als eine Zellmasse aufzufassen, die aus einem dorsal vorgeschobenen Teil der Prominentia medialis des Nucleus basalis entstanden ist.

Das Septum umfaßt vier Bestandteile. Oral besteht es nur aus einer einheitlichen Zellmasse, die sich bei verschiedenen Arten als Eminentia septalis etwas in den Ventrikel hineinwölbt. Diese Eminentia septalis entspricht dem Nucleus postolfactorius (medialis, d. Verf.) HERRICKS. HERRICK rechnet allerdings zu diesem Nucleus, den er mit dem Tuberculum olfactorium der höheren Vertebraten homologisiert, auch noch die Prominentia medialis des Nucleus basalis.

Aus den zunächst einheitlichen Cellulae septales differenzieren sich weiter kaudalwärts zwei Kerne aus, Nucleus lateralis und medialis Septi. Ein loser Zellstreifen leitet zum Primordium hippocampi über, als Pars fimbrialis Septi. Außerdem bleiben die Cellulae septales und ihre Eminentia septalis weiter bestehen. In der Gegend des Foramen Monroi, beim Übergang in das Septum ependymale ist das Verhalten der Eminentia septalis verschieden. Sie kann entweder ganz verschwinden oder dem Nucleus basalis als kleine Anschwellung aufsitzen oder endlich einen kleinen Knoten an der Basis des Primordium hippocampi bilden. Die Pars fimbrialis septi bleibt konstant im Zusammenhang mit dem Primordium hippocampi.

c) Pars pallialis (Taf. 22 u. 23, Fig. 11—23).

In der Literatur sind die Angaben über die Pars pallialis spärlich. GAUPP spricht von der *Formatio Pallii medialis, dorsalis, lateralis*, ohne sich auf eine nähere Beschreibung einzulassen. RUBASCHKIN bringt keine neuen Beobachtungen. KAPPERS be-

zeichnet den medialen Abschnitt des Palliums (beim Frosch) als Primordium hippocampi, RÖTHIG unterscheidet dorsal des Primordiums noch Cellulae mediales Ventriculi, lateral die Cellulae laterales Ventriculi, ohne nähere Angaben zu machen. Auch BINDEWALD bringt nichts Neues.

Es wird nur allgemein angegeben, daß die Zellen im Primordium hippocampi durch ihre lockere Anordnung gekennzeichnet sind. Die oberflächlichen Zellen dieses Abschnittes werden von HERRICK als Cortex hippocampi angesehen (s. oben), was uns — zum mindesten für die Urodelen — unberechtigt erscheint.

Auf Grund verschiedener Ausbildung der oben angegebenen Schichtungsverhältnisse nach dem Schema Basalschicht, Schwärmschicht, Zonalschicht läßt eine genaue Untersuchung des pallialen Abschnitts drei Felder unterscheiden. Wir fassen sie als Primordialfelder des Palliums auf, aus denen die Rindenfelder der höheren Vertebraten hervorgehen. Unmittelbar vergleichen kann man sie mit den drei Rindenplatten der Reptilien¹⁾.

Wir bezeichnen sie als Area Pallii medialis, dorsalis, lateralis.

Die Area medialis, das Primordium hippocampi der Autoren, ist charakterisiert durch eine sehr schmale Basalschicht, auf die eine ungewöhnlich breite, lockere Schwärmschicht folgt, die weit in die Zonalschicht eindringt, so daß die ganz zellfreie Zone nur einen dünnen Randstreifen bildet.

Nach dem Faserverlauf (s. unten) haben wir in dieser Area tertiäre Riechzentren zu suchen. Wir haben es also mit einem ersten pallialen — um nicht zu sagen „kortikalen“ — Riechzentrum zu tun, für das auch im Hinblick auf die weiteren Ergebnisse vergleichender Hirnanatomie die Bezeichnung Primordium hippocampi in jeder Hinsicht zutrifft.

Die Area medialis ist oral vom Nucleus olfactorius anterior durch den Recessus medio-caudalis Ventr. Lob. olf. abgegrenzt, ventral vom Septum durch den Sulcus limitans hippocampi und die Pars fimbrialis Septi, dorsal ist sie scharf von der Area dorsalis Pallii abgesetzt, kaudal verschmilzt sie mit den anderen Feldern des Palliums im Polus posterior.

Die Area dorsalis Pallii hat eine im Gegensatz zum Primordium hippocampi breite und sehr dichte Basalschicht. Die

1) Es braucht dabei wohl kaum besonders betont zu werden, daß sich die Reptilien in keiner Weise von den gegenwärtigen Amphibienformen ableiten lassen.

Schwärmschicht ist bedeutend dünner, aber noch sehr ausgeprägt, sie reicht nicht so weit in die Zonalschicht wie in der Area medialis, der zellfreie Saum erscheint also breiter.

Das dorsale Feld erstreckt sich vom Nucleus olfactorius anterior bis zum Polus posterior. Es tritt etwas weiter kaudal auf als das Primordium hippocampi und hat im Anfang eine etwas undeutliche Begrenzung gegen den Lobus olfactorius.

Auch die Area dorsalis hängt mit dem Riechapparat zusammen und scheint tertiäre Riechzentren zu enthalten.

Area dorsalis und medialis sind als echtes Archipallium anzusprechen.

Die Area lateralis zeigt eine ähnlich breite und dichte Basalschicht wie die Area dorsalis, die Schwärmschicht ist aber bedeutend geringer ausgebildet und liegt der Basalschicht dichter auf. Die Zonalschicht ist sehr breit.

Gegen das Corpus striatum bzw. das Epistriatum hebt sich das laterale Feld ziemlich deutlich ab. Bei gewissen Arten, z. B. *Siren lacertina*, auch bei *Salamandra maculosa* bildet die ventrale Kante der Area lateralis, die sich scharf von der einheitlichen und dünnen Zellschicht des Epistriatums abgrenzt, eine Prominentia lateralis. Die Area lateralis steht durch zahlreiche marklose und wenige markhaltige Fasern mit dem Nucleus basalis und dem lateralen Vorderhirnbündel in Verbindung (s. unten, Faserzüge). Sie erhält hierdurch Fasern, die dem Thalamus entstammen. Die Verbindungen mit dem Riechapparat sind dagegen unsicher. Sekundäre Olfactoriusfasern lassen sich mit Bestimmtheit nur bis in den vorgelagerten Nucleus postolfactorius lateralis verfolgen. Der Tractus bulbo-, „corticalis“ (s. unten) strahlt in die Area dorsalis aus.

Wir fassen daher diese laterale Area als Ansatz eines Neopalliums auf.

Vergleichende Beobachtungen lassen vermuten, daß die Area lateralis der lateralen Rindenplatte der Reptilien entspricht.

Neben den von EDINGER und ELLIOT SMITH eingeführten morphologischen Begriffen Archipallium und Neopallium hat KAPPERS die Bezeichnung Paläopallium aufgestellt. Das Archipallium erhält tertiäre Olfactoriusfasern aus den sekundären Olfactoriuszentren, stellt also selbst ein tertiäres Riechzentrum dar. Das Neopallium erhält tertiäre Fasern, die nicht dem Riechapparat angehören, bedeutet also gewissermaßen die Emanzipation des Palliums aus dem Dienst des Olfactoriussystems.

Nun definiert KAPPERS das Paläopallium als die Endstätte sekundärer Olfactoriusfasern, also als sekundäres Olfactoriuszentrum. Dementsprechend teilt er auch den Cortex cerebri in Paläocortex (Cortex Lobi olfactorii, Cortex Lobi pyriformis), Archicortex und Neocortex ein.

Vergleichen wir hiermit unsere Resultate, so sehen wir, daß sich im Urodelenpallium nur tertiäre Zentren finden. Wenn im oralen Abschnitt des Palliums sekundäre Olfactoriusfasern ab und an erkannt werden, so liegt das nur an der nicht ganz scharfen Abgrenzung. In Wirklichkeit handelt es sich dann um den Lobus olfactorius. Definieren wir mit HERRICK das Pallium als „the dorsal wall of the Telencephalon . . . being bounded behind by the Velum transversum, in front by the olfactory bulbs, laterally . . .“, so werden wir das „Paläopallium“ gar nicht als Pallium ansprechen, sondern als einen Bestandteil des Lobus olfactorius ansehen. Somit fällt für uns die Bezeichnung Paläopallium — und erst recht Paläocortex — fort.

Es ist nun von besonderem Interesse, zu beobachten, wie das Pallium der Urodelen in seiner Ausbildung bei den einzelnen Gattungen ziemliche Verschiedenheiten aufweist. Vergleicht man z. B. die drei beschriebenen Primordialfelder bei den Salamandrinen *Salamandra maculosa*, *Triton vulgaris* und *Siredon pisciformis*, so findet man, daß sie bei *Salamandra maculosa* am ausdifferenziertesten sind (Taf. 22, Fig. 11—14).

Die Area medialis seu Primordium hippocampi ist in ihrer charakteristischen Anordnung vorhanden, zerfällt aber selbst wieder kaudalwärts in zwei nicht ganz scharf zu trennende Felder, ein dorsales mit dünnerer Basalschicht und ein ventrales mit dicker, ausgeprägter Basalschicht. Dorsales und laterales Feld sind außerordentlich leicht abzugrenzen. Das Pallium hebt sich mit der deutlichen Prominentia lateralis vom Epistriatum ab.

Unterscheidet man Area medio-dorsalis und medio-ventralis Pallii, so kann man bei *Salamandra maculosa* von vier Feldern sprechen.

Bei *Triton vulgaris* sind Area medialis, dorsalis, lateralis gut ausgeprägt und abgrenzbar, zum Unterschied von *Salamandra macul.* findet man das mediale Feld einheitlich ausgebildet (Taf. 22, Fig. 15 u. Taf. 23, Fig. 19).

Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei *Siredon* — was mit dem Dauerlarvenzustand dieses Tieres gut übereinstimmt (Taf. 23, Fig. 20—23).

Wohl ist ein typisches Primordium hippocampi entwickelt, aber seine Schwärmschicht ist längst nicht so gelockert wie bei den vorhergenannten Gattungen. Der Übergang in das dorsale Feld vollzieht sich deutlich erkennbar, wenn auch allmählich. Die Abgrenzung des dorsalen vom lateralen Felde macht dagegen erhebliche Schwierigkeiten. Ein Unterschied ist zwar auch hier zweifellos vorhanden, die Erkennung ist aber nur möglich, wenn man sich die Verhältnisse bei Salamandra oder Triton vergegenwärtigt. So erklärt es sich, daß diese Felderung BINDEWALD in seiner so eingehenden und genauen Amblystomamonographie entgangen ist.

Auch der Übergang der Area lateralis in das Striatum (Epistriatum) vollzieht sich ohne scharfe Abgrenzung. Infolgedessen ist eine Prominentia lateralis nicht oder wenigstens selten sehr ausgeprägt vorhanden.

D. Die Faserzüge (Taf. 23 u. 24, Fig. 24—33).

Zum Schluß sei noch eine kurze Übersicht der wichtigsten Fasersysteme gegeben. Es ist zwar eine große Anzahl von den verschiedensten Autoren beschrieben worden, trotzdem wissen wir aber über ihre feineren Beziehungen und ihre einzelnen Komponenten noch recht wenig.

Man kann Fasern unterscheiden, die das Vorderhirn mit dem Zwischenhirn verbinden — direkte Verbindungen des Vorderhirns mit tieferen Hirnabschnitten als den Thalamus gibt es nicht — und solche, die einzelne Teile des Vorderhirns miteinander verknüpfen. Besonders zu betrachten sind noch die Kommissuren.

a) Faserzüge vom und zum Diencephalon.

1. Der wichtigste Zug ist das bei allen Amphibien vorhandene markhaltige basale Vorderhirnbündel (STIEDA), das in zwei Abschnitte zerfällt, in das mediale und das laterale Vorderhirnbündel. Das mediale Bündel beginnt in Höhe des ventralen Teiles des Nucleus postolfactorius medialis, das laterale im entsprechenden Abschnitt des Nucleus postolfactorius lateralis. Beide Bündel erhalten gleich im Beginn zahlreiche sekundäre Olfactoriusbahnen (meist aus der Radiatio olfactoria ventralis BINDEWALD, s. unten). In ihrem weiteren Verlaufe erhalten sie starke Zuzüge aus den gleichseitigen Abschnitten des Palliums und der Pars subpallialis, meist in Gestalt von marklosen Fasern. Es sind dies für das laterale

Bündel Faserzüge aus dem Corpus striatum, aus der Area dorsalis und lateralis des Palliums, für das mediale Bündel aus der Area dorsalis und medialis (Primordium hippocampi), letztere fast immer markhaltig, und aus den Septumkernen. Das laterale Bündel führt ferner Fasern aus dem Thalamus zur Area lateralis.

Die so verstärkten Bündel kreuzen beide teilweise in der Lamina terminalis als Commissura anterior und ziehen dann zum Thalamus, wo sie sich verlieren.

Die genauere Zusammensetzung dieser Fasermassen ist äußerst kompliziert und noch keineswegs genügend erforscht. Sie enthalten sowohl auf- wie absteigende Fasern aller genannten Abschnitte.

Der olfaktorische Anteil des Bündels, besonders des medialen, ist beträchtlich.

Eine Anzahl dieser Fasern endet im Nucleus praeopticus, der ein sekundäres oder tertiäres Riechzentrum darstellt.

2. Der Tractus cortico-thalamicus (HERRICK) verbindet Teile des Polus posterior mit dem Thalamus. Er zerfällt in einen Tractus cortico-thalamicus medialis, aus dem kaudalen Abschnitt des Primordium hippocampi und cortico-thal. lateralis, aus dem lateralen und auch teilweise aus dem dorsalen Felde des Palliums.

Die mediale Faserung dürfte als Verbindung des Primordium hippocampi mit einem dem Corpus mamillare der Säuger homologen Abschnitt des Diencephalon dem Fornix entsprechen. Diese Züge sind meist markhaltig.

3. Der Tractus cortico-habenularis medialis und lateralis (HERRICK) (olfacto-habenularis EDINGER) verbindet das Primordium hippocampi und das laterale Feld im Polus posterior mit dem Ganglion habenulae. Teilweise überschreiten sie in der Commissura habenulae die Medianlinie. Diese Züge sind gemischt markhaltig und marklos (ganz marklos bei Amblystoma, BINDEWALD) und bilden die sogenannten Taenia Thalami EDINGERS.

4. Der markhaltige Tractus olfacto-habenularis medialis und lateralis (HERRICK) verbindet den Nucleus praeopticus mit dem Ganglion habenulae, enthält aber Fasern aus dem basalen Vorderhirnbündel, die teilweise dem Striatumanteil entstammen.

Unter den Fasern des Habenularsystems verläuft auch der ganz dem Zwischenhirn zugehörige Tractus habenulo-thalamicus (Taf. 24, Fig. 30).

b) Faserzüge zur Verbindung einzelner Teile des Vorderhirns.

Es können hierbei unterschieden werden kurze Fasern, die benachbarte Gebiete des Vorderhirns, und lange Fasern, die entferntere Abschnitte verbinden.

1. Kurze Fasern.

Im Lobus olfactorius hat BINDEWALD Riechfasern beschrieben, die alle der *Formatio lobaris* entstammen und in drei Richtungen verlaufen.

Die *Radiatio olfactoria dorsalis* verbindet die *Formatio lobaris* mit dem *Nucleus olfactorius anterior*. Sie ist dorsal gerichtet und strahlt, um den Ventrikel biegend, teilweise im breiten Bogen wieder ventralwärts in die medialen Abschnitte des *Nucleus olfactorius anterior*.

Die *Radiatio olfactoria ventralis* stammt aus den ventralen Teilen der *Formatio lobaris*, verläuft ventralwärts und teilt sich fächerförmig auf. Ein Teil der Faserzüge biegt um den *Angulus ventralis* des Ventrikels und strahlt aufsteigend in den *Nucleus olfactorius anterior* aus. Ein anderer Teil nimmt zunächst den gleichen Weg, um dann weiter kaudalwärts das mediale Vorderhirnbündel in der Gegend des *Nucleus postolfactorius medialis* zu erreichen. Ein weiterer Teil bleibt auf der lateralen Seite und gelangt in den *Nucleus postolfactorius lateralis* und in das laterale Vorderhirnbündel (Taf. 23, Fig. 24).

Die *Radiatio olfactoria horizontalis* kommt aus der *Formatio lobaris*. Ihre Fasern verlaufen horizontal um die Ventrikelspitze herum zum *Nucleus olfactorius anterior* (Taf. 24, Fig. 31).

Diese drei Riechstrahlungen sind gemischt, meist markhaltig.

Im Lobus hemisphaericus finden sich zahlreiche, diffus angeordnete, marklose, ab und an markhaltige Fasern, als Verbindungen der einzelnen Felder des *Palliums* untereinander, ferner der *Area lateralis* und des *Striatum*, des *Primordium hippocampi* und des *Septum*s.

Aus dieser Fasermasse einzelne bestimmte Züge herauszuerkennen ist vorläufig noch nicht möglich.

2. Lange Fasern.

Aus den Endstätten der *Radiatio olfactoria dorsalis* nimmt der gemischte *Tractus bulbo-„corticalis“* seinen Ursprung. Er verläuft im dorso-lateralen Teil der Hemisphäre kaudalwärts und verliert sich in der *Area dorsalis Pallii*. Es enthält tertiäre *Olfactoriusfasern* aus dem *Nucleus olfactorius anterior*.

Aus den Endstätten der Radiatio olfactoria ventralis entspringen marklose Fasern, die ihren Verlauf schräg aufwärts und kaudalwärts zum Primordium hippocampi nehmen. Auch hier handelt es sich um tertiäre Olfactoriusfasern aus dem Nucleus olf. ant.

PEDRO RAMON hat sie als Fasciculus bulbo-occipitalis beschrieben. KAPPERS hat diesen Faserzug nicht wiederfinden können und erklärt ihn für unwahrscheinlich. Auch BINDEWALD konnte ihn bei *Amblystoma* nicht feststellen.

Auf GOLGI-Bildern von *Salamandra maculosa* und *Triton* konnte ich ihn aber deutlich verfolgen. Allerdings sah ich ihn nicht bis zum Polus posterior verlaufen, sondern nur bis zum oralen Teil des Primordium hippocampi (Taf. 24, Fig. 32).

c) Kommissuren.

Für die Bahnen des Vorderhirns kommen drei Kommissuren in Betracht:

1. Die Commissura anterior,
2. die Commissura hippocampi seu Pallii,
3. die Commissura habenulae.

Die Commissura anterior liegt in der Lamina terminalis und besteht aus mehreren Komponenten. Sie läßt zwei Abschnitte erkennen, einen vorderen, der die kreuzenden Teile des lateralen Vorderhirnbündels enthält, und einen hinteren Abschnitt, der von den kreuzenden Fasern des medialen Vorderhirnbündels gebildet wird. Die Kreuzung des medialen Bündels besteht zum größten Teil aus sekundären Riechbahnen (Taf. 24, Fig. 27, 28 u. 31).

Die marklose Commissura hippocampi seu Pallii liegt ebenfalls in der Lamina terminalis und zwar dorsal von der Commissura anterior. Sie zerfällt in zwei Abschnitte, Commissura Pallii anterior und posterior HERRICK. Nur die Commissura Pallii anterior verdient die Bezeichnung Commissura hippocampi und ist daher als echtes Psalterium aufzufassen. Sie verbindet tertiäre Riechzentren miteinander, die Areae mediales s. Primordia hippocampi der beiden Poli posteriores (Taf. 24, Fig. 28).

Die Commissura Pallii posterior enthält Fasern (unter Umständen, aber selten, sogar markhaltige), welche die Areae laterales der Poli posteriores miteinander verbinden. Da wir in diesen Areae laterales nicht sekundäre oder tertiäre Riechzentren, sondern den Beginn eines Neopalliums erblicken, fassen wir die Commissura

Pallii posterior als richtiges Corpus callosum im Sinne EDINGERS auf (Taf. 24, Fig. 29).

Hinter der Commissura Pallii posterior liegt eine weitere, von BINDEWALD zuerst beschriebene „X-Kommissur“, welche kreuzende Fasern enthält, die den Eminentiae Thalami entstammen sollen, also nicht mehr zum Vorderhirn gehören. Diese Kommissur tritt in Beziehung zum äußerst verwickelten Habenularsystem. Die von HERRICK beschriebenen Fasern, die aus dem ventralen Teil des Polus posterior stammen, und die zu den Striae medullares, d. h. zum Habenularsystem ziehen, rechnen wir, falls sie vorher die Medianlinie überschreiten, zur „X-Kommissur“, wenn sie dagegen erst in der Commissura habenulae kreuzen, und das ist der größere Teil, sehen wir sie als integrierende Bestandteile dieser Commissura habenularis an, zu der die eigentliche Commissura hippocampi samt ihrem hinteren Abschnitt (Corpus callosum) in keinerlei Beziehungen steht.

Die Commissura habenularis liegt zwar ganz im Gebiet des Diencephalon, wird aber von Fasern des oben beschriebenen Tractus cortico-habenularis und olfacto-habenularis gebildet, so daß sie noch als Kommissur des Vorderhirns anzusehen ist (Taf. 24, Fig. 30).

Zusammenfassung.

1. Das Vorderhirn der Urodelen stellt eine besondere und scharf abgegrenzte Entwicklungsstufe in der Phylogenie des Großhirns dar.

Das Vorderhirn wahrt hier noch vollkommen den histologischen Bau des Medullarrohres, aus dem es sich herausdifferenziert hat. Die leitende Schicht liegt peripher vom zentralen Grau. Eine Rindenbildung ist nicht vorhanden. Die stützende Substanz wird in der Hauptsache durch die radiär verlaufenden, sich reichlich verästelnden Fasern des Ependyms gebildet.

Diese Stufe findet sich in der Großhirnontogenese aller höheren Vertebraten als gemeinsames Ausgangsstadium. In dieser Tatsache erblicken wir eine Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes.

2. Dem morphologischen Aufbau wie auch der histologischen Struktur nach zerfällt das Vorderhirn der Urodelen in drei Abschnitte, den Lobus olfactorius, die Pars subpallialis, das Pallium.

3. Der Lobus olfactorius besteht aus der lateralen Formatio

lobaris, dem Nucleus postolfactorius lateralis und dem — mehr medial gelegenen — Nucleus olfactorius anterior.

4. Die Pars subpallialis zerfällt in den lateral und ventral gelegenen Nucleus basalis, der bei manchen Arten eine Epistriatum-bildung andeutet und in das medial zwischen Pallium und Nucleus basalis eingeschaltete Septum. Dies enthält oral den Nucleus postolfactorius medialis, weiter kaudal die Eminentia septalis mit den Cellulae septales, den Nucleus medialis und lateralis Septi, die Pars fimbrialis Septi.

5. Die histologische Struktur des Palliums zeigt außer dem Ventrikelpendym:

- a) Eine Basalschicht von Körnerzellen,
- b) eine Schwärmschicht von Pyramiden, Körner und Tangentialzellen,
- c) eine zellfreie oder zellarme Zonalschicht.

6. Das Pallium läßt auf Grund der Schichtungsverhältnisse drei verschiedene Felder erkennen, die wir als Primordialfelder bezeichnen:

- a) Eine Area medialis seu Primordium hippocampi,
- b) eine Area dorsalis,
- c) eine Area lateralis.

Area medialis und dorsalis fassen wir als Archipallium, Area lateralis als Neopallium auf.

Eine Kommissur der Areae laterales, die den hinteren Abschnitt der Commissura Pallii bildet, ist daher als echtes Corpus callosum anzusehen.

7. In diesen Feldern erblicken wir Homologa der Rindenfelder höherer Vertebraten im Sinne BRODMANN'S.

8. Bei einzelnen Gattungen sind diese Felder verschiedentlich ausdifferenziert.

Unter den Salamandrinen am schärfsten bei *Salamandra maculosa*, am undeutlichsten bei *Siredon pisciformis*.

Literaturverzeichnis.

1880. BELLONCI, Ricerche comparative sulla struttura dei centri nervosi dei Vertebrati. Roma.
1887. Ders., Sulle commissure cerebrali anteriori degli Anfibi e dei Rettili. Bologna.

1911. BINDEWALD, Eine Commissura intertrigemina im Amphibien-
gehirn. Anat. Anz., Bd. XL.
1914. Ders., Das Vorderhirn von *Amblystoma mexicanum*. Arch.
f. mikr. Anat., Bd. LXXXIV.
1909. BRODMANN, Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirn-
rinde. Leipzig.
1891. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan
von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. LII.
1908. EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentral-
organe des Menschen und der Tiere. Vergleichende Anatomie
des Gehirns, Bd. II, 7. Aufl. Leipzig.
- 1897/99. GAUPP, ECKERS und WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches,
2. Abtlg. Braunschweig.
1897. VAN GEHUCHTEN, Le ganglion basal et la commissure habe-
nulaire dans l'encéphale de la Salamandre. Bull. de l'acad.
royale de Belgique, 3^{me} Serie, Tome XXXIV.
1910. HERRICK, C. J., The morphology of the cerebral hemispheres
in Amphibia. Anat. Anz., Vol. XXXVI.
1910. Ders., The morphology of the forebrain in Amphibia and
Reptilia. Journ. of Comp. Neur. and Psychol., Vol. XX, Nr. 5.
1908. HIRSCH-TABOR, Über das Gehirn von *Proteus anguineus*.
Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXII.
1913. JOHNSTON, The morphology of the Septum, Hippocampus and
pallial commissures in Reptils and Mammals. Journ. of
comp. Neur., Vol. XXIII, Nr. 5.
1908. KAPPERS, Die Phylogenesse des Rhinencephalon, des Corpus
striatum und der Vorderhirnkommissuren. Fol. Neurob. 1.
1909. Ders., The phylogenesis of the palaeocortex and archicortex
compared with the evolution of the visual neo-cortex. Arch.
of Neur. and Psychiatry, Vol. IV.
1920. KUHLENBECK und v. DOMARUS, Zur Ontogenese des mensch-
lichen Großhirns. Anat. Anz., Bd. LIII.
1853. LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische
und Reptilien. Berlin.
- 1879/82. MASON, Minute structure of the central nervous system
of certain Reptiles and Batrachians of America. Newport.
1915. MAURER, Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig.
1895. NEUMAYER, Die Großhirnrinde der niederen Vertebraten.
Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München.
1888. OSBORN, A contribution to the internal structure of the
Amphibian brain. Journ. of Morphology, Vol. II.
1890. OYARZUM, Über den feineren Bau des Vorderhirns der Am-
phibien. Arch. f. mikr. Anat., Vol. XXXV.
1896. RAMON, PEDRO, L'encéphale des Amphibiens, Bibl. Anat.,
Vol. IV.
1909. RAMON, S.-Y CAJAL, Histologie du système nerveux de l'homme
et des vertèbres. Paris.
1893. RETZIUS, Studien über Ependym und Neuroglia. Biol. Unters.,
N. F., Bd. V.

1911. RÖTHIG, Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. Nr. 3: Zur Phylogense des Hypothalamus. Fol. Neurob., Vol. V.
1911. Ders., Zellanordnungen und Faserzüge im Vorderhirn von *Siren lacertina*. Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Anhang. Berlin.
1912. Ders., Beiträge zum Studium usw., Nr. 5. Die Zell-anordnungen im Vorderhirn der Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei *Testudo* und *Lacerta*. Verhandlungen d. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Tweede Sektie, Deel 17, Nr. 1.
1903. RUBASCHKIN, Zur Morphologie des Gehirnes der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Vol. XLII.
1870. STIEDA, Studien über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Leipzig.
1875. Ders., Über den Bau des zentralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Leipzig.
1875. Ders., Über den Bau des Zentralnervensystems des Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV.
1908. SNESSAREW, Über die Nervenfasern im Rhinencephalon beim Frosch. Journ. f. Psych. u. Neur., Bd. XIII.

Tafelerklärungen.

Taf. 21.

Fig. 1. Äußere Ansicht eines Urodelengehirnes (*Salamandra maculosa*). Dorsalseite.

- d* = Diencephalon.
c = Epiphysis.
f = Fovea limbica (unkonstant).
h = Lobus hemisphaericus.
k = Kleinhirn.
l = Lobus olfactorius.
m = Medulla oblongata.
n = Paraphysis.
o = Nervus olfactorius.
p = Polus posterior.
t = Tectum opticum.

Fig. 2. Querschnitt durch den Lobus hemisphaericus.

- dl* = Pars dorso-lateralis.
dm = Pars dorso-medialis.
p = Pars pallialis.
s = Pars subpallialis.
se = Septum.
vl = Pars ventro-lateralis.
vm = Pars ventro-medialis.

Fig. 3. Längsschnitt durch das Vorderhirn (Salamandra).

a = Aula.

h = Lobus hemisphaericus.

l = Lobus olfactorius.

m = Foramen Monroi.

r.l.f. = Recessus latero-frontalis ventriculi Lob. olf.

r.m.c. = Recessus medio-caudalis " " "

r.m.f. = Recessus medio-frontalis " " "

t = Thalamus.

Fig. 4. Schematischer Längsschnitt durch ein Urodelenvorderhirn in der Medianlinie. Sulci des Diencephalon nach C. J. HERRICK.

a = Commissura ant.

c = Chiasma opticum.

cp = Commissura posterior.

e = Epiphysis.

h = Commissura habenularis.

i = Infundibulum.

m = Foramen Monroi.

u = Lamina supraneuroporica.

o = Recessus praeopticus.

p = Paraphysis.

pl = Plexus chorioides.

r = Recessus neuroporicus.

sd = Sulcus diencephalicus dorsalis.

sl = Sulcus limitans.

sm = Sulcus diencephalicus medius.

sv = Sulcus diencephalicus ventralis.

t = Lamina terminalis.

v = Velum transversum.

Fig. 5. Ependym, Mooszelle und Astrocyt. (Nach mehreren GOLGI-Bildern kombiniert.)

Fig. 6. Hellkernige, dunkelkernige Ganglienzellen und Ependym (Cresylviolett).

Fig. 7. Formatio lobaris.

1. Fila olfactoria } Formatio bulbaris.

2. Zona glomerulosa }

3. Zona molecularis.

4. Zona mitralis.

5. Zona granularis.

c.b.d. = Cellulae bulbares dorsales }
c.b.m. = Cellulae bulbares mediales } Nucleus olfactorius anterior.
c.b.v. = Cellulae bulbares ventrales }

Fig. 8. Die Schichtungsverhältnisse des Urodelenpalliums.

a) GOLGI-Bild (kombiniert).

b) Cresylviolett.

g = Kapillargefäß.

Fig. 9. Die Regionen des Urodelenvorderhirns. Mediale Seite (die punktierte Linie stellt die Umrisse des Seitenventrikels dar).

- a* = Nucleus olfactorius anterior.
al = Area lateralis Pallii.
b = Nucleus basalis.
d = Area dorsalis Pallii.
e = Epistriatum.
l = Formatio lobaris.
m = Area medialis Pallii.
pl = Nucleus postolfactorius lateralis.
pm = Nucleus postolfactorius medialis.
s = Septum.

Fig. 10. Die Regionen des Urodelenvorderhirns. Laterale Seite (Erklärungen s. unter Fig. 9).

Taf. 22.

Fig. 11. Schnitt durch den Lobus hemisphaericus von Salamandra maculosa am oralen Beginn des Nucleus postolfactorius lateralis.

Erklärung der bei den Serienschnitten (Fig. 11—23) verwendeten Bezeichnungen:

- b* = Nucleus basalis.
c = Cellulae superficiales.
ch = Plexus chorioides.
cs = Cellulae septales.
d = Area dorsalis Pallii.
e = Epistriatum.
em = Eminentia thalami.
l = Area lateralis Pallii.
m = Area medialis Pallii (Primordium hippocampi).
md = Area medialis Pallii, Portio dorsalis.
mv = Area medialis Pallii, Portio ventralis.
nl = Nucleus lateralis Septi.
nm = Nucleus medialis Septi.
o = Nucleus praeopticus.
p = Paraphysis, bzw. Plexus chorioides.
pf = Pars fimbriialis Septi.
pl = Nucleus postolfactorius lateralis.
r = Recessus praeopticus.
s = Septum, Eminentia septalis, Nucleus postolfactorius medialis.
se = Septum ependymale.
t = Lamina terminalis.
th = Thalamus.

Fig. 12. Schnitt durch den Lobus hemisphaericus von Salamandra am kaudalen Ende des Nucleus postolfactorius lateralis.

Fig. 13. Schnitt durch den Lobus hem. von Salamandra im mittleren Abschnitt des Vorderhirns.

Fig. 14. Schnitt durch den Lobus hem. von Salamandra in Höhe der Lamina terminalis.

Fig. 15. Schnitt in Höhe des kaudalen Abschnittes des Nucleus postolfactorius lateralis von Triton vulgaris.

Fig. 16. Schnitt im mittleren Teil der Hemisphäre von Triton.

Fig. 17. Schnitt dicht oral des Foramen Monroi und des Septum ependymale von Triton.

Fig. 18. Schnitt in Höhe der Lamina terminalis von Triton.

Taf. 23.

Fig. 19. Schnitt durch den Polus posterior von Triton.

Fig. 20. Schnitt durch die Mitte des Nucleus postolfactorius lateralis von Siredon pisciformis.

Fig. 21. Schnitt durch die Hemisphärenmitte von Siredon.

Fig. 22. Schnitt in Höhe der Lamina terminalis von Siredon.

Fig. 23. Schnitt in der Nähe des Polus posterior von Siredon.
z = Zellstrang, der das Grau des Thalamus mit dem kaudalen Ende des Nucleus basalis verbindet.

Fig. 24. Faserzüge im Lobus olfactorius. Mit Ausnahme von Fig. 31 (*Salamandra maculosa*) sind die Abbildungen der Faserzüge nach GOLGI- und CAJAL-Bildern von Triton cristatus kombiniert.

bc = Ursprung des Tractus bulbo-corticalis.

lv = Ursprung des lateralen Vorderhirnbündels.

mv = Ursprung des medialen Vorderhirnbündels.

rd = Radiatio olfactoria dorsalis.

rv = Radiatio olfactoria ventralis.

Fig. 25. Faserzüge des Lobus hemisphaericus (oral).

bc = Tractus bulbo-corticalis.

lc = Laterales Vorderhirnbündel.

mv = Mediales Vorderhirnbündel.

Fig. 26. Faserzüge des Lobus hemisphaericus.

Taf. 24.

Fig. 27. Kreuzungen des lateralen und medialen Vorderhirnbündels in der Lamina terminalis (Commissura anterior).

Fig. 28. Commissura Pallii anterior (*cp*), die echte Commissura hippocampi oder Psalterium, in der Lamina terminalis, dorsal der Commissura anterior.

Fig. 29. Commissura Pallii posterior (*cp*), verbindet als Corpus callosum die neopallialen Areae laterales. Dorsal der hinterste Abschnitt der Commissura hippocampi (Psalterium).

Fig. 30. Das Habenularsystem.

ch = Tractus cortico-habenularis (med. u. lat.).

ch' = Commissura habenularis.

ct = Tractus cortico-thalamicus (med. u. lat.).

lv = Laterales Vorderhirnbündel.

mv = Mediales Vorderhirnbündel.

oh = Tractus olfacto-habenularis.

st = Stria medullaris oder Taenia Thalami.

sd, sl, sm, sv = Sulci des Diencephalon, s. Fig. 4.

Fig. 31. Längsschnitt durch den basalen Teil des Vorderhirns von *Salamandra maculosa*.

ca = Commissura anterior.

lv = Einzelne Fasern des lateralen Vorderhirnbündels.

mv = Mediales Vorderhirnbündel.

rh = Radiatio olfactoria horizontalis.

rv = Radiatio olfactoria ventralis.

Fig. 32. Sagittalschnitt der medialen Hemisphärenwand.

bo = aufsteigende Teile der Radiatio olf. ventralis, „Tr. bulbo-occipitalis“ P. RAMONS.

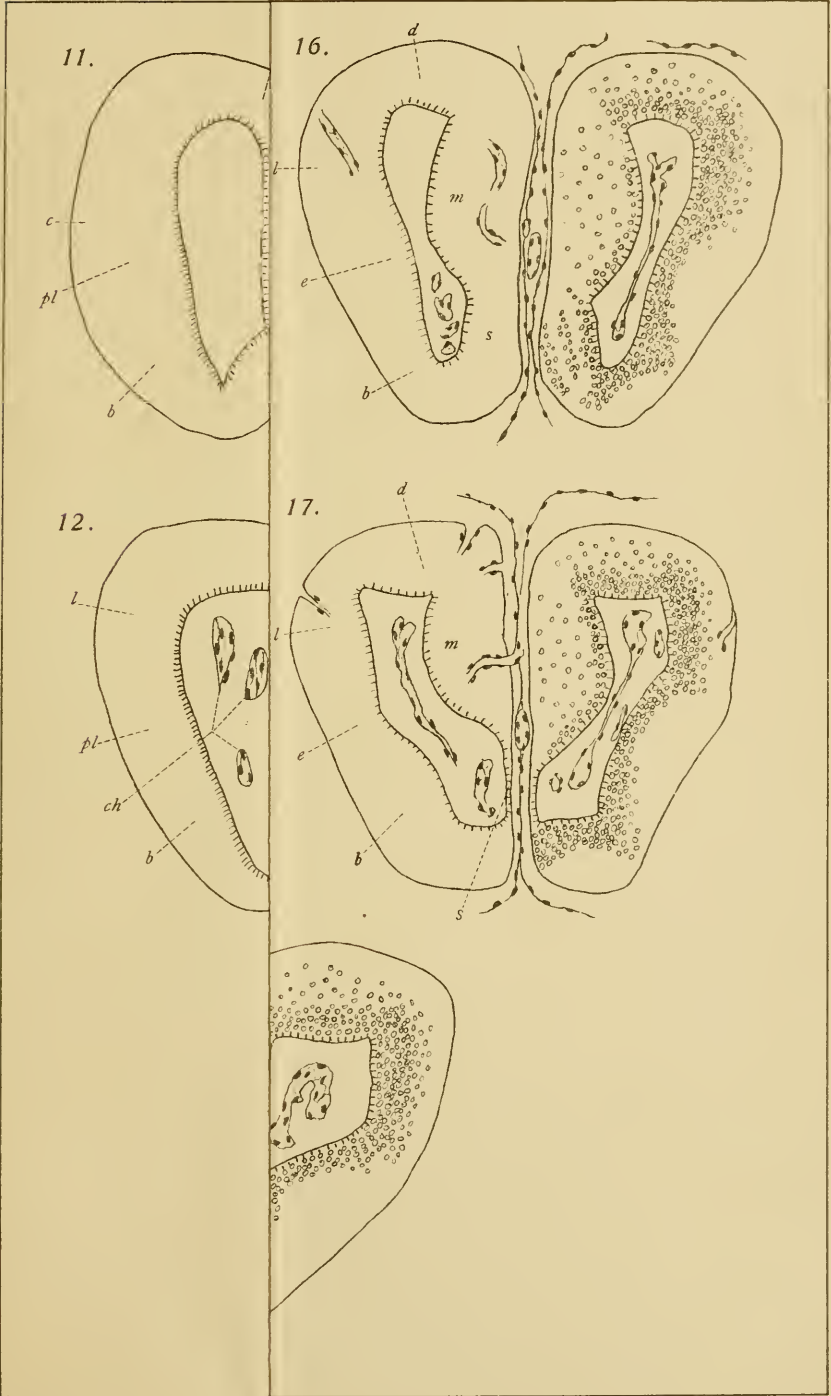
mv = Mediales Vorderhirnbündel.

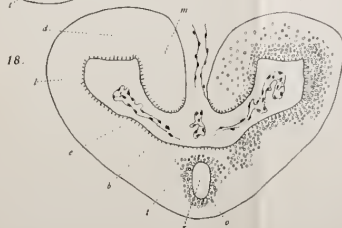
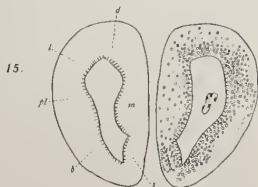
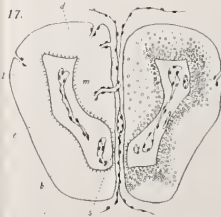
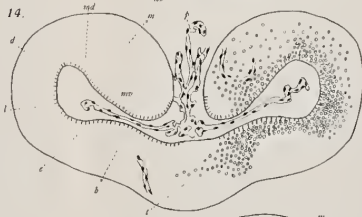
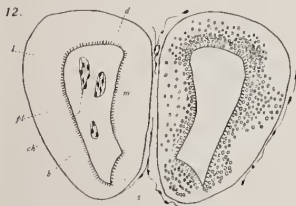
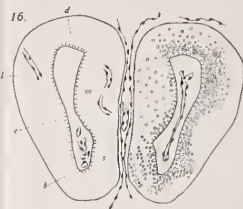
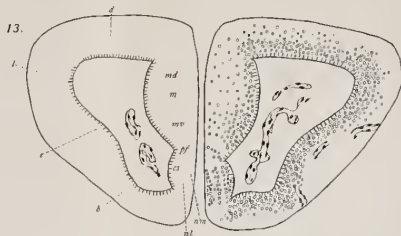
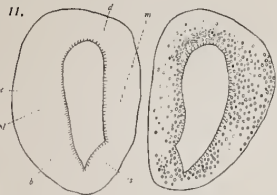
rd = Radiatio olfactoria dorsalis.

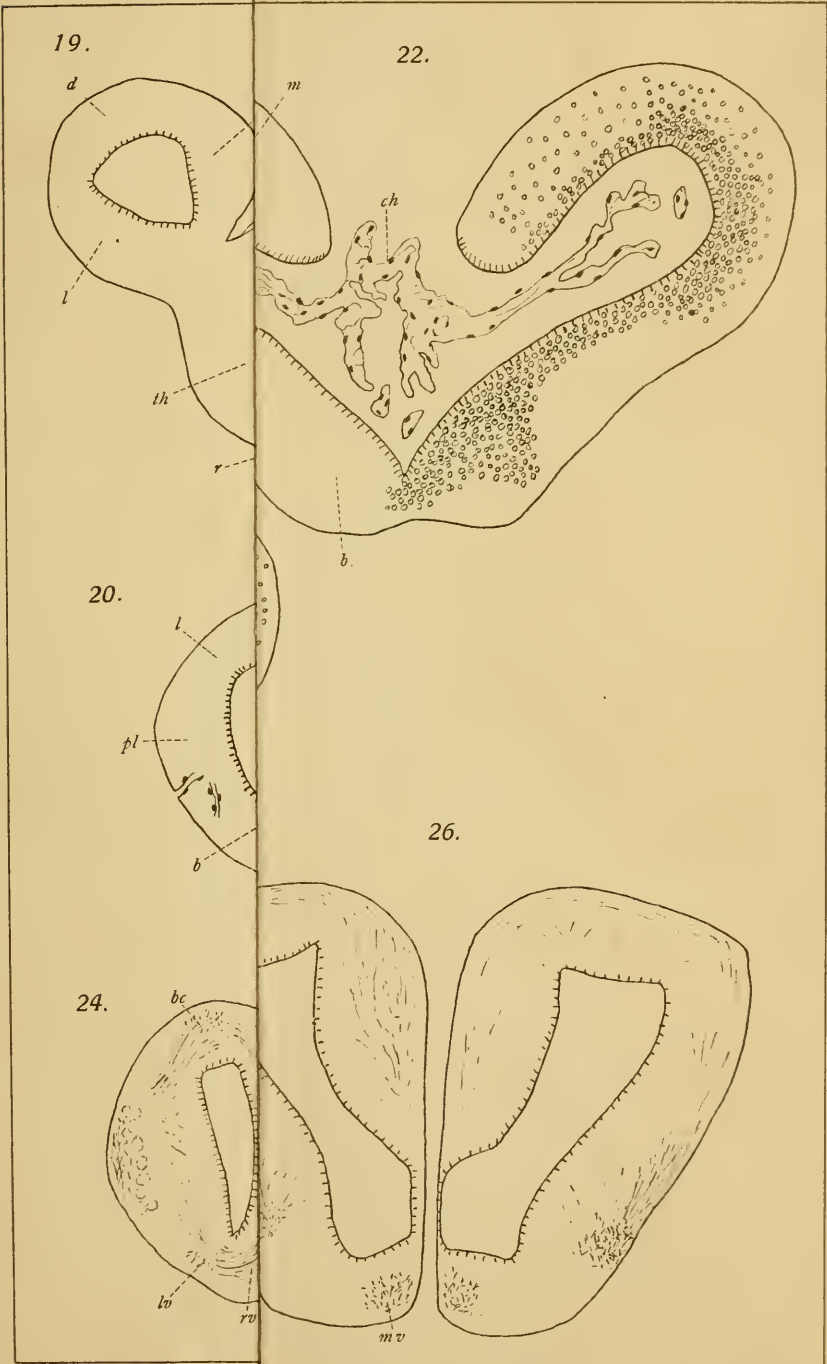
rh = Radiatio olfactoria horizontalis.

rv = Radiatio olfactoria ventralis.

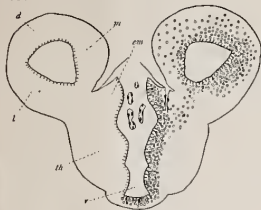
Fig. 33. Orientierungsskizze zu der vorgeführten Faserzugsserie.



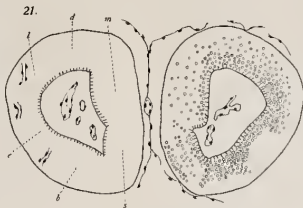




19.



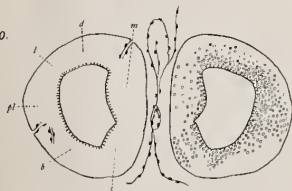
21.



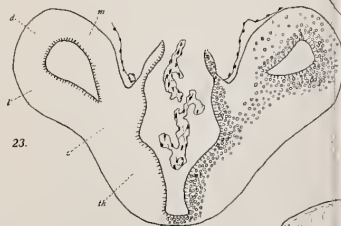
22.



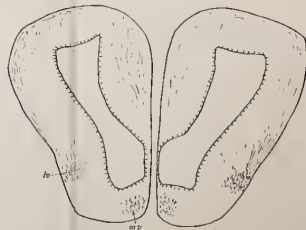
20.



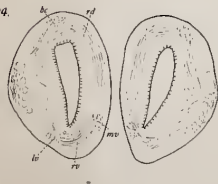
23.



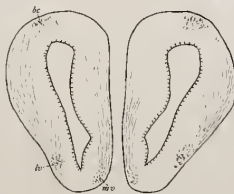
26.

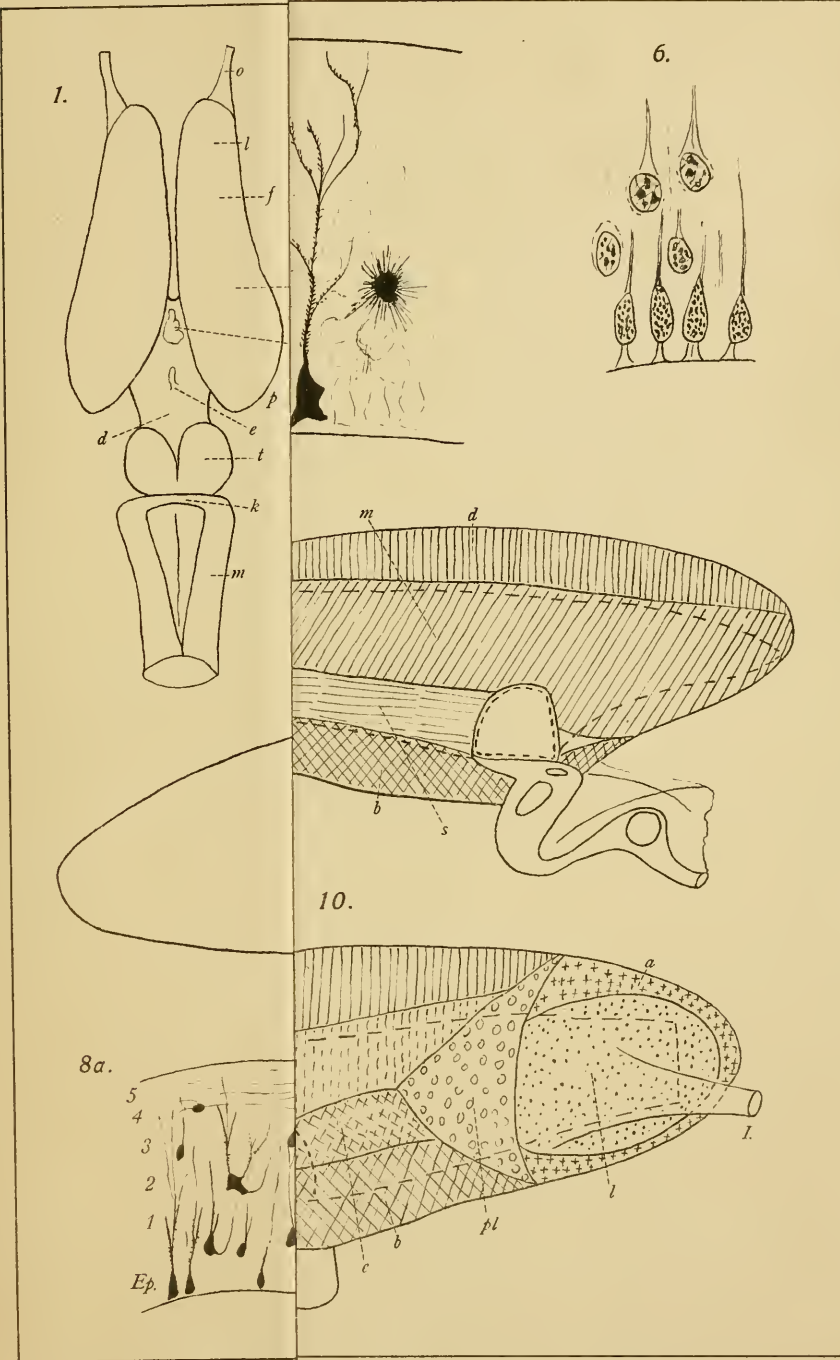


24.



25.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [NF_50](#)

Autor(en)/Author(s): Kühlenbeck Hartwig

Artikel/Article: [Zur Morphologie des Urdelenvorderhirns. 463-490](#)