

# Die Entwicklung des Gehirnes beim Kanarienvogel.

Von A. Fleischmann.

Mit 16 Figuren im Texte.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Erlangen.

In Fortsetzung meiner Studien über die Kopfreion der Amnioten (Morphol. Jahrbuch, Bd. 31—45) habe ich Herrn Dr. K. Boß mit der Aufgabe betraut, die Formentwicklung des Vogelhirnes beim Kanarienvogel durch plastische Rekonstruktionen zu verfolgen. Heute kann ich die von der geschickten Hand meines Schülers ausgeführten Modelle vorlegen.

Der Kopfteil des Zentralnervensystems entwickelt sich unter anhaltender Volumsteigerung und verschiedenartiger Wölbung der Seitenwände. Das Relief der Hirnanlage ändert sich so andauernd, daß es schwer fällt, Formeigenschaften zu finden, welche sich relativ wenig ändern und frühzeitig zu erkennen sind. Die von His als Isthmus Rhombencephali bezeichnete ringförmige Stelle nahe der Mittelhirnbeuge scheidet die beiden Hauptkomplexe der Hirnanlage, Cerebrum und Rhombencephalon, welche sowohl durch die verschiedene Achsenrichtung als durch ihre äußere Form und spätere Funktion wesentliche Gegensätze bilden. Das Rhombencephalon geht als langgestrecktes, konisches Gebilde aus dem Medullarrohr hervor und wird durch den Isthmus jäh abgegrenzt. Das Cerebrum dagegen gleicht einer länglichen seitlich komprimierten, in drei Zonen gegliederten Blase. Gleich über dem Isthmus erhebt sich die einheitlich kugelige Wölbung ihres Mittelhirnabschnittes; davor liegt das Zwischenhirn mit schmalen Lumen und vor diesem das Vorderhirn mit symmetrischen Aussackungen der Hemisphären.

Die Masse des Cerebrums wird nach abwärts entfaltet, sodaß sein größerer Teil gegenüber dem konisch erweiterten Rhombencephalon liegt. Auf diesen Formcharakter hat His großes Ge-

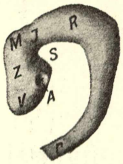


Fig. 1.

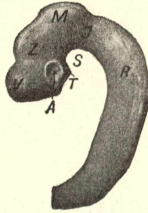


Fig. 2.

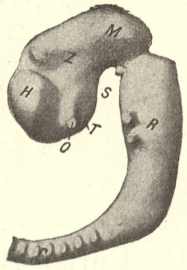


Fig. 3.

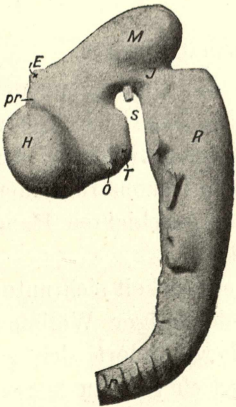


Fig. 4.

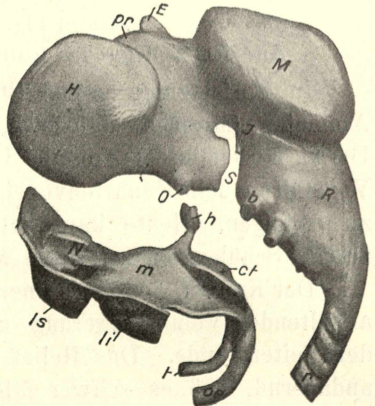


Fig. 5.

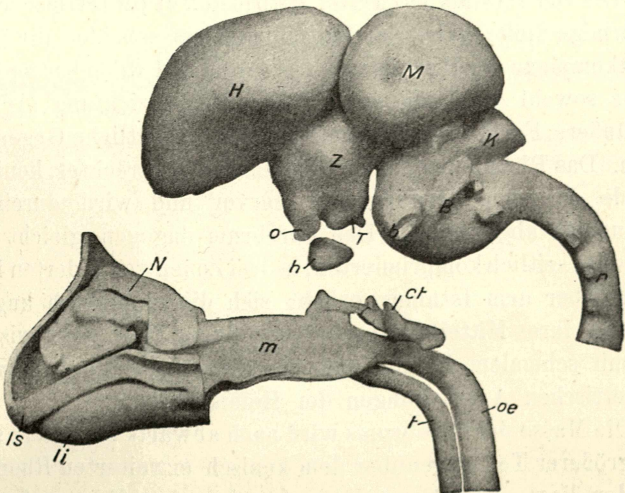


Fig. 6.

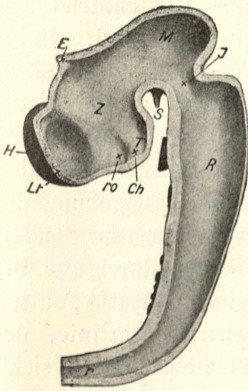


Fig. 7.

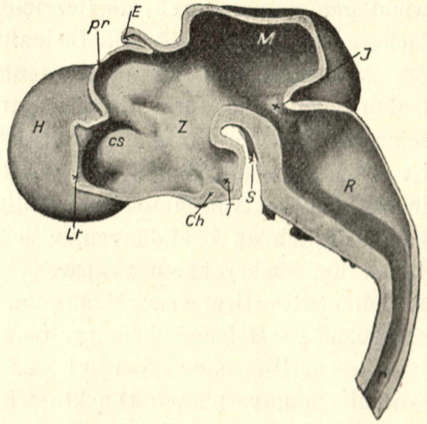


Fig. 8.

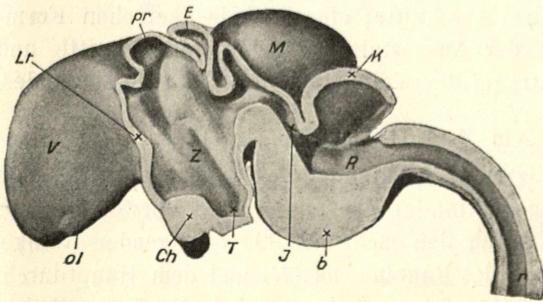


Fig. 9.

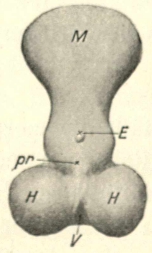


Fig. 10.

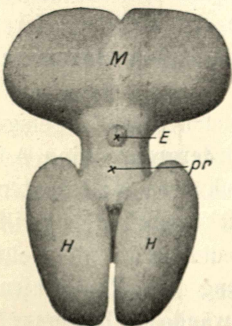


Fig. 11.

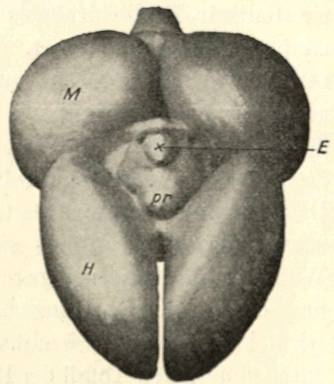


Fig. 12.

wicht gelegt und durch die Bezeichnung „Sattelspalt“ die Tatsache ausgedrückt, daß die Bodenfläche des Rautenhirns und des Cerebrums einander außerordentlich genähert sind. Beide laufen sogar eine kurze Strecke parallel und nur durch einen schmalen Abstand (eben den Sattelspalt) getrennt. Der Name ist nicht ganz zutreffend, weil der Raum des sogen. Sattelspalts in Wirklichkeit von Mesoderm erfüllt ist. Einen Spalt gewahrt man lediglich an Abbildungen, welche die ganze Umgebung des Hirns am embryonalen Präparat ignorieren oder an Sondermodellen der Hirnform. Man kann den Fehler durch die Bezeichnung „Sattelenge“ bessern. Im allgemeinen bedeutet „Sattelenge“ den U-förmigen Verlauf der ventralen Konturlinie, der sowohl am unverletzten Objekte wie an Medianschnitten sichtbar wird.

Die Metamorphose der Hirnanlage beim Kanarienvogel gliedert sich in drei Abschnitte; eine Periode der rohen Formskizze, eine Zeit der Ausgestaltung der Hauptabschnitte und einen dritten Zeitraum der Vollendung des fertigen Zustandes.

#### Am Modelle D (Fig. 4, 7)

fällt die morphologische Bedeutung des Isthmus (*I*) durch sein Relief am meisten auf infolge der energischen Vorwölbung des Mittelhirns (*M*), durch den mehr als 90° betragenden Winkel zwischen der Achse des Rautenhirns (*R*) und dem Hauptdurchmesser des Cerebrums, ferner dadurch, daß die Infundibulargegend (*T*) des Zwischenhirns als kräftiger Auswuchs etwa parallel zur Hinterhirnbasis entwickelt ist. Die Brückenbeuge ist noch nicht angedeutet, daher erstreckt sich das Rhombencephalon ziemlich gerade zur Nackenbeuge der hinteren Hirngrenze, wo das verlängerte Mark mit parabolischem Bogen aus dem Rückenmark hervorgeht.

Die einzelnen Gehirnteile sind nicht gleich stark angelegt. Das Rhombencephalon besitzt nahe der Vordergrenze eine Anschwellung und verjüngt sich konisch nach vorn und hinten. Während es allmählich gegen das dünne Rückenmark abschwilt und ohne scharfe Grenzmarke in das Medullarrohr übergeht, wird kurz vor der breitesten Ausbauchung des Rautenhirns durch plötzlichen Abfall der Dach- und Seitenwände der Isthmus (*I*) (s. Fig. 4 u. 7) gebildet, der seine Existenz der geringen Wachs-

tumsenergie der Ektodermzellen dankt. Nimmt man die Wurzel des Oculomotorius als vordere Grenze des Isthmus, so verläuft der ventrale Kontur des Rautenhirns ziemlich gerade zur Nackenbeuge. Nur am vorderen Ende des Isthmus tritt eine schwache Konkavkrümmung (Fig. 4) auf, da hier die Wand der Hirnanlage mit  $\Pi$ -förmigem Bogen in die rückläufige Ventralwand des Mittelzwischenhirns übergeht. Das Rhombencephalon ist hochgradig aufgebläht. Deutlicher als an anderen Hirnzonen kommt hier der allgemeine Charakter des Zentralnervensystems als eines Rohres mit ventral und lateral versteiften Wänden zum Ausdruck. Die Dorsalwand bleibt auf der embryonalen Stufe einer ganz dünnen Schichte stehen, die auch späterhin an dem lebhaften Dickenwachstum der übrigen Wandbezirke nicht teilnimmt. Nur der schräg zum Isthmus abfallende Bezirk des Daches gewinnt an Dicke, um sich allmählich zur ansehnlichen Masse des Cerebellums zu entfalten.

Der vordere Schenkel der gekrümmten Hirnanlage, das Cerebrum, hat schon reiche Differenzierung erfahren infolge des ungleichmäßigen Wachstums verschiedener Wandfelder, welches kleine und große, rundliche und längsgestreckte Erhebungen geschaffen hat. In der Seitenansicht erscheint das Cerebrum als einheitlicher Komplex, belebt von der starken Wölbung des Mittelhirns (*M*), der schwachen Ausbiegung des Zwischenhirndaches (*Z*) sowie den Hemisphärenblasen (*H*) und mit einem rückläufigen Schnabel gegen das Rautenhirn, der den vorderen Kurvenschenkel der Sattelbucht bildet.

Nach allen Seiten ausladend steigt aus dem Isthmus die gewölbte Wand des Mittelhirns gleich einer runden Blase empor. Eine leise mediane Abflachung ihres Daches läßt bereits ahnen, daß die Blase später in zwei laterale Höcker zerlegt wird. Das Mittelhirn wölbt sich etwas mehr lateral vor als das Hinterhirn, es liegt in direkter Verlängerung der Rautenhirnachse und bildet ebensowohl den kugeligen Abschluß des Rautenhirnschenkels wie den Anfang der senkrecht abwärts hängenden Masse des Cerebrums. Infolge dieser vermittelnden Stellung zwischen den beiden Hirnschenkeln ist die ventrale, zur Sattelspalte schauende Wand sehr schmal. Seitenwände und Decke ballonartig entfaltet.

Eine lateral flache, dorsal seichte Einbuchtung trennt das

Mittelhirn vom Zwischenhirn, das keine Neigung zu starker Seitenwölbung seiner Wand besitzt. Seine rechte und linke Seitenwand sind ziemlich parallel und nur wenig eingedellt. Die Dachfläche (Fig. 10, *pr*) trägt jederseits eine schwache Auswölbung, die in der Seitenansicht als flacher Buckel auffällt. Vor dieser Stelle ziehen zwei Seitenfurchen die Grenze gegen das Vorderhirn samt den Hemisphären. Median ragt die kleine Epiphyse (*E*) über das Dach und vor ihr liegt die breite Pars parencephalica (*pr*). Der basale Teil des Zwischenhirns erscheint in seiner Gesamtheit als einheitlicher Sack, der nur an der Wurzelstelle des Opticus eine stärkere Seitenausladung bildet. Noch sind die Hemisphärenblasen nicht groß genug, um Teile des Zwischenhirns zu bedecken; daher kann seine Gestalt leicht überblickt werden. Von den Wachstumszentren, welche die eigentümliche Umgestaltung des Zwischenhirns veranlassen, ist das ventrale am wichtigsten, da es die charakteristische Konturlinie der Ventralwand verursacht. Vor dem Isthmus beschreibt der Boden des Mittelzwischenhirns einen kleinen Halbkreis, so daß das folgende Bodenstück, das der Rautenhirnbasis parallel geht, dieser sehr genähert ist. Infolge davon bildet die Basis des Rauten-, Mittel- und Zwischenhirns die U-förmige Umrißlinie der Sattelenge (*S*). Sie ist eine charakteristische Formeigentümlichkeit für junge Stadien und dauert auch im fertigen Zustand fort, obwohl weitere Wachstumsvorgänge Veränderungen der Silhouette anbahnen.

Dem konventionellen Gebrauche gemäß unterscheide ich vor dem Zwischenhirn das Vorderhirn nebst den Hemisphärenbläschen, obgleich das Relief der Hirnanlage diese Trennung nicht notwendig macht. Es sind nur die Hemisphärenbläschen selbst, welche zu einer gesonderten Besprechung des vorderen Abschnittes veranlassen. Sie steigen aus der lateralen und basalen Wand des Vorderhirns ganz allmählich in schräger Neigung heraus: dorsal (Fig. 10) sind sie stärker abgehoben, weil die Wölbung steil einsetzt und eine Strecke nahe der vorderen Zwischenhirnwand dorsal emporsteigt, so daß hier eine tiefe Inzisur entsteht. Da die Hemisphärenbläschen fast aus der ganzen Seitenfläche gebildet werden, nimmt das primäre Vorderhirn selbst nur einen medianen Abschnitt ein. An der Außenansicht des Modells fällt er dorsal besonders auf. Von

der Epiphysenwurzel zieht nämlich eine mediane Erhebung nasalwärts; sie ragt gratartig über die Inzisur zwischen Hemisphären und Zwischenhirn empor und verläuft langsam in das schwache Mediantal zwischen beiden Hemisphären.

### Modell E (Fig. 5, 8, 11).

Das ungewohnte Relief des Modelles E ist das Resultat folgerichtiger Fortbildung der am jüngeren Modell vorhandenen Eigenschaften, die sich mit einer bedeutenden Längsstreckung abspielt.

Der Isthmus (*I*) hat bei der allgemeinen Volumvergrößerung etwas an Umfang zugenommen, doch hat darunter seine Eigenart nicht gelitten. Er ist immer noch die engste Stelle der gesamten Hirnanlage und scheidet sehr deutlich Cerebrum und Rhombencephalon (*R*). An letzterem wurde die wichtigste Veränderung dadurch hervorgerufen, daß seine früher fast gerade verlaufende Achse eine Knickung erfahren hat, die an der Basis als Brückenkrümmung (*b*) bemerkbar wird. Daher liegt die ventrale Fläche des Rautenhirns in zwei fast rechtwinklig aufeinander stehenden Ebenen, deren Grenzkante der unteren Ecke der Infundibulartasche des Zwischenhirns ungefähr gegenübersteht. Durch die neue Krümmung der Rautenhirnbasis wird der schon im vorigen Stadium vorhandene  $\Omega$ -förmige Ventralkontur der Sattellege (*S*) noch augenfälliger betont, indem zu der Abgrenzung des oralen Schenkels an der ventralen Trichterecke die andere Grenzmarke der Brückenecke kommt. Wir betrachten zunächst den Rautenarm des Modells. Hinter der Isthmusenge divergiert die Wand allseitig, sowohl die Basis und die Seitenwände als auch die Decke bis zu einer Maximalanschwellung, die ungefähr an einem durch die Ecke der Brückenkrümmung etwas schräg zur Rautenhirnachse gelegten Kreise erreicht wird. Von hier sinkt die Aufblähung des Rautenhirns wieder, bis sie an der Nackenbeuge zu den kleinen Ausmaßen des Medullarrohrs zurückkehrt. Der Volumzunahme geht das Dickenwachstum der Wand des Rautenhirns parallel (Fig. 8), hauptsächlich basal und lateral; dorsal stößt an die Isthmusgrenze ein jetzt verstärkter und steiler aufgerichteter Bezirk des Daches, welcher das spätere Cerebellum vorbereitet (Fig. 14 *K*).

Das übrige Rautendach hat die zarte Struktur seiner ersten Anlage behalten.

Ganz gewaltig ist das Mittelhirn (*M*) angewachsen. Es bildet einen scheibenförmigen, schräg zur Sattellänge geneigten Lappen, der sowohl lateral als kaudal kräftig ausladet. Besonders kaudal hat es an Masse und Ausdehnung gewonnen, so daß es fast die ganze Kleinhirnanlage des Rautenhirns überragt und die ringförmige Isthmusenge von oben verdeckt (Fig. 8). Nur ein ganz schmaler Abstand zwischen Mittelhirn und Cerebellarplatte (*K*) bleibt bewahrt. Der mediane Bezirk in der Dachfläche des Mittelhirns war schon am vorigen Modell weniger als die Seitenzonen gewölbt. Hier ist das Dach stärker ausgebildet; der Charakter der Abflachung ist beibehalten, aber durch leichte Eindellung der vorderen Fläche besser prononziert, wodurch das Mittelhirn Scheibenform erhalten hat. An der nach dem Rautenhirn abfallenden Fläche dagegen ist ein Mittelstreif zwischen den mächtig ausladenden Seitenzonen niedrig geblieben, so daß eine schmale Mediankerbe hinter der vorderen Delle entstand. Damit ist die symmetrische Ausgestaltung des embryonalen Mittelhirns in die getrennten *Lopi optici* des Vogelhirns angebahnt (vgl. Fig. 5 und 6).

Die beiden Hemisphärenbläschen (*H*) sind zwar ansehnlich gewachsen, aber bei weitem nicht in dem Maße wie das Mittelhirn, weil der ihnen zugewiesene Platz in der Kopfregion eine gleich starke Entfaltung nach der lateralen Seite wegen der Nähe der großen Augen verbietet. Daher gleichen sie (Fig. 11) langgestreckten Flachhügeln, welche die Seitenwände des Vorderhirns flankieren. Mehr als früher (Fig. 10) dehnen sie sich rückwärts gegen das Mittelhirn aus und decken vorerst einen kleinen Teil des Zwischenhirns, genau wie das Mittelhirn das Hinterhirn überschirmt.

Der größte Teil des schmalen Zwischenhirns (*Z*) liegt noch frei (Fig. 5) zwischen den Nachbarzonen. Seine ruhige Oberfläche bietet einen angenehmen Kontrast zu den stark gewölbten Wänden des Mittel- und Vorderhirns. Wenngleich das Zwischenhirn wenig Zuwachs am transversalen Durchmesser erfahren hat, ist doch seine Höhe bedeutend gestiegen. Die Entfernung des Daches etwa von der Epiphysenwurzel bis zur vorderen Ecke des Trichtersackes ist nahezu verdoppelt.



Modell F (Fig. 6, 9, 12).

Das Modell F ist durch die fortgeschrittene Entfaltung der Hemisphären, die kräftige Wölbung des Mittelhirns und die Abrundung der Brückenbeuge ausgezeichnet. Eigentümlich ist die auffallende Formmetamorphose der Hemisphären in lange, eiförmige Gebilde, die mit der Hälfte ihrer Masse gleich kräftigen Hakennasen über die Lamina terminalis vorstoßen und der schmalen transversalen Breite der Lamina terminalis entsprechend einen kurzen medianen Abstand bewahren (Fig. 12), dessen mesodermale Füllmasse die Anlage der Sichel liefert. Entsprechend dem fortgeschrittenen Entwicklungszustand der übrigen Kopforgane kann die Gestaltung, besonders des gewaltigen Vorderhirns nicht ohne Berücksichtigung der Nachbarschaft verstanden werden. Oben und vorn, wo kein Hindernis entgegensteht, finden wir beide Hemisphären wohlgerundet (Fig. 12). Die Wölbung fehlt dagegen den medianen Sichelflächen. Lateral und basal (Fig. 6) sind die Hemisphären eingebuchtet, da die benachbarten Augenblasen Platz brauchen. Das hintere, kugelig gerundete Ende der Hemisphären reicht dicht an das Mittelhirn und verdeckt die dorsale Zone des Zwischenhirns in der Seitenansicht vollständig.

Das Mittelhirn (*M*) hat seine Lateralwölbung, welche es am meisten von allen Hirnteilen auszeichnet, verstärkt (Fig. 12); es springt in Form von zwei schräg-ovalen Höckern zur Seite, weil die im vorigen Stadium nur hinten, nahe dem Cerebellum einschneidende Medianfurche sich auch auf die vordere leise Eindellung erstreckt hat. Daher liegt jetzt ein schmaler Medianstreif des Mittelhirndaches tief unter den hochgewölbten Lobi optici (Fig. 9).

Das Zwischenhirn wird in der Seitenansicht des Modells zwar von den Hemisphären und dem Mittelhirn zum Teil verdeckt, doch ist es proportional der früheren Anlage gewachsen, weniger in die Höhe als in transversaler Richtung durch Verdickung der Seitenwände. Sein Dach quillt zwischen den gewaltigen Massen der Hemisphären als ansehnlicher, eigenartig modellierter Hügel empor. Man sieht hier die von der Lamina terminalis aufsteigende Kuppel (*pr*) der Pars parencephalica (Zirbelpolster), an welche sich die Epiphyse (*E*) schmiegt. Von dem

zwischen die Lobi optici eingeschalteten medianen Dachstreifen des Mittelhirns ist es durch eine kurz hinter der Epiphysenwurzel liegende Kerbe der kleinen Pars synencephalica getrennt. Die laterale Zwischenhirnwand wird zum großen Teil von den Hemisphären (*H*) bedeckt. Der ventrale Abschnitt ist stark in die Breite gewachsen. Der Infundibularteil hat sich gegen das Hinterhirn hügelartig vorgewölbt und durch eine seichte Mulde gegen die Abgangsstelle des *N. opticus* abgesetzt.

Der Isthmus hat seine Bedeutung für die Einteilung des Gehirns beibehalten. Durch die voluminöse Entfaltung aller Hirnabschnitte ist er zum Teil verdeckt, rechts und links, wo er frei zutage tritt, hat er an Dicke bedeutend zugenommen. Er ist eine breitovale, ganz schief zur Hirnachse gestellte, schmale Zone geworden. Das Rautenhirn (*R*), das enorm an Masse und Volum gewachsen ist, tritt uns in einer ganz neuen Form entgegen, indem sein Boden nicht bloß stark verdickt, sondern in noch viel höherem Grade gekrümmt ist, so daß anstatt der ziemlich ebenen Fläche (Fig. 8) hinter der Brückenecke ein konvex gebogener Abschnitt (Fig. 9) folgt. Die Form des hinter der Brückenkrümmung liegenden Abschnitts, besonders die auffallend hohe Lage der Nackenbeuge wird durch einen besonderen Modellierungsvorgang hervorgerufen. Die Decke des Rautenhirns besteht aus der dünnen, eine rückläufige Falte bildenden Hälfte und dem stark gewachsenen Kleinhirn, welches sich über die Falte legt.

#### Modell A—C (Fig. 1—3).

Wenn ich jetzt die Aufmerksamkeit des Lesers den frühen Stadien der Hirnentwicklung zuwende, so bietet das Modell C (Fig. 3) eine erwünschte Anknüpfung. Es ist zwar nur halb so groß wie das Modell D, doch ähnelt es ihm in allen wichtigen Formcharakteren. Während der Embryonalzeit, welche zwischen beiden Stadien liegt, findet also hauptsächlich ein lebhaftes Größenwachstum und eine entsprechende Volumzunahme statt. Unterschiede bestehen insofern, als die Formen weicher anmuten und schroffe Übergänge fehlen. Die Gesamtanlage und die beiden Arme des Hirnes tragen einen geschlossenen Charakter, der höchstens durch die Isthmusenge etwas alteriert wird. Diese willkommene Marke verbindet aber mehr, als daß sie zwei kon-

trastierende Formgebiete scheidet. Das ist die Folge der schwächeren Plastik in der nächsten Umgebung. Da die Hinterhirndecke und das Dach des Mittelhirns ihr dorsales Wachstum begonnen haben, bildet der Isthmus lediglich eine schwache Enge zwischen den wenig gewölbten Nachbarzonen. Das Mittelhirn ladet gerade so weit lateral aus wie das Hinterhirn; seine dorsale Decke ist ziemlich flach. Unter dem ausgebauchten Mittelhirn folgt das Zwischenhirn mit fast geraden und wenig voneinander entfernten Seitenwänden, daher setzt es sich deutlich gegen die stärker gewölbte Mittelhirnregion ab durch eine Einziehung der Hirnwand, welche sowohl dorsal als lateral zu bemerken ist. Nahe der vorderen Grenze aber bildet das Dach des Zwischenhirns zwei seitliche Höcker, deren Vorderfläche steil in die Kerbe gegen die Hemisphären abfällt. Sein etwas plumper ventraler Teil trägt beiderseits in unmittelbarer Nähe der Hemisphären kleine Buckel, von denen die Augenstiele (*O*) abgehen. Der Zwischenhirnboden ist noch nicht in spezifischer Linie vorgetrieben, so daß das Mesoderm der Sattelbucht (*S*) eine kräftige Zunge darstellt. Jenseits je einer Schrägfurche vor dem Zwischenhirn erheben sich die paarigen Hemisphärenbläschen. Wie das Mittelhirn steigen sie steil aus der hinteren Umgrenzung auf und fallen langsam nach vorn ab, hier kaum gegeneinander abgesetzt.

Das Modell *B* (Fig. 2) ist etwa halb so groß wie das Modell *C* und zeigt eine ganz skizzenhafte Anlage des künftigen Reliefs. Das Hirn ist spiralg gedreht. Das Cerebrum liegt links, das Rückenmark (*r*) rechts von einer idealen Medianebene. Nervenwurzeln sind noch nicht angelegt. Der Isthmus (*I*) tritt als eine seichte, fast ringförmige, verdünnte Zone auf, seine Ventralfläche ist leicht abzugrenzen, da sie an der Stelle der stärksten Biegung des Rhombencephalons gegen das Cerebrum liegt. Beide Hirnarne unterscheiden sich durch ihre Plastik. Das Rautenhirn ist ein etwas aufgeblähtes Rohr mit kielartig verschärfter Basis und breiterem Dorsalteil, das sich nach hinten verjüngt. Die Nackenbeuge ist zwar angebahnt, jedoch lange nicht so stark wie bei Modell *C* (Fig. 3). Das Cerebrum dagegen zeigt schon die Seitenwölbungen, welche sein späteres Aussehen beherrschen werden. Seine Achse biegt sich etwas ventral. Dadurch wird der Boden des ganzen Teils stark ver-

kürzt. Die eingeschnürten Streifen, welche die einzelnen Bläschen trennen, sind dorsal am deutlichsten, verlieren sich aber gegen die Basis, besonders da sich dort die Wand verjüngt, so daß auch das Cerebrum ventral kielartig zugespitzt ist. Die Gliederung in drei Hauptabschnitte ist unverkennbar. Auf den Isthmus folgt das Mittelhirn mit wohlgebölbter Seiten- und Rückenwand, ferner das Zwischenhirn, weniger in die Breite entwickelt, dafür aber das längste Stück. Den Abschluß bildet das Telencephalon, am reichsten von allen Teilen differenziert; denn es trägt die seitlichen Ausstülpungen der Augenblasen und schließt mit einer schief einwärts gegen das Rhombencephalon gerichteten Fläche das Hirn nach vorn ab. Seine Basis treibt einen gegen das Hinterhirn gerichteten Höcker.

Das kleinste Modell *A* meiner Serie (Fig. 1) trägt den rohen Larventypus früher Embryonalzeit. Die wenig verengte Ringzone des Isthmus gliedert die einfache Anlage in den abgebogenen Arm des Cerebrums und das unvollkommene Rautenhirn. Der Sattelbogen (*S*) ist weit offen und entsprechend der kurzen Cerebrumbasis von geringer Tiefe. Beide Arme sind noch plump geformt. Trotz der starken Vergrößerung sind im Cerebrum nur die ersten Andeutungen einer Gliederung zu erkennen. Vom Mittelhirn nimmt der Querdurchmesser bis zum Vorderhirn zu. Bei dorsaler Ansicht sieht man in der Gegend der Augenblasen eine Anschwellung, hinter ihr eine leichte Einziehung, die Grenze gegen das Zwischenhirn. Die Basis ist wenig vorgewölbt. Zwischen- und Mittelhirn sind kaum getrennt. Die Decke des ganzen Teils ist noch gerade und fast platt, weder Mittel- noch Zwischenhirndecke sind vorgewölbt.

### **Das Innenrelief des Gehirns.**

(Fig. 7—9.)

Die Form der Binnenhöhle entspricht auf jungen Entwicklungsstufen der Plastik der Außenfläche; die Innenwände wiederholen alle Formeigenschaften, welche man außen positiv sieht, in entgegengesetzter Krümmung. Das Relief ist freilich nur in früher Embryonalzeit der negativen Matrize der Außenfläche zu vergleichen. Wenn die Entwicklung der Ganglienkern- und Nervenbahnen in der Wand der ursprünglichen Anlage einsetzt, werden die durchsichtigen Bildungen durch un-

gleichmäßige Verstärkung der Seitenwände, bezw. Einengung der Binnenhöhle vermischt, und es entwickelt sich das System von engen Hirnventrikeln, das jedermann vom erwachsenen Zustand her kennt.

Am Modell *D* (Fig. 7) entspricht die Plastik der Innenwände fast einem Abgusse der Außenfläche. Zum Beweise dafür braucht man nur die Figuren 4 und 7 zu betrachten. Das gleiche gilt von den jüngeren Stadien. Man müßte das bei der Schilderung der Außenform Gesagte wiederholen, wollte man sich auf eine genauere Beschreibung einlassen. Die langgestreckte Form des Rautenhirns, sein allmähliches Anschwellen vom Rückenmark her, die unvermittelte Einziehung gegen den Isthmus, dessen ringförmige Enge, die sphärische Auftreibung des Mittelhirns, die dazu kontrastierende Enge des Zwischenhirns und der symmetrische Charakter der Hemisphärenausstülpungen liegen am Medianschnitt des Modelles (Fig. 7) klar vor Augen.

Auf dem Längsschnitt *E* (Fig. 8) fallen die Folgen der Wandverdickung natürlich besser in die Augen, besonders am Rautenhirn durch die Stärke der basalen Wand. Das Mittelhirn ist noch eine Blase mit geräumiger Binnenhöhle. Die Höhle des Vorderhirns ist dem Blick nicht mehr so gut zugänglich wie in früheren Stadien, weil sie mehr lateral entfaltet und der Eingang vom Medianventrikel durch die Entwicklung des Corpus striatum beengt wird, welches das früher rundliche Eingangstor zu einem sichelförmigen Spalt eingeengt hat.

Die der Vollendung entgegeneilende Entwicklung des Hirns kommt im Längsschnitt (Fig. 9) wohl zur Geltung durch die allseitige Einengung, wodurch die bisher weiten Räume des Mittelhirns und Rautenhirns auf schmale Lichtungen reduziert werden, wie sie schon früher im Zwischenhirn aufgetreten waren. Auch der Rückenmarkkanal unterliegt der Verengung. Im Rhombencephalon ist jetzt die zweiteilige Höhle des vierten Ventrikels zu konstatieren, weil sich das Dach hinter dem Cerebellum als Plexus chorioideus eingebuchtet hat. Die obere Höhle liegt in dem verdickten Kleinhirn und dringt dank dessen transversaler Entfaltung lateral am weitesten vor. Auch die untere Abteilung dehnt sich transversal aus bis zu der Stelle, wo Kleinhirn und Rhombencephalonwand seitlich aneinander grenzen. Die Isthmusenge führt in den Aquaeductus Sylvii, welcher durch die Ein-

senkung des Mediandachstreifens des Mittelhirns abgegliedert wurde. Hinten von bescheidenen Dimensionen, verbreitert er sich vorn dorsal und gibt Seitenarme in die noch geräumigen Seitenkammern des Mittelhirns ab. Der dritte Ventrikel ist sagittal und vertikal am meisten ausgedehnt, aber transversal schmaler als die anderen Höhlen; besonders die ventralen Wände liegen flach und dicht aneinander. Nur am Infundibulum erscheinen zwei durch eine flache Erhebung getrennte Gruben. Vor dem Chiasma hat sich der Recessus praeopticus erhalten, freilich ist er nicht mehr so auffallend wie beim vorigen Stadium. Ein flacher Längswulst zieht schräg aufwärts gegen einen in den ersten Ventrikel abfallenden kleinen Buckel am enger gewordenen Foramen Monroi. Die Seitenwand der dorsalen Kuppel ist hügelartig ins Lumen vorgetrieben. Vor ihr liegt eine stärkere Vertiefung an der dünnen Zirbelpolsterwand, welcher die ansehnliche Epiphyse angeschmiegt ist.

#### **Topographische Korrelationen der Hirnanlage.**

Der Beschreibung der Modelle lasse ich eine kurze Schilderung der Korrelation der Kopforgane folgen, um die Entwicklung des Hirns zu verdeutlichen und die Beziehungen zu anderen Vorgängen aufzuklären.

Das Gehirn beansprucht während der ersten Bruttage den größten Raum in der Kopfgegend des kleinen Embryos, da alle anderen später hier untergebrachten Organe anfangs in ganz winzigen Anlagen gegeben sind und sich langsam entfalten. Mit der Größenentwicklung der Mundrachenhöhle, der Augen, des Labyrinthes, des Kopfskeletts und seiner Muskeln tritt das Hirn immer mehr zurück. Die Betrachtung von Stadien verschiedener Bruttage bietet daher ein reizvoll wechselndes Bild.

Am Längsschnitt der Fig. 13 beherrscht die Hirnmasse den ganzen Embryonalkopf, doch lehrt genauere Analyse die übrigen Organe, freilich in recht winzigen Dimensionen, erkennen. Am meisten fällt auf dem Bild der entodermale Rachenabschnitt (*ph*) des Vorderdarmes auf. Das Gesicht und die Mundhöhle tragen ausgeprägt larvalen Charakter. Ein wirklicher Schnabelmund ist nicht gebildet; der obere Mundrand entbehrt noch jeder einigermaßen charakteristischen Plastik, so daß man nicht einmal seine Grenze sicher bestimmen kann. Der bald auftretende

Medianhöcker der Oberschnabelspitze fehlt noch ganz. Der untere Mundrand ist zwar als winziger Wulst angelegt, steht aber weit hinter dem Oberrand zurück. Infolgedessen liegen die Ektodermzellen, aus welchen das Epithel des Munddaches

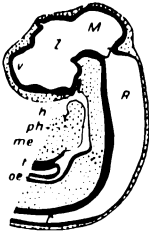


Fig. 13.

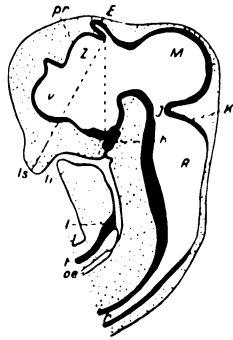


Fig. 14.

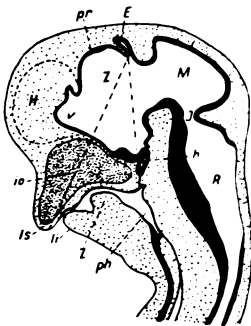


Fig. 15.

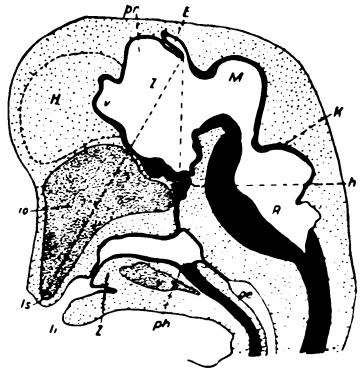


Fig. 16.

entstehen wird, noch ganz frei und nicht gedeckt vom Unterschnabel. Die vordere Grenze dieses Bezirks ist an den beiden Nasenfeldern bzw. primitiven Nasenspalten, die hintere Grenze an der Wurzelstelle der Hypophyse (*h*) zu suchen. Hier beginnt das Entoderm. Das Epithel des künftigen Munddaches und des Rachendaches stehen rechtwinklig gegeneinander. Im Rachen zieht der Propharynx (*ph*) parallel dem Rautenhirn, der Metapharynx (*me*) biegt senkrecht ab, ungefähr parallel dem Rückenmark.

In der nächsten Zeit nimmt das Kopfvolumen ausgiebig zu. Während das Hirn samt den Augen an Größe und Ausbildung fortschreitet (Fig. 14), gewinnt der orbitorostrale Bezirk eine Modellierung, welche die künftigen Eigenschaften des Vogelkopfes vorbereitet. Die vorher dem Vorderhirn parallel gewölbte Ektodermmaske der Schnabelgegend wird höckerartig vorgerieben; daher springt ein schmaler Querstreif des Munddaches und das Mittelfeld der Nasorostralzone hakenförmig über die primitive Mundöffnung. Die vorher hinter den Riechfeldern zurückstehende Unterschnabellippe dehnt sich gegenüber dem ektodermalen Munddach aus und erzeugt durch ihre Flächenzunahme den Mundboden. Im Längsschnitt (Fig. 13) steht der Hypophyseneingang fast gegenüber dem Unterschnabelwulste, während im Längsschnitt (Fig. 14) die Entfernung beider zusehends gewachsen ist. Die Kürze der ektodermalen in die Kopfmasse eingebetteten Mundhöhlenwand ist an der Gesichtsmaske durch den geraden Verlauf der Schnabellippenränder bis zum Schnabelwinkel, überhaupt durch das fast planimetrische Relief der Gesichtsanlage kenntlich. Die Schnabelränder und das Unterschnabelzwischenfeld liegen in einer zum Munddach stumpfwinklig geneigten Ebene, während sie bald parallel dem Munddach gerichtet werden (Fig. 16). Das Dach des Propharynx hat seine ursprüngliche dem Rautenhirn parallele Richtung beibehalten. Der Metapharynx ist aber nicht mehr abgebogen.

Sobald neue Gewebekomplexe im undifferenzierten Mesoderm des Kopfes auftreten, muß für die früher abgegrenzten Organanlagen eine neue Phase der Formbildung einsetzen. Recht schön zeigt sich diese selbstverständliche Tatsache am Längsschnitte (Fig. 15). Auf der Stufe der Fig. 14 war von Knorpelbildungen in der Kopfregion nicht viel zu sagen. Daher konnten die zwei Hauptanlagen: Hirn und Mundrachen mit ihren wenigen Anhängen sich ungehindert nach allen Seiten, nur nicht an den einander zugekehrten Flächen entfalten. Im Stadium des Längsschnittes 15 treten Knorpelbildungen in ausgedehntem Maße auf. Sie zeigen sich von den früh angelegten Wirbeln des Halses ausgehend zuerst in der Occipital- und Basalgegend. Mit der plastischen Erhebung des Schnabelgesichtes aus dem anfänglichen Flachrelief und der Vergrößerung der Augenblasen tritt die Knorpelanlage des späteren Interorbitalnasenseptums (*io*)



auf. Sie erfüllt die ganze Medianpartie des Vorderkopfes und schiebt sich gleich einer zusehends wachsenden Abstandsplatte zwischen das Vorderende des Cerebrums und den Schnabel ein. Ihre Existenz spiegelt sich an der im Medianschnitt sichtbaren Form der Lamina terminalis. Obwohl der Gesichtsteil stark gewachsen ist, nimmt das Hirn immer noch die Hälfte des ganzen Kopfvolumens ein. Die Mundhöhle ist tiefer geworden; besonders deutlich zeigt sich ihr Wachstum an dem gesteigerten Abstand von Hypophyse und Schnabelspitze. Das gleiche gilt vom Mundboden, wenn er auch naturgemäß immer hinter dem Oberschnabel zurückbleibt. Am Mundboden ist der Zungenwulst (*t*) deutlich sichtbar. Der Pharynx steht zwar immer noch senkrecht zur Mundhöhle; aber der Gegensatz tritt weniger hervor, weil der Rachenboden, schräg divergierend, nicht mehr parallel dem Dach verläuft. Nur die Dachflächen beider Abschnitte bilden noch einen fast rechten Winkel miteinander. Die schräge Neigung des Hautbezirkes hinter dem Unterschnabelrande, welche im Gegensatze zum Längsschnitte (Fig. 14) sofort in die Augen fällt, beweist das lebhafte Wachstum aller vor der Hirnbasis liegenden Anlagen und die zunehmende Plastik des äußeren Schnabelgesichtes.

Im Stadium des Längsschnittes (Fig. 16) ist die Entwicklungsstufe erreicht, deren Entfaltung den definitiven Zustand ergeben muß. In den frühen Stadien eilte das Hirn samt den Retinablases in der Entwicklung den anderen Organen voraus, gleich als sollte im Kopfe allein die Hirnmasse Platz finden. Die Anlagen der übrigen Bezirke sind wahrscheinlich vorhanden, aber so klein, daß man ihr Bildungsmaterial kaum nachweisen kann. Dann folgte eine Periode, in der sich bei sehr starker Gesamtzunahme die Ventralpartie bemerklich zu machen beginnt, und schließlich wird das Hirn in das Cranium des Kopfes eingeschlossen. Ich möchte die Vorgänge mit einer zuerst die dorsalen, später die ventralen Bezirke fördernden Entwicklungswelle vergleichen und erinnere an die ähnlichen Vorgänge im Rumpf, dessen Leibeshöhlenabschnitt lange niedrig bleibt.

Das letzte Längsschnittbild (Fig. 16) führt uns mitten in die Periode der stärksten Entfaltung der Ventralorgane, welche sich von nun an neben dem Hirn geltend machen. Das fällt allerdings im Längsschnitt mehr in die Augen als bei der Betrachtung des Gesamtmodells (Fig. 6), wo die Vorder- und Mittel-

hirnblasen den Eindruck der Hirnmasse gewaltig verstärken. Der Flächeninhalt des Naso-Interorbitalseptums kann als Maßstab für das Wachstum der Augen dienen. Die Mundhöhle zeichnet sich durch Länge und Höhe aus. Ihr erweiterter Binnenraum geht hinter der Hypophyse in die Rachenhöhle über. Die vorher schräg von der Sperrplatte des Kehlhügels zum Zungenwulste streichende Fläche hat jetzt eine andere Neigung gewonnen, so daß der Boden des Mundrachenraumes vom höchsten Punkt des Zungenwulstes (*l*) ziemlich eben zur Kehlplatte und ungefähr parallel dem Dache geht. Wenn ich, um eine vorläufige Grenze zu erhalten, den Hypophysenstiel in Gedanken ventral verlängere und den Schnittpunkt am Mundboden als Grenze auffasse, kann man die entodermale Rachenhöhle etwa einem Trapez vergleichen, dem die Oralseite fehlt. Die beiden ursprünglich durch ihre topographische Lage getrennten Abschnitte des Speiseweges sind zur einheitlichen Mundrachenhöhle zusammengeschlossen. Aber die Eigenschaft des Rachendaches, parallel dem Rautenbirn zu ziehen, besteht immer noch, sie ist aus frühen Stadien erhalten worden. Das Kehlfeld ist nicht mehr schräg geneigt, sondern etwa parallel dem Munddach gerichtet.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischmann Albert

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Gehirnes beim Kanarienvogel. 119-136](#)