© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis.

Von

Dr. **Rud. Burckhardt,**
Assistenten am II. anatomischen Institut Berlin.

Mit Tafel XXI und XXII.

Einleitung.

Abgesehen von den älteren Werken C. E. von Baer's, Reichert's und Rathke's verdanken wir die ersten eingehenden Beschreibungen des Amphibienhirns Stieda, der in seiner Studie über das Hirn des Axolotl zuerst auf die mikroskopischen Eigenthümlichkeiten des Urodelenhirns aufmerksam machte. Gleichzeitig erschien das Werk von Goette, worin die Entwicklung des Amphibienhirns eine nähere Darstellung erfuhr und auf Grund dieser Entwicklung wichtige Thatsachen festgestellt wurden; ich will hier nur an die Entdeckung der Zirbel bei den Amphibien erinnern. In neuester Zeit hat Osborn eine umfassende Arbeit über das Amphibienhirn publicirt, wobei er besonders das Studium der Faserzüge und der Nervenkerne in den Vordergrund stellte. Außerdem sind zerstreute Angaben über das Amphibienhirn gemacht worden, theils im Zusammenhang mit anderen niederen Vertebraten, theils in vereinzelten Studien über bestimmte Hirnpartien. Das Centralnervensystem der Gymnophionen ist bis jetzt nur wenig untersucht und beschrieben worden. Eine einfache aber klassische Darstellung des Hirns hat Rathke gegeben, worin er das Coecilienhirn als nach dem Typus der übrigen nackten Amphibien gebildet bezeichnete, seine einzelnen Abschnitte beschrieb und namentlich auf die reiche Entfaltung der Adergeflechte aufmerksam wurde. Wiedersheim unterwarf verschiedene Gymnophionen einer erneuten Bearbeitung, wobei er den doppelten Olfactorius der Gymnophionen entdeckte und auf die relativ starke Ausbildung des Vorderhirns verwies. Aus neuester Zeit stammt eine Arbeit von Waldschmidt, welche Thatsachen, die Wiedersheim festgestellt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hatte, bestritt, ohne wesentlich Neues zuzufügen. Eine kleine, aber wichtige Notiz über das Vorderhirn von Ichthyophis verdanken wir ferner P. und F. Sarasin.

Das Material zu vorliegender Arbeit besteht aus einer großen Anzahl von Schnittserien durch die Köpfe von verschiedenen Tritonen in allen Entwicklungsstufen, einigen Exemplaren von Salamandra maculosa und von Siredon pisciformis. Dabei kamen die verschiedensten Konservirungs- und Färbungsverfahren in Anwendung, von denen ich als günstigste folgende Kombinationen hervorheben möchte:

1) Für junge Amphibienlarven, welche noch größere Dottermengen enthalten: Konservirung in Rabl'scher Flüssigkeit. Färbungen mit Boraxkarmin oder Alaunkochenille.

2) Für ältere Amphibienlarven: Rabl'sche Flüssigkeit; Altmann-sche Vorschrift für Chromessigsäure (Chromsäure 1 % 10 Stunden, Essigsäure 5 % 24 Stunden, langsam steigenden Alkohol); ferner Osmiumsäure ½ % 5 Stunden. Auswaschen in Wasser. Färbung: Boraxkarmin oder Delafield's Hämatoxylin.

3) Für erwachsene Amphibien: Entkalkung und Fixirung mit einer Chromsalpetersäuremischung. Färbung mit Boraxkarmin.

ad 2) muss ich hervorheben, dass besonders exakte Resultate durch Kombination von Osmiumsäurefixirung und Hämatoxylinfärbung erzielt werden, wobei sich auch die Achsencylinder deutlich auf ihren mäandrischen Wegen erkennen ließen. Ebenfalls vorzügliche Dienste leistete mir die Kombination von Durchfärbung mit Boraxkarmin und Nachfärbung mit Nigrosin oder Bleu de Lyon in schwach alkoholischer Lösung, wodurch Bilder von wohlthuenden Farbkontrasten entstehen, welche durch Kombination mit Pikrinsäurefixirung noch wesentlich erhöht werden können.

Außer diesem Urodelenmaterial verfüge ich, Dank der Freigebigkeit der Herren P. und F. Sarasin über mehrere Schnittserien von Ichthyophis glutinosus. Die betreffenden Thiere wurden 1884—1886 von diesen beiden Forschern auf Ceylon gesammelt und in Chromsäure konservirt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, für die freundliche Überlassung des kostbaren Materials den beiden Ceylonforschern hier meinen besten Dank auszusprechen. Über die Beschaffenheit und weitere Behandlung meines Ichthyophismaterials giebt folgende Tabelle Aufschluss:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadium	Länge	Färbung	Nachfärbung	Schnittdicke	Richtung	
I.	7 mm	Boraxkarmin	—	$^1/_{66}$ mm	quer	Embryonen
II.	2,2 cm	Boraxkarmin	—	$^1/_{66}$ mm	quer	
III a.	3 cm	Hämatoxylin	Eosin	$^1/_{100}$ mm	median	
III b.	3,5 cm	Boraxkarmin	Nigrosin	$^1/_{66}$ mm	quer	
III c.	3,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$^1/_{100}$ mm	quer	
III d.	3,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$^1/_{66}$ mm	quer	
IV a.	4 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$^1/_{100}$ mm	quer	Larven
IV b.	6 cm	Boraxkarmin	—	$^1/_{66}$ mm	quer	
IV c.	8 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$^1/_{50}$ mm	median	
IV d.	8,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$^1/_{66}$ mm	quer	

Dazu kommen zwei Köpfe erwachsener Thiere, aus deren einem ich das Hirn herauspräparirte und in $^1/_{50}$ mm dicke Medianschnitte zerlegte, deren anderer in toto quer geschnitten und mit Hämatoxylin nachgefärbt wurde.

Von der Überzeugung ausgehend, dass es für das Verständnis des Hirns unumgänglich nöthig ist, dasselbe durch plastische Rekonstruktion darzustellen, habe ich mehrere Stadien des Hirns von Ichthyophis und Triton nach der Born-Strasser'schen Methode modellirt und es vorgezogen, anstatt lange Schnittserien abzubilden, die Bilder der Modelle wiederzugeben, die ich auf diesem Wege angefertigt habe.

Bei der Untersuchung der Gewebe von Ichthyophis, und namentlich bei der Vergleichung derselben mit denen anderer Amphibien macht sich ein Faktor geltend, der die Erkenntnis der histologischen Struktur etwas erschwert, nämlich die Dichtigkeit der Elemente und besonders des Bindegewebes. Bei Tritonen und noch mehr bei Axolotllarven sind die Elemente nicht nur größer, sondern auch lockerer gestellt, so dass jeder Schnitt einer solchen Larve an Durchsichtigkeit und Klarheit Schnitte von erwachsenen Thieren weit übertrifft. Ich glaube, dass biologische Ursachen diese Verschiedenheit in der Dichtigkeit der Gewebe bedingen. Während also Ichthyophis bei seiner unterirdischen Lebensweise sehr viel solidere Gewebe nöthig hat, um gegen Druck oder andere mechanische Insulte geschützt zu sein, kommt das Bindegewebe bei den im Wasser lebenden Triton- und Salamandralarven zu einer zarteren Entfaltung. Freilich findet auch hier mit Beginn des Landlebens eine Gewebeverdichtung statt, wobei an Stelle der lockeren Gewebebeschaffenheit eine dichtere tritt. Auch bei Ichthyophis ist das Bindegewebe relativ am zartesten, während die Larve im Wasser lebt. Ich würde dieser Unterschiede hier nicht gedenken, wenn sie nicht die Untersuchungstechnik beeinflussten. Unter solchen Umständen wird aber leichter begreiflich sein, dass manche Struktur-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verhältnisse an Larven leichter zu studiren sind als an erwachsenen Amphibien, und sich also auch wegen ihrer größeren Klarheit besser zur bildlichen Darstellung eignen.

I. Das Hirn der erwachsenen Coecilien und Tritonen.

Zur Anatomie des Vorderhirns finde ich den Angaben, die bisher gemacht wurden, wenig hinzuzufügen. Wiedersheim sagt in seinem Lehrbuche p. 302: »Die einzelnen Hirntheile der Urodelen, so vor Allem das Vorderhirn und Mittelhirn schwanken nach Form und Größe selbst bei den allernächsten Arten, wie z. B. bei Sal. atra und maculata, also bei zwei Thieren, wo in anderen Organsystemen, z. B. im Skelett, so gut wie gar keine Abweichungen existiren. Ähnliches beobachten wir auch an den einheimischen Tritonen.« Trotz dieses Hinweises auf ein interessantes Vorkommnis ist jedoch das Größenverhältnis der verschiedenen Hirnabschnitte bei verschiedenen Tritonen nie Gegenstand genauerer Untersuchung geworden. Ich bin nun in der Lage, wenn auch nicht ziffernmäßige Angaben zu machen, so doch die obige Beobachtung zu bestätigen und an einigen Tritonen das Schwanken der Größenverhältnisse darzustellen. Es standen mir erwachsene Exemplare von Triton alpestris, cristatus, taeniatus, helveticus und dem amerikanischen viridescens zu Gebote. Von diesen fünf Species zeichnet sich die letztere dadurch aus, dass Mittelhirn und Zwischenhirn zusammengenommen an Volumen dem Vorderhirn gleichkommen; auch ist hier das Mittelhirn zu zwei Corpora bigemina vorgewölbt. Das andere Extrem ist durch Triton helveticus vertreten, eine Art, bei welcher das Vorderhirn das Mittel- und Zwischenhirn beinahe um das Doppelte übertrifft. Zwischen diesen beiden Gegensätzen bilden die drei übrigen Species Übergänge, und zwar so, dass Triton cristatus sich an helveticus, alpestris und taeniatus an viridescens anlehnen. Konstatiren wir also zunächst, dass das Vorderhirn in seiner Größe bei sonst nahe verwandten Arten starken Schwankungen unterworfen ist, so ist andererseits nicht wohl ersichtlich, dass Wiedersheim gerade auf die etwas bedeutendere Entwicklung dieses Hirntheiles bei Ichthyophis so großes Gewicht legt, wie es in der Besprechung des Hirns in seiner Anatomie der Gymnophionen geschieht: »Eine ähnliche Entwicklung des Vorderhirns ist, ganz abgesehen von einer so deutlichen Differenzirung der Lobi olfactorii, bei keinem einzigen anderen Amphibium mehr zu konstatiren, und erst in der Reihe der Reptilien stoßen wir wieder auf derartige Wachsthumsverhältnisse.« Ich musste diese Verschiedenheit in der Auffassung des Ichthyophishirns vorausschicken, da sonst nicht leicht einzusehen ist, warum ich gerade diesem Umstande

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weniger Wichtigkeit beizumessen im Stande bin als Wiedersheim, und verweise im Übrigen auf die Fig. 4, 5 und 7 *Vh*. Dagegen stimme ich mit Wiedersheim darin überein, dass auch mir die Lobi olfactorii vom übrigen Vorderhirn bei Ichthyophis (Fig. 2—5 *L.olf*) stärker abgesetzt scheinen, als es bei anderen Amphibien der Fall ist.

Wichtiger als der Größenunterschied der Vorderhirnmasse dürfte wohl die von P. und F. Sarasin entdeckte Existenz eines Temporallappens sein, den, sowie die beiden, von diesen Forschern als Sulci gedeuteten Grübchen, ich bestätigen kann (Fig. 2). Auch sehe ich in der von Wiedersheim als »hakenartig gekrümmter Wulst« bezeichneten Vorwölbung ein Gebilde, dass diesem Temporallappen entspricht und gewiss mit Recht als Anfang der homologen Bildung bei Reptilien gelten kann (Fig. 2 und 3 *L.temp*).

Wofern also das Schwergewicht der Differenz zwischen dem Vorderhirn von Ichthyophis gegenüber anderen Amphibien auf die zuletzt genannten Punkte gelegt wird, befinde ich mich mit Wiedersheim vollständig im Einklang.

Die histologischen Elemente, sowie ihre Anordnung innerhalb des Vorderhirns, bieten wenig charakteristische Unterschiede dar. Entsprechend der stärkeren Ausbildung des Temporallappens bei Ichthyophis sind auch die Kommissuren, welche für andere Amphibien durch die Arbeiten Osborn's und Bellonci's hinreichend bekannt sind, etwas stärker ausgebildet; eine Differenzirung der Neuroglia, die ich bei Triton nie fand, weist Ichthyophis in Gestalt eines reich verzweigten Maschennetzes von stark lichtbrechender gelatinöser Substanz auf, welche sich an der Basis der Commissura anterior ausbreitet. Auch die bei den übrigen Amphibien als Corpus striatum beschriebene Region, besitzt Ichthyophis. Bellonci (Nr. 16 des Litteraturverz.) hat mit großer Wahrscheinlichkeit dargethan, dass die Fasern des oberen Theiles der Commissura anterior in dorsaler Richtung dem Vorderhirn entlang laufen, um im Lobus olfactorius in nähere Beziehungen zu den Olfactoriuswurzeln zu treten und vielleicht sogar in dieselben überzugehen. Gerade bei Ichthyophis erscheint dieses Verhältnis relativ deutlich, doch vermochte ich, da ich keine Imprägnationen mit Silbersalzen vornahm, nichts Neues zu sehen und verweise hier nur darauf, dass die starke Entwicklung des Olfactorius von Ichthyophis mit einer ähnlichen Entfaltung der Commissura anterior Hand in Hand geht.

Interessanter als das Vorderhirn gestaltet sich das Zwischenhirn (*Zh*) von Ichthyophis, dessen Dach den bisherigen Untersuchern des Ichthyophishirns vollständig entgangen ist. Die Frage nach der Grenze des Zwischenhirndaches nach dem Vorderhirn hin soll an anderer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stelle zur Diskussion kommen, und wir wollen zunächst rein descriptiv vorgehen. Fig. 1 stellt einen Medianschnitt durch das Hirn eines erwachsenen Ichthyophis dar: Derselbe trifft in seinen vorderen Partien das Foramen Monroï, durch welches ein Plexus chorioideus in die angedeutete Hemisphäre eintritt; ventral davon liegen die Kommissuren des Vorderhirns: Corpus callosum und Commissura anterior.

Diese zum Stammtheil des Vorderhirns gehörige Verdickung der ventralen Wand setzt sich in die dünne Lamina terminalis fort, welche nach hinten abermals eine Verdickung in Gestalt des Chiasma nervorum opticorum erfährt. Verlassen wir diesen Punkt und setzen wir die Verfolgung der Vorderhirnwand in dorsaler Richtung fort, so stoßen wir vom Foramen Monroï beginnend zunächst auf einen gewaltig entwickelten Adergeflechtknoten (*Pl. chor. sup.*), von der Form eines Hammers mit einer langen vorderen und einer kürzeren hinteren Spitze. Die erstere endet etwa in halber Länge der Vorderhirnhemisphären (die Lobi olfactorii abgerechnet), mit dem hinteren Ende bedeckt der Adergeflechtknoten fast das ganze Zwischenhirndach, welches hier stärker als irgendwo in die Tiefe gedrängt ist. Die komplicirte Bildung der verschiedenen Plexus, die gerade bei Ichthyophis zu einer außerordentlich starken Entfaltung gelangen, soll bei der Entwicklung des Hirns ihre Erörterung finden; hier sei nur vorausgeschickt, dass sie alle aus einer Wucherung der Hirndecke hervorgegangen sind. Der Plexus chorioideus medius, welcher den dorsalen Theil des III. Ventrikels erfüllt, geht dicht an seiner Wurzel in ein mehrschichtiges Epithel über, welches dorsal aufsteigt, umbiegt, und so den vorderen Abschnitt des Zwischenhirns bildet; aber nur in der Medianebene bleibt das Epithel so dünn wie Fig. 1 zeigt; denn zu beiden Seiten ist durch Bildung der Ganglia habenulae eine starke Wandverdickung eingetreten, welche sich auch dadurch kund giebt, dass die Außenfläche dieses Zwischenhirntheils eine paarige Vorwölbung aufweist. An diesen Abschnitt schließt sich eine zweite Vorwölbung des Zwischenhirns, welche sich zwischen der Commissura superior und posterior ausdehnt, sie stellt einen unpaaren Wall des Zwischenhirndaches vor. Dicht hinter der Commissura superior, welche noch zum vorderen Zwischenhirntheil zu rechnen ist, entspringt die Zirbel. Sie ist bei Ichthyophis ein kleines birnförmiges Bläschen und ragt frei in den Raum, der durch Adergeflechtknoten und Zwischenhirndach gebildet ist; sie behält hier ihre bläschenförmige Gestalt bei, welche nur dadurch modificirt wird, dass ihre Wandung gefältelt ist (Fig. 1 *Ep*). Ihre entwicklungsgeschichtliche Beziehung zum übrigen Zwischenhirn manifestirt sie zeitlebens, indem die Fasern eines Theiles ihrer Zellen, welche kaum nervöser Natur, sondern Stützzellen sein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden, mit der Decke des Zwischenhirns in Verbindung bleiben und sich in der Gegend der Commissura superior auflösen.

Etwas anders, doch nicht principiell verschieden, ist der Bau des Zwischenhirndaches bei Triton und Salamandra, sowie auch Osborn's Figuren nach zu schließen, bei den amerikanischen Urodelenarten (Fig. 7). Weder der Adergeflechtknoten, noch die anderen Plexus gelangen zu einer auch nur annähernd so starken Ausbildung, wie bei Ichthyophis. In Folge davon kommt das gesammte Zwischenhirn bei einer Abbildung der dorsalen Hirnansicht zur Geltung (vgl. Fig. 4 u. 5); die Zirbel stellt ein breites, kuchenartiges, aus einer Zellschicht gebildetes Bläschen dar, welches nach hinten bis an die Commissura posterior reicht und nach vorn unter der hinteren Spitze des Adergeflechtknotens endet (Fig. 7). Aus der Vergleichung der beiden Medianschnitte (Fig. 7 und Fig. 1) ist ersichtlich, dass die Wölbungen der beiden Zwischenhirnabschnitte, die bei Ichthyophis so deutlich entwickelt ist, bei Triton nicht hervortritt, sondern beinahe in eine Rundung zusammenfallen; auch ist die Form der Zirbel bei Ichthyophis entschieden eine primitivere, als bei Triton. Es ist daher auch leicht verständlich, warum sie bei unseren Urodelen und Anuren so lange übersehen wurde, bis Goette (6, p. 315) sie entdeckte. Da auch Osborn's Fig. 1—5 an Klarheit zu wünschen übrig lassen, gebe ich in Fig. 20 und 21 eine dorsale Ansicht des Zwischenhirns von Triton auf zwei verschiedenen Entwicklungsstufen wieder; hier sind Adergeflechtknoten und Zirbel noch nicht so stark ausgebildet, wie beim Erwachsenen, und die durch die Commissura superior veranlasste Furche ist, wenn auch in der dorsalen Region etwas schwach zu sehen.

Von Faserzügen sind außer den schon mehrfach erwähnten Kommissuren noch einige zu nennen, die sowohl Ichthyophis als Triton mit den übrigen Amphibien gemein haben:

1) Die Meynert'schen Bündel (*MB*), welche von den Ganglia habenulae ventral gerichtet sind und im Boden des Mittelhirns enden.

2) Die Commissura inferior (*C.inf*), welche die beiden Lobi inferiores verbindet.

3) Ein dem mächtigen Zwischenhirnkern entspringendes Faserbündel, welches vorn ins basale Vorderhirnbündel übergeht.

4) Geht aus den Lobi inferiores eine Faserbahn dorsal in den Mittelhirnboden.

5) Ebenfalls aus den Lobi inferiores steigt eine Bahn gegen das basale Vorderhirnbündel.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdient bei Ichthyophis der Opticus. Auf unserem III. Stadium finden wir vom Hirn ausgehend

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Opticusstiel bis in die Nähe des Auges hohl; ventral von der Höhle und mit ihr in eine Bindegewebsscheide eingeschlossen verlaufen die Fasern. Die Höhle geht bei älteren Larven verloren, indem sie obliterirt. Beim erwachsenen Ichthyophis ist sie bis auf eine kleine Bucht des III. Ventrikels reducirt. Der Sehnerv aber, der in der Larvenperiode eine ansehnliche Dicke hat, welche darauf schließen lässt, dass er zu dieser Zeit funktioniren könne, degenerirt vollständig zu einem dünnen Fädchen.

Nun hat Osborn (25, p. 60) gezeigt, dass bei Necturus und Proteus das Lumen des Opticusstieles überhaupt sich nie schließt, sondern zeitlebens offen bleibt. Vergleichen wir also den Zustand dieser Thiere mit Ichthyophis, so geht daraus hervor, dass die Blödigkeit der Augen von Ichthyophis auf eine erst nach dem Larvenleben eintretende Degenerationserscheinung zurückzuführen ist, während bei Proteus und Necturus embryonale Verhältnisse persistiren; dass also bei letztgenannten Thieren die Anpassung an eine lichtscheue Lebensweise phylogenetisch älteren Datums ist, als bei Ichthyophis, wo vielleicht die Augen während eines Theiles des Larvenlebens in voller Thätigkeit sind.

Der übrige Boden des Zwischenhirns zeigt wenig von neuen Verhältnissen; mit der etwas stärkeren Ausbildung der Lobi inferiores bei Ichthyophis hängt wohl die Bildung einer kleinen Falte am ventralen Boden des Trichters zusammen. Die laterale Wand der Lobi inferiores enthält große Ganglienzellen, doch gelang es mir nicht, festzustellen, zu welchem der oben genannten Tractus diese Zellen Beziehungen haben.

Stieda (7, p. 307) äußert sich über die Hypophysis des Axolotl wie folgt: »Derjenige Theil der Hypophysis, welcher bei höheren Wirbelthieren als der nervöse bezeichnet, nur ein dem Tuber cinereum zugehöriger Theil desselben ist und nur mit dem drüsigen Theil der Hypophysis verwächst, fehlt hier beim Axolotl. Die Hypophysis wird allein durch den sogenannten drüsigen Theil dargestellt.« Dem gegenüber muss ich konstatiren, dass ich auch den nervösen Theil der Hypophyse bei Triton, Salamandra und Ichthyophis gesehen habe (*Hy.n.T*) und, dass Präparate von einer 8 cm langen Axolotllarve mich vermuthen lassen, dass sie auch hier nicht fehle. Fig. 37 giebt einen Querschnitt durch die Hypophyse eines ausgewachsenen Triton, woran leicht die beiden Theile zu erkennen sind. Der drüsige (*Hy.d.T*) nimmt die ventrale Partie ein, der nervöse dagegen, welcher dem vielfach gefältelten und markig verdickten Trichterende entstammt, lagert sich dorsal an den drüsigen und verschmilzt dicht mit ihm; seine Entstehung fällt in die Zeit der Metamorphose, und daher könnte ich mir die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bestimmte Angabe Stieda's über das Fehlen dieses Theiles vermuthungsweise so erklären, dass derselbe nur beim ausgewachsenen Amblystoma vorkäme, wogegen er dem Wasserthiere abgehen könnte.

Ob Wiedersheim den nervösen Theil der Hypophyse bei Ichthyophis gesehen habe, ist aus seinen Abbildungen und Beschreibungen nicht ersichtlich; doch verdienen die durch die Gehirnentwicklung bedingten Verhältnisse eine genaue Beschreibung. Von der ventralen Fläche gesehen zeigt die Hypophyse die Form einer Mandel, welche mit ihrem in der Mitte etwas eingebuchteten vorderen Rande unter dem Trichter endet, während, wie schon Wiedersheim (14, p. 303) bemerkte, ihre Spitze unter das Nachhirn zu liegen kommt. Ihr größter Theil ist drüsiger Natur; der nervöse Antheil besteht in einem ovoiden Körper (Fig. 1), welcher etwas vor der hinteren Spitze der gesammten Hypophyse dorsal liegt und auch beim erwachsenen Thier mit der Wand des Hirntrichters durch einen feinen Strang von Neuroglia in Verbindung steht, dessen einzelne Fasern in den nervösen Theil der Hypophyse ausstrahlen.

Das Mittelhirn von Triton scheint den Beschreibungen von Osborn, Stieda und Fulliquet (15, p. 50 u. 51) nach zu urtheilen, wenig von demjenigen anderer Urodelen abzuweichen. Dass Wiedersheim Größenschwankungen auch bei diesem Hirntheile, wie beim Vorderhirn innerhalb derselben Gattungen beobachtete, haben wir oben gesehen (p. 372); es scheint mir eine gewisse Reciprocität zu bestehen zwischen seiner Entfaltung und der des Vorderhirns, so finde ich z. B. bei Triton viridescens, welcher ein auffallend kleines Vorderhirn hat, das Mittelhirn um so stärker ausgebildet; ein Sulcus dorsalis ist bei allen Tritonen vorhanden, wenn auch erst am ausgewachsenen Hirn. Im Übrigen gleicht das Mittelhirn in seiner äußeren Form einem ventral konkaven Schlauche von elliptischem oder rundlichem Querschnitt.

Seine histologische Beschaffenheit ist sehr einfach und erhält gleich zu Beginn der Entwicklung ihr Gepräge. Schon verschiedenen Forschern ist die reihenartige Anordnung der Zellen aufgefallen, welche bei allen Amphibien gerade am Mittelhirn so deutlich hervortritt. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns aber erst diese Anordnung verstehen. Es wird wohl nach den neuesten Untersuchungen von His (24) und Anderen kein Zweifel mehr sein, dass die Ganglienzellen aus dem dem Centralkanal anliegenden Keimepithel hervorgehen und nach der Peripherie der grauen Substanz wandern. Hierbei wird aber den Ganglienzellen der Weg gewissermaßen vorgeschrieben durch die Stützsubstanz, und die Ausbildung der Stützsubstanz steht wiederum in Zusammenhang mit derjenigen der äußeren Form des Hirntheils; ob bedingt oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bedingend, lassen wir dahingestellt. Beim Mittelhirn von Triton stehen die Leiber der Spongioblasten fast durchweg zur Wand des Centralkanals senkrecht, nur in den dorsalen Partien macht sich eine kleine Abweichung geltend. In diesem beinahe geometrischen Gerüst von Stützsubstanz gleiten die Neuroblasten peripheriewärts; die neu gebildeten lehnen sich jedes Mal an die vorherigen an; so entstehen Reihen von Ganglienzellen, welche in gewissen Stadien durchs ganze Centralnervensystem zu erkennen sind, bedingt durch die Stützsubstanz. Diese Reihen werden in den meisten anderen Hirngegenden dadurch verwischt, dass tiefgreifende Formveränderungen der Gehirnwand eintreten, nur beim Mittelhirn und einem Theil des Zwischenhirns bleiben sie bestehen, da hier die weitere Entwicklung nur in Massenzunahme besteht (vgl. 26, p. 19—26).

In der lateralen grauen Substanz am Mittelhirn des Axolotl sah zuerst Fulliquet (15, p. 51) einzelne große Ganglienzellen. Osborn (25, p. 69) erkannte sie als einen Trigeminuskern des Mittelhirns und fand solche Ganglienzellen je nach der Höhe der Gehirnentwicklung bei allen von ihm untersuchten Amphibien in Gestalt von einem oder zwei längs der Mittellinie hinziehenden Nuclei. Die Fasern dieser Zellen ziehen der grauen Substanz entlang ventralwärts, wo sie sich zu kreuzen scheinen; Näheres vermochte ich nicht über ihren Verlauf zu erkennen.

Von anderen Ganglienzellenanhäufungen habe ich nur noch das Ganglion interpedunculare sehen können, doch konnte ich keinen Zusammenhang seiner Zellen mit dem Meynert'schen Bündel, welches die Mittelhirnwand schief durchzieht, konstatiren.

Die von Osborn für das Mittelhirn beschriebenen Faserzüge finde ich auch bei Triton wieder: einen lateral vom Mittelhirn nach der Medulla oblongata absteigenden Faserzug und die Faserbündel des Opticus.

Ganz anders als das Mittelhirn von Triton und von allen anderen Amphibien überhaupt abweichend, baut sich das Mittelhirn von Ichthyophis auf. In der Dorsalansicht hat es noch am meisten Ähnlichkeit mit dem Mittelhirn von Triton (vgl. Fig. 4 u. 5); seine Decke gleicht einem Oval mit breiterem Hinterende und spitzerem Vorderende, welch letzteres durch eine feine Furche leicht eingekerbt ist. Es ist dies die von Waldschmidt (18, p. 464) bestrittene Furche, welche neuerdings auch P. und F. Sarasin (19, p. 224) gesehen haben. Ferner zeigt das Mittelhirndach eine leichte Einsenkung in der Mitte, welche auf dem Medianschnitt Fig. 1 deutlicher zu sehen ist. Nach dem Zwischenhirn hin ist das Mittelhirn durch die Commissura posterior, nach dem Hinterhirn durch den Isthmus abgegrenzt. Während das Mittelhirn anderer Amphibien auch lateral eine gleichmäßige Wölbung zeigt, ist bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ichthyophis die laterale Wand durch eine stark hervortretende Kante geknickt, welche am hinteren Rande ihre deutlichste Ausbildung erlangt und nach vorn schwächer wird. Diese Kante verdankt ihren Ursprung der ungewöhnlich hohen Lage des Mittelhirnbodens. Folgen wir, an Hand von Fig. 1 vom hinteren Trichterrande ausgehend dem Hirnboden, so steigt er, etwas nach vorn geneigt in dorsaler Richtung auf, biegt sodann bei Verdickung der Wand unter einem stumpfen Winkel nach rückwärts und wendet sich nach hinten, um an einer kleinen aber sehr charakteristischen Querfurche in den Boden des Rautenhirns überzugehen (Fig. 39 *Mhgr*).

Außer einer kurzen Notiz Stieda's (7, p. 294) finde ich diese Querfurche nirgends berücksichtigt, und dabei ist sie doch eine der verbreitetsten und desshalb wohl auch wichtigsten Grenzmarken des Hirns. Stieda sagt a. a. O.: »Die Grenze zwischen der Pars peduncularis und der Medulla oblongata ist durch eine leichte aber deutliche Einschnürung gekennzeichnet.« Nun finden wir diese Furche, welche nur auf wenigen, der Medianebene genäherten Schnitten auftritt, schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien (Fig. 9), und sie verwischt sich von da an nie mehr (vgl. Fig. 7, 8, 17, 19). Gerade der Umstand, dass sie sogar an dem einfach gebauten Urodelenhirn mit so großer Konstanz auftritt, sichert ihr eine gewisse Bedeutung. Ich finde diese Querfurche nicht nur hier bei Salamandra, Triton, Ichthyophis etc., sondern auch bei Reptilien (Lacerta), Selachiern (Acanthias) und beim menschlichen Embryo. Dicht vor dieser Querfurche liegt das Ganglion interpedunculare (*Gi*). Bei Larven von Triton (3 cm Länge) biegt auch die ventrale Fläche des Bodens an dieser Stelle etwas ein, so dass eine kleine, der erstgenannten Querfurche gegenüberstehende Einsenkung entsteht; doch habe ich die letztere anderwärts nicht wiedergefunden.

Der Mittelhirntrigeminuskern (Osborn), welchen wir bei Triton in den lateralen Mittelhirnwandungen zerstreut fanden, ist bei Ichthyophis viel stärker ausgebildet und besteht aus einer mehrschichtigen Säule von großen Ganglienzellen, welche sich in der Medianebene des Mittelhirndaches hinzieht, ohne sich in lateraler Richtung weit auszudehnen (Fig. 1 *m.trig.n*). Osborn (25, p. 69) zufolge theilt sich dieser Kern bei Necturus in zwei Massen, eine linke und eine rechte. Bei Ichthyophis lässt sich, in Folge stärkerer Entwicklung dieses Kernes, der dazu gehörige Tractus auch besser verfolgen, welcher aus theilweise gekreuzten Nervenfasern der großen Ganglienzellen hervorgehend, nach hinten verläuft und in der Nähe der Trigeminuswurzeln sich mit diesen vermischt.

Das Rautenhirn ist bei Ichthyophis, wie schon frühere Autoren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bemerkten, relativ kurz und unter das Mittelhirn geschoben; es gliedert sich in ein dorsal gelegenes Hinterhirn und das Nachhirn. Das Hinterhirn wurde schon von Rathke (4, p. 337) als Cerebellum gedeutet und von Wiedersheim (10, p. 58) bestätigt. Es weist genau dieselbe Form auf, wie sie von Salamandra und anderen Urodelen bekannt ist: eine basal etwas breitere, nach oben zugeschärfte Marklamelle, welche in der Medianebene dünner ist als in der lateralen Region. Oben geht es in das Velum medullare posterius (*V.m.p*) über, welches in steilem Bogen abwärts verläuft und in seinen lateralen Partien Fältelungen zeigt, welche im Querschnitt fächerartig erscheinen (vgl. Waldschmidt, Fig. 29). Die histologische Struktur des Hinterhirns weist ebenfalls keine großen Differenzen gegenüber dem Hirn anderer Urodelen auf: Der Mittelhirntrigeminuskern setzt sich fort, ähnlich wie es auch bei Cryptobranchus (Osborn, Fig. 19) der Fall zu sein scheint. Unabhängig davon ziehen zwei aus großen Ganglienzellen bestehende Kerne in bogenförmiger Richtung lateralwärts, ohne sich in der Medianebene zu vereinigen. Die Faserbündel dieser Kerne verlaufen theils gekreuzt, theils ungekreuzt in der lateralen vorderen Wand der Medulla oblongata, und ich glaube daher, es handle sich um die Kleinhirnseitenstrangbahn (Wlassak, 21, p. 115).

Das Nachhirn zeigt Eigenthümlichkeiten des Baues, die wohl in enger Verbindung mit der Bildung des Mittelhirns stehen; so ist z. B. die Brückenbeuge (*Bb*), in Folge des starken Einschnürens durch die Sattelspalte (*Ssp*), sehr scharf umgebogen und besitzt zwei seitlich stark vorstehende Ausladungen. Lateral sind zwei mächtige Corpora restiformia (*C.rest*) ausgebildet, welche wiederum deutlich gegen das Rückenmark hin abgesetzt sind. Medial von den Corpora restiformia schließt sich jederseits ein Wulst an, welcher von Waldschmidt, Fig. 4 nach zu schließen, möglicherweise gesehen worden ist. Ich halte diese Vorwölbung für das Tuberculum acusticum Schwalbe's (11, p. 420), dessen Anwesenheit bei einem Thier mit so hoch ausgebildetem Acusticus, wie Ichthyophis, nicht auffallen wird (*Tub.ac*). In der Prägnanz der Corpora restiformia erblicke ich eine Folge der Nackenbeuge, welche wir bei der Entwicklung des Hirns von Ichthyophis werden kennen lernen; zumal da diese Erscheinung bei den Urodelen, welche eine lange ausgezogene Medulla oblongata besitzen, vollkommen fehlt. An der Brückenbeuge findet ein lebhafter Faseraustausch von der einen Seite nach der anderen hin statt; doch glaube ich darin nicht eine eigentliche Rückbildung sehen zu sollen, da es sich nur um Kreuzungen handelt, und da außerdem das Cerebellum in Bezug auf Entwicklung nicht über ein Minimum sich erhebt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Von der Histologie der Medulla oblongata wird wohl besser bei Besprechung der Hirnnerven die Rede sein, um so mehr als Ichthyophis in dieser Beziehung von Triton nur wenig abweicht.

Entwicklung des Hirns.

Wie aus der Tabelle (p. 371) zu sehen ist, habe ich die mir zur Verfügung stehenden Ichthyophisembryonen nach vier Stadien eingetheilt, damit die Angabe ihrer Entwicklungsstufe auf diese Weise leichter verständlich sei. Als erstes Stadium besitze ich einen Embryo, bei welchem die Augenblasen noch nicht vollständig abgeschnürt sind; als zweites ist ein Kopf im Stadium der Hypophysenabschnürung bezeichnet; als drittes mehrere Embryonen vom Ende der Eiperiode, und als viertes das Stadium, in welchem die Larve im Wasser lebt (vgl. Sarasin, Bd. II, Heft 1. Taf. III, Fig. 28; Taf. IV, Fig. 30 u. 38; Taf. V, Fig. 49 u. 50).

Fig. 10 stellt Ichthyophis I, mein frühestes Stadium in zwanzigfacher Vergrößerung dar. In Bezug auf die Höhe seiner Entwicklung entspricht dieses Exemplar etwa Goette's Fig. 52 von der Unke. Der Kopf, wie er hier abgebildet ist, ragt frei über den Dotter vor und ist an seiner ventralen Seite schwach gewölbt. Vom hinteren Ende beginnend, sehen wir die letzten Urwirbel des Halses; darauf folgt eine breit gewölbte Fläche; es ist die Schlundwand (*Schlw*), welche in ihrem Inneren bereits in einige Kiemenbogen gesondert ist. Hieran schließt sich dorsal das noch offene Gehörbläschen (*Ghbl*), und unmittelbar ventral und vor ihm und der Schlundwand das II. Kopfsegment (Goette), welchem nach vorn das I. Kopfsegment und ventral der Unterkiefer (*Uk*) folgt. Die übrigen Wölbungen des Kopfes sind durch den Aufbau des Hirns verursacht und lassen schon äußerlich seine Form erkennen. Besser noch geschieht die Orientirung an dem aus Querschnitten rekonstruirten Modell, wie es Fig. 11 und 12 versinnlichen.

Folgen wir hier von hinten nach vorn dem Medullarrohr, so sehen wir dasselbe zunächst in schwach S-förmiger Krümmung zum Rautenhirn leicht anschwellen (*Rh*), an dessen Seite zwei seichte Gruben die Stelle bezeichnen, wo das Gehörbläschen der Medulla oblongata anliegt; ventralwärts umbiegend schließt sich ans Rautenhirn das Mittelhirn an in Gestalt eines einfachen dorsal verbreiterten Rohres (*Mh*), welches wiederum ventral in das kompresse Zwischenhirn (*Zh*) überführt. An der Basis des Zwischenhirns ist der Hirnboden in den Trichter ausgezogen (*I*); lateral beginnen die mächtigen Augenblasen (*Abl*) sich abzuschnüren, während von den Vorderhirnhemisphären noch nichts vorhanden ist. Von der Hypophysis ist ebenfalls nichts wahrzunehmen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Ventrikel sind überall außerordentlich eng und verbreitern sich nur wenig an der Stelle des Zwischenhirns, wo sich die Augenblasen abschnüren, sowie im Rautenhirn: hier findet sich schon der Anfang einer Rautengrube, wodurch auch die epitheliale Decke bei dorsaler Ansicht eine Einsenkung erfährt (Fig. 12).

Den Kopf von Ichthyophis II giebt Fig. 14 in dorsaler Ansicht wieder; hier imponirt in der Mitte des Bildes die Rautengrube, welche noch sehr stark in longitudinaler Richtung ausgedehnt ist; von hinten kommend, stoßen wir lateral zuerst auf die Gehörbläschen, die sich unterdessen geschlossen haben und ventral auf die Schlundwand. Lateral und ventral von den seitlichen Ausladungen der Rautengrube folgt sodann der Unterkiefer, und vor demselben eine Anschwellung, welche durch das Ganglion Gasseri (*G.V*) veranlasst ist; davor etwas ventral liegt das Auge, und ventral vor ihm die große schalenartige Riechgrube (*Rgr*). Die vordersten Wölbungen verdanken ihren Ursprung den Hemisphären des Vorderhirns (*Vh*). Der wichtigste Unterschied aber, der dieses Stadium von dem vorhergehenden, sowie von anderen Amphibienembryonen, auszeichnet, besteht in der enorm starken Vorwölbung (*Sb*) des Mittelhirns, welche in der lateralen Ansicht (Fig. 13) noch besser in die Augen springt. Sie verdankt ihre Entstehung weniger einer lebhaften Entwicklung des Mittelhirns selbst, als dem tiefen Hineindringen der Sattelspalte, welches wohl selbst durch Umbildungen des Kopfes überhaupt veranlasst wird und eine starke Knickung der Hirnachse zur Folge hat. In dieser Lage kommt außerdem zwischen Unterkiefer und Auge der Oberkiefer (*OK*) zum Vorschein, und hinter dem Unterkiefer der erste und ein Theil des zweiten Kiemenbogens. Hinter dem Gehörbläschen erscheint in Fig. 13 eine leichte Krümmung (*Nb*) des ganzen Kopfes, deren Werth bei Besprechung des Hirns zur Geltung kommen wird. Leider war das mir zu Gebote stehende Präparat gerade dicht hinter Beginn dieser Krümmung abgerissen; doch ist ihre Existenz auch durch Taf. IV, Fig. 30 und 36 des Sarasin'schen Werkes erwiesen.

Schälen wir nun mit Hilfe des Zirkels das Hirn und die Sinnesorgane aus diesem Kopfe heraus, so erhalten wir Bilder, wie sie Fig. 6 und 15 zeigen. Die letztere Figur stellt das Hirn von Ichthyophis II in seinen äußeren Formverhältnissen dar; als wesentlichste Veränderungen gegenüber Stadium I begegnen uns die Entstehung einer Nackenbeuge (*Nb*), als deren Ausdruck oben die hintere Krümmung des Kopfes beschrieben war; ferner die Scheitelbeuge (*Sb*) und die Bildung der Vorderhirnhemisphären. Das Zwischenhirn ist noch ein ansehnliches Bläschen, dessen Decke eine nach rückwärts geschlagene Falte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*EfI*) bildet: es ist die zukünftige Zirbel. An die basalen Wände des Vorderhirns lehnen sich die fast eben so voluminösen Riechgruben an (Fig. 6). Die Augenblasen zeigen eine Verschiebung in dorsaler Richtung, sind auf dieser Entwicklungsstufe abgeschnürt und an Volumen im Vergleich zur Riechgrube und Gehörblase zurückgeblieben. Sie kommuniciren immer noch mit dem III. Ventrikel durch den hohlen Augenstiel (*Ast*). Die Gehörblase hat sich abgeschlossen und entsendet in dorsaler Richtung einen Ductus endolymphaticus. Auch die vier Ganglienanlagen sind schon ausgebildet; das mächtigste ist das Ganglion Gasseri (*GV*), welches, wie wir oben sahen, sogar die äußere Form des Kopfes beeinflusst. Hinter ihm folgt ein größeres Facialisganglion (*VIIG*) und ein kleineres Acusticusganglion (*GVIII*), welch letzteres zwischen der medialen ventralen Wand der Gehörblase und der lateralen ventralen Wand der Medulla oblongata eingekeilt liegt. Hinter der Gehörblase befindet sich das Glossopharyngeus-Vagusganglion (*GX*), welches durch eine vordere, hinter dem Gehörbläschen eintretende Wurzel (Glossopharyngeus) und eine hintere (Vagus) mit der Medulla oblongata in Verbindung tritt. Noch ist hier die Rathke'sche Tasche zu erwähnen, welche eben im Begriff steht, sich von der Mundhöhle abzuschnüren und sich bereits dem Trichter anschmiegt (*Hy*).

Bevor wir weitere Entwicklungsstufen betrachten, sei gestattet, die wesentlichsten Differenzen zwischen der Entwicklung des Kopfes und Hirns bei Ichthyophis und bei anderen Amphibien hervorzuheben. Im Gegensatz zu diesen, deren ganze Kopfform durch gierige Dotteraufnahme zur Unkenntlichkeit entstellt ist, behält Ichthyophis Formen bei, welche mehr an diejenigen anderer Wirbelthiere erinnern. Man vergleiche nur Fig. 10 und 13 mit den entsprechenden Stadien der Unke (Goette, Fig. 52—54) oder von Triton (Reichert [2], Taf. II, Fig. 1 bis 8), so wird man sich leicht überzeugen, dass durch die Holoblastie der letzteren Amphibien und durch die mit der Holoblastie zusammenhängende Veränderung der Dotteraufnahme wohl die Unförmlichkeit des Kopfes veranlasst wird, während schon die meroblastischen Salamandriden und noch in höherem Grade Ichthyophis die ursprünglichen Wirbelthierformen beibehalten. Als für Ichthyophis charakteristische Bildungsmomente der Hirnentwicklung sind nochmals die Nackenbeuge und die erhebliche Ausbildung der Scheitelkrümmung zu erwähnen, welche auch dazu beitragen, dem Kopfe von Ichthyophis ein edleres Gepräge aufzudrücken, als es andere Amphibien aufweisen können. Zum Vergleich muss ich hier auf die überraschende Ähnlichkeit unserer Fig. 6 mit Fig. 6, welche His (28, p. 684) von dem menschlichen Embryo Br_3 giebt, besonders aufmerksam machen; zugleich bitte ich, unsere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 9 und 22, welche dem Axolotl und Salamander entnommen sind, in Betracht zu ziehen.

In den folgenden Stadien werde ich von einer Beschreibung der äußeren Kopfform absehen, da sie, obwohl in ihren Grundlinien immer noch mit dem Plane des Hirns zusammenfallend, doch stark von den mesodermalen Bildungen beeinflusst wird. Fig. 16 giebt das Hirn eines Ichthyophisembryo gegen Ende der Eiperiode wieder (unser Stadium III). Der Krümmungswinkel des Kopfes, welcher beim vorigen Stadium fast 90° betrug, hat sich wieder stark verflacht. Demnach haben sich auch die verschiedenen Hirnbeugen verändert: die Nackenbeuge erreicht ihr Maximum mit ca. 130°; die Brückenbeuge, welche auf dem vorhergehenden Stadium ca. 130° betrug, ist zu einem rechten Winkel eingeknickt, Hand in Hand damit hat sich an der dorsalen Wand das Hinterhirn in Gestalt einer Querfalte angelegt (*Hh*). Der Boden des Mittelhirns ist in Folge der starken Scheitelknickung dorsalwärts gerückt, so dass der Aquaeductus Sylvii ein relativ enges Lumen aufweist. Das Vorderhirn hat seine ventrale Lage verlassen und ist in Folge der starken Veränderung des Brückenbeugewinkels dorsal verschoben. Legt man Längsschnitte (Fig. 17) durch das Hirn auf dieser Entwicklungsstufe, so erscheint die Verdickung der Hirnsubstanz besonders am Boden des Hirns; doch haben auch die Wände aller Hirnbläschen Verdickungen erfahren. In der bereits deutlich entwickelten weißen Substanz treten Faserzüge und Kommissuren auf, wie Fig. 17 andeutet.

Die Rathke'sche Tasche hat sich von der Mundhöhle vollständig abgelöst und dem Boden des Trichters ventral angelegt. Eine genauere Besprechung erfordert noch die Veränderungen, welche mit dem Zwischenhirndach vorgegangen sind, da ein Verständnis für die definitive Ausbildung dieser Region nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege möglich ist. Die erste Anlage der Falte, aus welcher die Zirbel entsteht, haben wir schon auf dem II. Stadium kennen gelernt (*EfI*). Ich verweise hier noch auf den Medianschnitt durch ein Hirn von Salamandra maculosa (Fig. 22), welcher ebenfalls die Zirbelfalte zeigt (*EfI*) und außerdem noch eine tiefe vordere Einsenkung (*AfI*); diese Einsenkung wird in der Folge zur hinteren Wand des Adergeflechtknotens, ganz so wie die Zirbelfalte zur hinteren Wand der Zirbel wird. In zweiter Linie bildet sich dann eine vordere Zirbelfalte (*EfII*), welche mit der ersten zusammen später die Zirbel vom Zwischenhirndach abschnürt; ferner eine vordere Adergeflechtfalte, welche zur Anlage der Plexus chorioidei laterales wird (Fig. 9 *AfII*), indem sie das Hirndach vor sich her in die ersten Ventrikel treibt. Entgegen Osborn (25, p. 59), welcher die Commissura superior als Grenze des Vorder- und Zwischenhirn-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daches annimmt, glaube ich, es sei wohl richtiger, dass die erste tiefere Einschnürung, die am Hirndach auftritt, nämlich die hintere Adergeflechtfalte als Grenze gelte, wenn überhaupt möglich ist, eine solche zu bestimmen und nicht eine Kommissur, welche erst später auftritt. Dazu kommt noch, dass, wenn wir die Commissura superior als Grenze gelten ließen, die Ganglia habenulae nothwendig zum Vorderhirn gezählt werden müssen, da sie vor besagter Kommissur liegen. Fig. 17 stellt nur die Fortsetzung der Entwicklung der geschilderten vier Falten dar, mit der kleinen Modifikation, dass die Zirbel nicht wie bei Salamandriden kuchenartig, sondern bläschenartig ist; die hintere Adergeflechtfalte beginnt hier zu dem Plexus chorioideus medius auszuwachsen, und der Adergeflechtknoten knäuelt sich auf. Die Plexus der Hirnhemisphären aber spalten sich je in zwei Stämme, von denen der eine sich gegen das Zwischenhirn ausstreckt und in der Folge zuerst sich in Zweige spaltet, indess der andere in den Hemisphärenventrikel eindringt und sich sodann in zwei Zweige spaltet, einen nach rückwärts umbiegenden, welcher den Ventrikeltheil des Temporallappens und einen, welcher das übrige Vorderhirn versorgt.

Stadium IV. Das Hirn der letzten Etappe einer Ichthyophislarve stellt Fig. 19 dar. Die Larve hat bereits ihre Kiemen abgeworfen und schickt sich an, sich in die Erde einzubohren. Demgemäß hat der Kopf eine breite meißelartige Form angenommen, welche ihn zum Graben im Boden befähigt. Als Ausdruck dieser Depression des Kopfes macht sich eine allgemeine Abplattung des Hirns geltend. Diese Abplattung lässt sich etwa beurtheilen, wenn man zwei zu einander senkrechte Linien in der Medianebene wählt, von denen die eine die Trichterregion mit der höchsten Stelle des Mittelhirns und die andere das Nachhirn mit der vordersten Stelle des Vorderhirns verbindet. Dann gelten für die beiden Linien und für Stadium III und IV folgende Proportionen:

	Mh. Tr.	Nch. Vh.	Approxim. Verhältn.
Stadium III	3 cm	5,5 cm	1 : 2
Stadium IV	2,5 cm	9,3 cm	1 : 3,7

Dagegen ließe sich etwa einwenden, dass das Vorderhirn, welches an Volumen und Länge bedeutend zugenommen hat, zu Ungunsten der zweiten Proportion den Ausschlag gebe. Messen wir also die Längslinie nur vom Nacken zum Corpus callosum, so ergiebt sich immer noch für Stadium III das Verhältnis 1 : 1,25, und für Stadium IV 1 : 2,2, was wohl die Abplattung hinreichend illustriren wird.

Am Hirndache haben vom III. zum IV. Stadium weitere Zusammenschiebungen stattgefunden. So ist an der Commissura posterior

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine starke Falte entstanden, welche Mittelhirn und Zwischenhirn trennt; als weitere Falten sind das Hinterhirn und die Plexus chorioidei des IV. Ventrikels zu verzeichnen; am ersteren unterscheiden wir deutlich ein Cerebellum und ein Velum medullare posterius, dessen laterale dorsale Partien reich gefältelt sind. Am Boden des Hirns ruft dieselbe Ursache, welche das Zusammenschieben der Decke veranlasst, eine Zugwirkung hervor; so wird der Trichter (*I*) unter der Brücke hervorgezogen und der ganze Zwischen- und Vorderhirnboden dehnt sich in die Länge; die Brückenbeuge spitzt sich stark zu und der Mittelhirnboden rückt nach hinten. Die Nackenbeuge kommt auf Medianschnitten kaum mehr zur Geltung.

Die Plexus des Zwischen- und Vorderhirns, welche ja bei Ichthyophis eine besonders reiche Entfaltung erfahren, sind inzwischen zu lang verzweigten Büscheln ausgewachsen. Der unpaare Plexus chorioideus medius nimmt den ganzen dorsalen Theil des III. Ventrikels ein und erstreckt sich bis hinter die Commissura posterior. Der Adergeflechtknoten hat unter Theilnahme der Pia eine Ausdehnung erreicht, wie sie bei erwachsenen Tritonen vorkommt. Die Plexus der Hemisphären haben zuerst ihre gegen den III. Ventrikel gerichteten Stämme ausgebildet; diejenigen des I. und II. Ventrikels haben durch Abgabe dorsal gerichteter Zweige die Form von »hirschgeweihähnlichen Körpern« (Rathke) angenommen.

Interessant ist die Entwicklung der Hypophyse. Wir haben oben gesehen, dass sie beim erwachsenen Thier durch einen feinen Stiel des weit hinten liegenden nervösen Antheils noch mit der Trichterwand in Verbindung stand. Im Stadium der Larve zieht sich der Trichter zu einer dünnen Spitze aus, welcher der drüsige Theil ventral anliegt. Von einer Marksubstanz sind erst wenige Spuren in Gestalt spärlicher Granulationen vorhanden. Zu Ende der Larvenperiode legt sich dann die dorsale Wand des Trichters an die ventrale dicht an und reducirt so das Lumen des Trichters. Zu einer eigentlichen Ablösung des nervösen Antheils der Hypophyse kommt es aber nicht und ich glaube, entgegen der üblichen Ansicht, wenigstens für Ichthyophis behaupten zu müssen, dass die Fibrillen, welche vom nervösen Theil der Hypophyse nach der Trichterwand hinstrahlen, nicht bindegewebiger Natur sind, sondern Fasern der Stützsubstanz aus der Trichterspitze des embryonalen Hirns. Das Vorderhirn erhält seine Ausbildung wesentlich während der Larvenzeit. Es gliedern sich die Lobi olfactorii ab; der Temporallappen nimmt allmählich an Volumen zu und lässt schon auf dieser Stufe seine ventrale Ecke erkennen. Auch die histologische Differenzirung ist schon weit gediehen; so macht sich z. B. das Corpus striatum durch eine lockere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anordnung seiner Zellen bemerkbar; ferner sind beim Eintritt des Olfactorius Glomeruli entstanden (vgl. Fig. 31 *gl*).

Die Veränderungen, welche bis zur Ausbildung des Hirns beim erwachsenen Thiere stattfinden, bestehen hauptsächlich in Massenzunahme; außerdem aber in einer Art von Milderung der Formen: das Hirn nimmt im Verhältnis zur Länge an Höhe wieder etwas zu; so steigt auch wieder der Winkel der Brückenbeuge. Das Zwischenhirn aber wird durch den immer größer werdenden Adergeflechtknoten in die Tiefe gedrängt und von dessen hinterem Ende überlagert.

Werfen wir vergleichsweise noch einen Blick auf die Entwicklung des Hirns bei Urodelen (wobei nur vorauszuschicken ist, dass sie bei den verschiedenen zugänglichen Formen kaum verschieden ist) so lassen sich z. B. auf frühen Stadien die Gehirne vom Axolotl und Salamandra von denen des Triton höchstens durch ihre Umgebung (Dotter, Bindegewebe) unterscheiden. Während bei Ichthyophis eine Nackenbeuge und die Brückenbeuge sehr stark entwickelt ist, vermissen wir die erstere bei Urodelen vollständig und die Brükenbeuge überschreitet überhaupt nie den Winkel, welchen Ichthyophis schon auf unserm II. Stadium erreicht (Fig. 7, 8, 9). In Folge davon kommt es bei Triton und den anderen Urodelen auch nie zu dieser Verengerung des Aquaeductus Sylvii. Ferner bleiben die Falten des Hirndaches hinter denen von Ichthyophis zurück. Osborn's Fig. 7 nach zu urtheilen scheint bei Cryptobranchus sogar die Brückenbeuge zu fehlen und der Hirntrichter zeitlebens auf der Entwicklungsstufe stehen zu bleiben, wie wir sie von der ausgewachsenen Ichthyophislarve geschildert haben.

Die Entwicklungsgeschichte des Hirns, und wohl auch des Kopfes, von Ichthyophis zeigt also, dass wir es auf den ersten Stufen embryonaler Entwicklung mit einer weitgehenden Anlehnung an Verhältnisse zu thun haben, wie sie bei höheren Vertebraten allgemein vorhanden sind. Das Maximum der Ähnlichkeit fällt in die Zeit zwischen unser Stadium II und III. Zur Zeit, wo die Ichthyophislarve im Wasser lebt, findet dann eine, als Rückbildung zu deutende, Abflachung der einzelnen Hirntheile statt; zu stärkerer Entfaltung gelangt indess das Vorderhirn und besonders die Lobi olfactorii, deren Entwicklung mit der Ausbildung einer komplicirten und hoch organisirten Nasenhöhle Schritt hält, während andererseits der Opticus mit der Verkümmerung der Augen, also erst zu Beginn des Landlebens reducirt wird.

Hirnnerven.

Was die Hirnnerven anlangt, so haben J. G. Fischer (3, p. 40 ff.), Wiedersheim (10, p. 61 ff.) und Waldschmidt (18, p. 467—470) den-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

selben ihre Aufmerksamkeit geschenkt und namentlich ihren peripheren Verlauf beschrieben, auf welchen ich in vorliegender Arbeit nicht eingehe, da ich es für zweckmäßiger halte, die Nervenverzweigungen mit den Muskeln zusammen zu behandeln. Spärlicher und unsicherer ist die Beschreibung der Hirnnervenaustritte und des centralen Verlaufes ausgefallen, so finde ich z. B. keine sicheren Angaben über die Zahl der Vaguswurzeln von Ichthyophis. Dass ferner ein Acusticus existire, haben erst in neuester Zeit P. und F. Sarasin (19, p. 215) sicher behauptet und seinen peripheren Stamm abgebildet; dagegen haben sie als außer dem Rahmen ihrer Arbeit stehend, seinen centralen Verlauf nicht verfolgt. Allerdings sind gerade für die Hirnnerven besondere Konservirungsmethoden nöthig, zumal da Deformirungen des Hirns bei einem so harten Schädel, wie ihn Ichthyophis besitzt, und Losreißen der Nervenwurzeln nur durch besondere Behandlung vermieden werden können. Wenn ich daher darauf angewiesen bin, manche Bilder von Larven zu geben, wo man sie lieber vom erwachsenen Thier gehabt hätte, so darf ich vielleicht die bessere Konservirung der histologischen Elemente bei Larven, sowie die größere Übersichtlichkeit ihrer Anordnung als Entschuldigung geltend machen.

Olfactorius und Geruchsorgan.

Wiedersheim, welcher entdeckte, dass die Gymnophionen einen doppelten Riechnerven besitzen, glaubte in diesem Umstande einen wichtigen Unterschied von allen anderen Amphibien erkennen zu sollen; er ging sogar so weit, dass er die morphologisch unbedingt sensible Natur dieses Nerven in Frage stellte und ihn mit einem Spinalnerven verglich. Des Weiteren spricht er sich dahin aus (14, p. 334), der Olfactorius der Urodelen entspreche in allen seinen Beziehungen zum Vorderhirn entschieden dem unteren Zweige des Riechnerven bei Anurenlarven und Gymnophionen.

Seither ist durch P. und F. Sarasin (19, p. 175—193) das Geruchsorgan von Ichthyophis glutinosus einer eingehenden Bearbeitung unterworfen und die Frage der Duplicität des Olfactorius in so fern ihrer Lösung genähert worden, als die beiden Forscher, gestützt auf Vergleichung ihrer Befunde mit denen von Leydig, Ecker und J. G. Fischer an Anuren und Schlangen zu der Ansicht gekommen sind, dass die beiden Olfactorii der Gymnophionen den beiden Olfactoriusästen jener Thiere zu homologisiren seien. Diese Auffassung gründete sich namentlich auf die Thatsache, dass hier wie dort der ventrale Olfactoriusast das Jacobson'sche Organ innervirt. Bei dieser Gelegenheit sprachen sie die Ansicht aus, es könnte der von Blaue (13, Fig. 33) für eine Sala-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

manderlarve und der von Born (8) für den erwachsenen Triton abgebildete Divertikel des Nasenraums dem Jacobson'schen Organ der Gymnophionen homolog sein. P. 187 sagen sie: »Wenn eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung bestätigen sollte, dass der von Blaue gezeichnete, wie es scheint mit Sinnesepithel ausgestattete Divertikel wirklich die Anlage eines Jacobson'schen Organs darstellt und wenn ferner der daraus hervorgehende Nasentheil des erwachsenen Salamanders bloß einen niedrigen Epithelbelag trägt, dann würde Salamandra von Formen abzuleiten sein, denen ursprünglich ein Jacobson'sches Organ zukam.«

Diese Äußerung legte mir nahe, zu untersuchen, ob die vermuthungsweise als Jacobson'sches Organ gedeutete Bucht bei Salamandern wirklich in ihrer Entwicklung derjenigen von Ichthyophis gleiche und ob sie den dazu nöthigen Erfordernissen entspreche. Als fernere Aufgabe stellte ich mir die, den Olfactorius von Ichthyophis mit demjenigen der Salamander auch entwicklungsgeschichtlich zu vergleichen; wenn ich dabei nicht Salamandra maculosa, sondern Triton alpestris als Vergleichsobjekt wähle, so geschieht es desswegen, weil gerade die hier in Betracht kommenden Stadien von Salamandra am schwersten zu beschaffen sind. Dass große Differenzen zwischen den Land- und Wassersalamandern in Hinsicht auf das Geruchsorgan bestehen dürften, ist, wie mir scheint, um so weniger zu erwarten, als die Übereinstimmung zwischen Triton und Ichthyophis sich als überaus weitgehend herausstellen wird.

Fig. 23 und 24 geben zwei auf einander folgende Schnitte durch die Nasenhöhle einer Tritonenlarve von 12 mm Länge wieder. Die Riechschleimhaut (*Rschl*) ist nur in ihren unteren Partien angegeben; ihr Querschnitt ist im Ganzen ein nierenförmiger, während, in Folge der verschiedenen Wanddicke der Riechschleimhaut der Querschnitt der Nasenhöhlung (*nh*) gestreckter und von der Form eines Blattes ist, dessen Spitze dorsal gerichtet ist und dessen Stiel ventral gegen die Medianebene hin umbiegt; mit anderen Worten: die Nasenhöhle hat in dem durch untere Schnitte getroffenen Bereiche eine feine ventral und median gerichtete blinde Ausstülpung (*jdr*), welche sich von der übrigen Riechschleimhaut durch ein niedrigeres Epithel unterscheidet. Mit starken Systemen lässt sich ferner erkennen, dass die gesammte ventrale Gegend der Schleimhaut Nervenfasern entsendet, welche sich zum ventralen Olfactoriusast (*Olf.v.*) zusammenthun. Eine Parallele zur Medianebene habe ich mit *m* bezeichnet, um das Verständnis der Stellungsänderungen der Nasenhöhle zu erleichtern.

Suchen wir auf einem späteren Stadium den beschriebenen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Divertikel der Nasenhöhle wieder und wählen wir hierzu eine Tritonenlarve von 18 mm, so zeigt sich, dass die gesammte Nasenhöhle eine Verschiebung in ihrer Lage zur Medianebene erfahren hat, und zwar so, dass ihre ventrale Partie in lateraler Richtung ausgewichen ist (Fig. 25). Der oben beschriebene Divertikel hat sich zu einer mit reichlichem Sinnesepithel ausgekleideten Bucht erweitert; (*jo*) sein blindes Ende ist auf dem Stadium eines einschichtigen Epithels verblieben und hat sich zu einem nach der Medianebene gerichteten Drüsenschlauch entwickelt (*jdr*). Ein Vergleich unserer Fig. 25 mit Fig. 26 und 28 auf Taf. XVII des Sarasin'schen Werkes scheint mir die Identität mit der als Jacobson'sches Organ bezeichneten Bildung vollständig darzuthun; auch wird wohl kaum zweifelhaft sein, dass der dort als Jacobson'sche Drüse bezeichnete Anhang der Riechschleimhautbucht mit unserer drüsenartigen Bildung identisch ist. Ferner ist das fragliche Gebiet der Riechschleimhaut hier wie dort vom ventralen Olfactorius innervirt. Ich halte mich also für berechtigt, die geschilderte Bucht, dem Vorgange der Sarasin folgend, als Jacobson'sches Organ aufzufassen.

Es gilt nun noch die weitere Entwicklung des Jacobson'schen Organs und seiner Drüse zu verfolgen. Zunächst zeigt Fig 26 seine Beschaffenheit bei einem Triton gegen Ende des larvalen Lebens. Der ganze Geruchssack ist in dorsoventraler Richtung etwas komprimirt, so dass der lateralmediane Durchmesser jetzt den dorsalventralen an Länge übertrifft: ein Verhältnis, das in der Folge noch stärker zum Ausdruck kommt. Das Jacobson'sche Organ hat sich immer mehr nach der Seite hin verschoben und weist immer noch ein reich entwickeltes Sinnesepithel auf, das dem übrigen gleich kommt. Auch der ventrale Olfactoriusast lässt seine Beziehungen zum Jacobson'schen Organ und zum Boden der Nasenschleimhaut noch deutlich erkennen. Die Jacobson'sche Drüse hat sich in die Länge gestreckt und beginnt sich zu verzweigen.

Leider steht mir kein Präparat aus der Zeit der Metamorphose zu Gebote, welches die Umwandlung der hochorganisirten Nasenschleimhaut in diejenige Form erkennen ließe, wie sie das definitive Thier aufweist. Eine Abgliederung in Sinnesknospen findet schon gegen Ende der Larvenperiode statt, doch fällt ihre Abrundung, wie so viele andere Differenzirungen in die Zeit der Metamorphose. Dazu kommen die Bowman'schen Drüsen, welche namentlich am dorsalen Übergange der Riechschleimhaut ins Jacobson'sche Organ gruppirt sind. Dieses selbst ist an Entfaltung hinter der Riechschleimhaut zurückgeblieben und kommt ihr schon an Dicke der Wandungen nicht gleich. Immerhin bleibt das Sinnesepithel wie es war, doch findet keine Zusammenfassung zu Sinnesknospen statt, was ein Zurückbleiben im Vergleich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zur übrigen Nasenschleimhaut bedeutet. Die Jacobson'sche Drüse bildet an der Basis des Geruchssackes ein reichverzweigtes Astwerk und zeigt im Übrigen ein von der dorsalen Nasendrüse nicht abweichendes Gepräge.

Um die große Ähnlichkeit nachzuweisen, welche zu gewissen Zeiten zwischen der Form des Geruchssackes bei Ichthyophis und Triton besteht, habe ich in Fig. 28 die Abbildung eines Modelles wiedergegeben, welches den linken Geruchssack einer 18 mm langen Larve von Triton alpestris veranschaulicht. Man vergleiche damit Fig. 31 Taf. XVII des Sarasin'schen Werkes und es wird kein Zweifel mehr über die Homologie des Jacobson'schen Organs bei Ichthyophis und Triton bestehen. In beiden Bildern erscheint es als S-förmig gekrümmter Schlauch (*jo*), welcher vor der Choane von der Nasenhöhle abzweigt und in schwachem Bogen sich medianwärts richtet, um auf halbem Wege zur Nasenöffnung blind zu endigen. Die Drüse ist dabei weggelassen, kann aber leicht mit Hilfe von Fig. 25 zugedacht werden. Zur Kontrolle habe ich auch den Geruchssack eines späteren Stadiums von Triton rekonstruirt und finde, dass die Unterschiede gegenüber Ichthyophis nur untergeordneter Natur sind; bei Triton ist der ganze Geruchssack etwas weniger flach gedrückt, überhaupt schwächer ausgebildet, ferner mündet der Thränennasengang bekanntlich weiter vorn und nicht wie bei Ichthyophis ins Jacobson'sche Organ; auch fehlt Triton der von P. und F. Sarasin bei Ichthyophis entdeckte Choanenschleimbeutel. Doch wird keiner dieser drei Punkte von wesentlicher Gefahr für obige Deutung des Jacobson'schen Organs sein.

Wir kommen nun zum zweiten Punkte, den wir am Anfang dieses Abschnittes erwähnt haben: dem Verlauf des Olfactorius zwischen Nasenschleimhaut und dem Lobus olfactorius des Hirns. Urodelen sind leider für Untersuchung der Histiogenese des Olfactorius ein wenig günstiges Objekt und ich nehme einstweilen an, dass der von His und von Kölliker für Säugethierembryonen beobachtete Entwicklungsmodus der Nervenfasern des Olfactorius in centripetaler Richtung auch wohl für niedere Wirbelthiere gelte. In Fig 29 und Fig 30 bilde ich zwei Schnitte ab, welche in vertikaler Richtung parallel der Medianebene durch Vorderhirn und Nasengrube eines Ichthyophisembryo, III. Stadium, geführt sind. Der Schnitt Fig. 30 ist um einige Schnitte lateral von Fig. 29. Auf dem ersteren ist der ventrale, auf dem letzteren der dorsale Olfactoriusast getroffen. Beide verlaufen zu derselben Vorwölbung am Vorderhirn und es ist höchst beachtenswerth, dass hier der Eintritt der Olfactoriusäste an einen relativ entfernten Punkt des Vorderhirns verlegt ist, während doch bei Säugethieren der Olfactorius in die der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Riechschleimhaut zunächst liegenden Gebiete einzutreten pflegt. Wenn also an eine Vergleichung des Olfactorius zu denken ist, ganz abgesehen von der Frage, ob eine solche Homologisirung überhaupt für das prächordale Hirn zulässig sei oder nicht, so ist einzig denkbar, dass man beide Olfactoriusäste mit einer sensiblen Wurzel vergleiche, ohne dass man, mit Wiedersheim (14, p. 334) für jede derselben einen besonderen Entwicklungsmodus annimmt.

Im Laufe der weiteren Entwicklung von Ichthyophis wird nun der Geruchssack aus seiner ventralen und lateralen Lage in dorsaler Richtung verschoben, und er nimmt, kraft seiner mächtigen Ausdehnung, fast den gesammten Raum zwischen Schnauzenspitze und Vorderhirn ein, so dass ihn bei der ausgewachsenen Ichthyophislarve nur das Ethmoïd und die Dura mater vom Vorderhirn trennt (Fig. 31). Dorsal und ventral von der Riechschleimhaut verläuft je ein Olfactoriusast (*Olf.d* und *v*); beide treten getrennt in den Lobus olfactorius ein. Bei genauerer Verfolgung der Olfactoriusfasern aber macht sich eine auffallende Anordnung derselben innerhalb des Lobus olfactorius bemerkbar. Die dorsalen Fasern treten nicht nur in den dorsalen Theil des Lobus olfactorius ein, sondern ein Theil derselben zieht in S-förmiger Krümmung in den ventralen Theil des Lobus olfactorius; eben so entsendet der ventrale Olfactoriusast Fasern sowohl nach dem Boden, als auch nach dem Dache des Lobus olfactorius. Hierdurch entsteht ein System von gekreuzten und ungekreuzten Fasern, wobei gewöhnlich nicht einzelne Fasern einander kreuzen, sondern größere Faserbündel sich durchflechten, so dass Bilder zu Stande kommen, wie wir sie vom Chiasma nervorum opticorum bei Reptilien kennen. Köppen (22, p. 25) scheint auch gesehen zu haben, dass die Auflösung der Olfactoriuswurzeln beim Frosch, nach ihrem Eintritt ins Hirn, sich zu Bündeln gruppirt, gegenseitig durchweben. Ich muss noch zufügen, dass in dem eben geschilderten Stadium der Larve die Glomeruli (*gl*) auftreten und die einzelnen Faserbündel von einander trennen.

Fassen wir zum Vergleich mit Ichthyophis die Entwicklung des Olfactorius bei Triton alpestris ins Auge, so begegnen wir Verhältnissen von frappanter Ähnlichkeit. Fig. 32 stellt einen Querschnitt durch Vorderhirn und einen Theil der Nasengrube dar, zwischen beiden spannt sich der Olfactorius aus, dessen Äste schon ein ansehnliches Kaliber erreicht haben. Bei näherer Betrachtung sieht man aufs klarste, dass ein ventraler und ein dorsaler Ast aus gesonderten Gebieten entspringend unter gegenseitiger Kreuzung in denjenigen Theil des Vorderhirns eintreten, der sich später als Lobus olfactorius abhebt. Der Verlauf der Fasern beider Äste lässt sich bei Anwendung eines Färbe-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mittels, das auch marklose Nervenfasern färbt (Delafield'sches Hämatoxylin oder Bleu de Lyon), sowie auch an der Richtung der Kerne konstatiren: vom dorsalen Ast biegt ein Theil der Fasern dorsal um, ein anderer Theil ventral; dem entsprechend entsendet der ventrale Olfactoriusast einen Theil ventral, den anderen dorsal ins Vorderhirn. Auch die Durchflechtung größerer Faserbündel, wie sie bei Ichthyophis vorkommt, vermissen wir hier nicht. Ein kleines rautenförmiges Feld zwischen der Kreuzungsstelle der Olfactoriusäste und der weißen Substanz des Vorderhirns ist dadurch zu Stande gekommen, dass der abgebildete Schnitt nicht absolut genau mit der Ebene des Chiasma zusammenfällt. Mutatis mutandis wird es aber nicht schwer fallen diese Figur auf Fig. 31 zu beziehen.

Aus diesem Verhalten des Olfactorius bei der Tritonlarve ist allein dasjenige des erwachsenen Thieres und der älteren Larve zu begreifen. Auch bei Triton verschiebt sich, wie bei Ichthyophis, der Geruchssack mit der Entwicklung des Kopfes. Während er bei der eben beschriebenen jungen Tritonenlarve dem Vorderhirn ziemlich nahe lag (in noch früheren Stadien liegt er ihm dicht an und presst sogar eine Vertiefung ein), hat er, wie Fig. 33 zeigt, zu Ende der Larvenperiode einen beträchtlichen Abstand erreicht. Die Olfactoriusäste verlaufen auf eine geraume Strecke durch zartes Gallertgewebe und empfangen daher kleinere Ästchen auch noch beim Eintritt in die Schädelhöhle, hier liegen sie, obwohl streng gesondert, einander eng an und beginnen alsbald sich in der oben beschriebenen Weise zu verflechten.

In Fig. 34 habe ich noch den Olfactorius eines ausgewachsenen Triton taeniatus abgebildet; hier wie in der vorhergehenden Figur fallen die vertikalen Längsschnitte so, dass der Olfactorius in ihrer Ebene liegt, was von der schon besprochenen Lageveränderung der Nasenhöhle in Bezug auf das Vorderhirn seinen Grund hat.

Ich glaube also, durch vorliegendes Material gezeigt zu haben, dass in Hinsicht auf den Olfactorius zwischen Ichthyophis und Triton kein fundamentaler Unterschied besteht, wie Wiedersheim annahm, sondern dass der Unterschied ein gradueller ist, bedingt durch die Verschiedenheit im Aufbau des Kopfes, in erster Linie des Geruchsorgans. Auch der Umstand, dass bei Pipa dorsigera (3, Taf. II, Fig. 1) und Salamandra maculosa ein doppelter Olfactorius vorhanden ist, spricht für diese Auffassung des Olfactorius. Bei Ichthyophis fällt die Wand des Schädels dicht zwischen Geruchssack und Vorderhirn; bei dem weniger koncinn gebauten Triton trifft sie den Verlauf des Olfactorius weiter hinten. In beiden Fällen tritt zu gewissen Zeiten eine halbchiasmatische Anordnung der Olfactoriusfasern mehr oder weniger deutlich zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tage. Ein Grund zur Annahme einer verschiedenen Entstehungsweise lässt sich also nicht finden, und die einzige morphologisch berechtigte Spekulation kann die sein, dass in beiden Fällen der Olfactorius sich wie eine sensible Nervenwurzel verhalte.

Die Augenmuskelnerven.

Bei Triton sind alle drei Augenmuskelnerven vorhanden und verhalten sich genau so, wie Stieda für den Axolotl angegeben hat. Wenn daher Osborn's Abbildung (Fig. 6) exakt ist, so ist die Austrittsstelle für den Abducens variabel; denn Osborn verlegt ihn in oder sogar vor das Trigeminusgebiet, während ich mit Stieda seinen Kern und seine Austrittsstelle hinter dem Facialisgebiet unweit der Medianebene finde; von da verläuft er schief nach vorn, um ins Gasser'sche Ganglion einzutreten; doch konnte ich eine Verbindung seiner Fasern mit Ganglienzellen nicht finden.

Der Trochlearis ist bei Triton sehr zart, doch konnte ich die Kreuzung seiner Fasern am Isthmus sowie seinen Austritt beobachten, wie ihn Osborn und Stieda beschreiben. Bei Ichthyophis ist es mir eben so wenig wie Wiedersheim und Waldschmidt gelungen den Trochlearis und den Abducens aufzufinden; aber ich möchte nicht bestreiten, dass sie an Material, welches eigens zum Zweck von Nervenuntersuchung konservirt wäre, könnten gesehen werden, und glaube es seien einstweilen aus dem Umstande, dass diese beiden Nerven bis jetzt noch nicht zur Beobachtung gelangten, keine weiteren Schlüsse zu ziehen.

Der Oculomotorius entspringt unmittelbar vor dem Isthmus. Osborn (25, p. 70) sieht die Commissura posterior in der Nähe des Oculomotoriuskerns enden und glaubt, dass ihre Fasern in die betreffenden Ganglienzellen eintreten. Mir ist an Präparaten, die nach sorgfältigen Methoden (Pal, Delafield) behandelt waren, nicht gelungen, mich von der Richtigkeit dieser Auffassung zu überzeugen; vielmehr scheint mir die Commissura posterior ende in Zellen, welche den Oculomotorius umgeben. Bei Ichthyophis sah ich besonders an Larven diesen Nerven in der von Waldschmidt beschriebenen Weise (18, p. 468) verlaufen und habe jener Beschreibung nichts Neues beizufügen.

Trigeminus.

Der Trigeminus von Triton stimmt vollständig in seinen Wurzeln mit dem von Cryptobranchus überein, wie ihn Osborn für dieses Thier beschrieben hat. Dagegen ist der Trigeminus bei Ichthyophis wesentlich stärker als bei anderen Amphibien entwickelt. Sein motorischer Kern ist aus einer langen Reihe großer Ganglienzellen gebildet,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

welche die ganze Vorderseite der Brückenbeuge ausfüllen. Der zahlreichen Faserkreuzungen wurde schon bei der Hirnbeschreibung gedacht, und eben so des mächtigen Mittelhirntrigeminuskerns.

Außer diesen beiden motorischen Kernen nehmen am Trigeminus Theil: 1) eine aufsteigende Wurzel, welche vom Rückenmark herkommend, der dorsallateralen Kante entlang zieht, um die eine sensible Wurzel zu bilden, und 2) eine sensible Wurzel, die ihre Endstation in der lateralen Wand der Brücke hat.

Acustico-facialis.

Der Besprechung der einzelnen Kerne und Wurzeln muss ich hier einige Beobachtungen über eine Bahn vorausschicken, welche von jeher besonderes Interesse erregte: die gekreuzten Müller'schen Fasern (*Mll*) und ihre größte Vertreterin, die Mauthner'sche Faser (*MF*). Ich bin leider auch nicht im Stande definitiv ihre Relationen zu den Acusticuswurzeln festzustellen, doch glaube ich, auf einige mit dem Wechsel des umgebenden Mediums Hand in Hand gehende Veränderungen der Mauthner'schen Faser und der dazu gehörigen Zelle hinweisen zu müssen. Zunächst muss ich konstatiren, dass die Mauthner'sche Faser stets nur bei Larven von Amphibien durch erhebliche Größe sich auszeichnet. So besitzt sie der Axolotl (7, p. 292) und alle Tritonenlarven; außerdem unterscheidet sie sich auch bei Teleostiern (Mayser) und Petromyzon (Ahlborn) durch ihre Größe von den übrigen Müller'schen Fasern. Andererseits bleibt sie an Größe zurück bei dem derotremen Cryptobranchus und bei den nur kurze Zeit im Wasser lebenden Larven von Salamandra und Ichthyophis. Beim erwachsenen Triton behält die Faser ihr starkes Kaliber, doch zeichnet sich die zugehörige Zelle nicht mehr so durch Größe vor den umgebenden großen Ganglienzellen aus. Ich glaube, dass dieser Variabilität im Vorkommen der Mauthner'schen Faser eine mit dem umgebenden Medium zusammenhängende Veränderung zu Grunde liege. Freilich kann ein Entscheid erst dadurch herbeigeführt werden, dass man andere Verfahren, als die für diesen Fall ungenügenden Färbungen anwende. In Fig. 38 gebe ich einen halben Querschnitt durch die Medulla oblongata einer ausgewachsenen Larve von Triton cristatus, wobei gerade diese große Zelle (*Rz*) getroffen wurde. Mir scheint, dass ihre Protoplasmaausläufer nach der eintretenden zweiten Acusticuswurzel ausstrahlen, indess der Achsencylinder der Medianebene zuläuft, um in scharfem Bogen sich mit dem der entgegengesetzten Seite zu kreuzen. In der Umgebung dieser Riesenzelle liegen noch mehrere große Ganglienzellen, welche ihre Fasern zum Theil gekreuzt, zum Theil ungekreuzt als ventrale Facialiswurzel austreten lassen. Ventral von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der großen Zelle und meist aus Müller'schen Fasern gebildet, zweigt die dritte und vierte Acusticuswurzel ab (*VIII 3* u. *4*), und ventral von diesen Wurzeln ist auf dem Querschnitt die aufsteigende Trigeminuswurzel getroffen. Ferner treten am dorsallateralen Rande der Oblongata die sensible Facialiswurzel ein (*VII 2*), und eine (oder zwei) motorische Facialiswurzeln aus (*VII 1* u. *1*?).

In Fig. 35 habe ich einen Querschnitt durch den Rand der Medulla oblongata einer Ichthyophislarve abgebildet, auf welchem verschiedene Wurzeln des Acusticus und Facialis zu sehen sind. Beginnen wir ventral, so begegnen uns zuerst die dritte und vierte Acusticuswurzel (*VIII 3*, *4*), welche sich durch engere Gruppirung und stärkere Achsencylinder deutlicher erkennen lassen, als die übrigen Acusticuswurzeln, von denen unser Schnitt zwei trifft. Das Acusticusganglion (*Gg VIII*) erscheint als ovale der Medulla oblongata dicht anliegende Masse; auf demselben Schnitt ist die Macula sacculi (*M.sc.c*) getroffen, und man sieht am Boden derselben deutliche Nervenfasern verlaufen, welche kurz abgeschnitten sind. Um ihren Zusammenhang darzuthun, bilde ich in Fig. 36 einen etwas weiter vorn liegenden Schnitt ab, woselbst der Verlauf des Ganglions und sein unstreitiger Zusammenhang mit der Macula sacculi besser zu sehen ist. Vom Facialis ist auf Fig. 35 ein Theil des motorischen Kerns, und auf Fig. 36 die Fortsetzung desselben getroffen.

War es schon nach der schönen Beschreibung, welche P. und F. Sarasin (19, p. 207—221) von den peripheren Enden des Acusticus gegeben haben, kaum mehr zu bezweifeln, dass auch bei Ichthyophis ein Acusticus vorhanden sein müsse, so hielt ich mich doch für verpflichtet, diese Figuren wiederzugeben, welche zeigen, dass Ichthyophis, genau so wie Triton und Cryptobranchus vier Acusticuswurzeln besitzt, welche bei einigermaßen günstiger Konservirung (was allerdings bei Larven leichter möglich ist als bei erwachsenen Thieren) zu Tage treten. Auch die großen Ganglienzellen, welche mit dem Acusticus in irgend einer, noch nicht näher bekannten, Beziehung stehen, sind bei Ichthyophis vorhanden, so dass ich glaube, es liege keinerlei Grund vor, bei der starken Entfaltung der centralen Bahnen und Nuclei, deren Ausdehnung sogar zu einem besonderen Tuberculum acusticum Veranlassung giebt, eine Verkümmerung des Acusticus anzunehmen.

Vagus-Glossopharyngeus.

An Tritonen lassen sich schon bei einer Körperlänge von 12 mm sieben Vaguswurzeln und drei Glossopharyngeuswurzeln erkennen, ganz so wie Osborn (25, p. 61) für Cryptobranchus beschreibt. Diese Wurzeln

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gruppiren sich später zu Ästen und zwar so, dass die drei Glossopharyngeuswurzeln zu einem vordersten, weit vorn entspringenden, Ast und die Vaguswurzeln zu drei das Ganglion direkt mit der Medulla oblongata verbindenden Ästen sich vereinigen. Hiebei verbinden sich die beiden vorderen sensiblen und die vorderste motorische Wurzel zu einem Aste, die vier übrigen Wurzeln je zwei zu einem motorischen Aste. Der letzte Ast erhält seine Fasern theils aus einer aufsteigenden motorischen Bahn (Fasciculus solitarius), theils aus einem ihm nahe gelegenen lateralen motorischen Kern; der vorletzte Ast aus lateralen und ventralen Ganglienzellen der Medulla oblongata; der vorderste Vagusast besteht aus einer mittleren motorischen Wurzel und aus zwei seitlichen, deren Fasern sich in dorsalen Gebieten auflösen. Der Glossopharyngeus entspringt aus den ihm zunächst liegenden motorischen Kernen und sendet einen sensiblen Theil seines vordersten Astes in dorsale Regionen.

Genau dieselben Verhältnisse, wie Osborn sie bei Cryptobranchus sah und wie ich sie für Triton bestätigen kann, finde ich bei Ichthyophis wieder: drei Glossopharyngeuswurzeln; sieben Vaguswurzeln (Fig. 18), obschon ja sonst gerade dieses Nervengebiet am ehesten Schwankungen in Anzahl und Gruppirung ausgesetzt zu sein pflegt.

Das Vagusganglion, welches auch den Glossopharyngeus aufnimmt, zeigt schon auf frühen Entwicklungstufen eine deutliche Sonderung in zwei Abtheilungen: 1) eine vordere mit relativ kleinen Zellen, deren Kern sich intensiv mit Karmin färbt, mit schwachem Leib; 2) eine hintere Abtheilung mit großen Ganglienzellen, deren Kerne blass bleiben und eher geneigt sind zur Aufnahme von Anilinfarbstoffen. Beiderlei Zellen sind in die von Stieda (7, p. 291) beschriebenen Bindegewebszellen eingehüllt. Bei Ichthyophis lässt sich in dem III. Stadium die Abschnürung eines Ganglions beobachten, welches vom Vagus in ventraler Richtung nach hinten sich ablöst: es wird später zu einem sympathischen, welches, ventral von dem mächtig entwickelten hinteren Theile des Vagusganglions liegend, mit ihm durch einen starken Nervenstamm verbunden ist.

Schlussbemerkungen.

Osborn (25, p. 56—59) bemüht sich in einem besonderen Abschnitt seiner an Beobachtungen reichen Arbeit, mit Hilfe der verschiedenen Kommissuren des Amphibienhirns eine Metamerie des Gehirns nachzuweisen, wobei die Kommissuren, sowie die durch sie geschiedenen Abtheilungen als homologe Bildungen resp. Abschnitte hingestellt werden. Abgesehen davon, dass eine so wichtige und komplicirte Frage, wie die Metamerie des Nervenrohres sich wohl kaum auf drei Seiten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dürfte abthun lassen, scheinen mir gerade die Amphibien aus Gründen, die schon lange von Gegenbaur und Haeckel ausgesprochen werden, so ziemlich das ungeeignetste Objekt zu sein, welches man den Anschauungen über die Urgeschichte des Kopfes könne zu Grunde legen. Um so mehr als bei näherer Betrachtung die von Osborn stillschweigend als homolog angenommenen Kommissuren doch etwas sehr verschiedene Bildungen sind. So sagt z. B. Osborn selbst von der »Commissura posterior« sie sei eigentlich gar keine Kommissur: »It has been stated, that the posterior commissure, which invariably marks the dorsal boundary between the dien- and mesencephalon, is not a commissure in the strict sense of the word, but consists of fibres from the two tegmental tracts decussating to the opposite side of the brain.« Dieses Resultat einer Untersuchung Pawlowsky's[1], welches von v. Mihalcovics (9, p. 73 und 74) bestätigt wurde, beweist doch, dass wir es hier mit einem komplicirten Fasersystem zu thun haben, welches sich nicht ohne Weiteres dazu benutzen lässt, als Scheidewand zwischen Neuromeren zu dienen. Warum sollen überhaupt gerade die Kommissuren einen so eminenten Werth für die Neuromerie haben? Osborn legt großes Gewicht darauf, dass eben alle drei dorsalen Kommissuren zur selben Zeit entstehen, wie er beim Frosch will gesehen haben, p. 58: »These commissures develop nearly, if not quite, simultaneously with the anterior commissure, at the period immediately following the constriction of the neural tube into four vesicles.« Untersucht man aber die Bildung der Kommissuren vor der »Abschnürung in vier Bläschen«, so sieht man, dass die Comm. posterior zuerst auftritt und lange vor der Viertheilung des Hirns, zu einer Zeit, wo die ganze übrige Decke noch aus einem flachen Epithel besteht, gebildet wird. In zweiter Linie entstehen die Faserzüge des Cerebellum; dann die (ventral gelegene) Comm. anterior und erst zuletzt die Commissura superior. Allerdings musste Osborn an einem Froschgehirn, das seinem Holzschnitt 2 entspricht, die drei dorsalen Kommissuren gesehen haben; doch ist dieses Stadium viel zu alt, um ihre Entstehung zu verfolgen. Ich habe schon oben darauf aufmerksam zu machen gesucht, welchen Schwierigkeiten wir uns aussetzen, wenn wir die Commissura superior als Grenze zwischen dem Zwischenhirn und Vorderhirn annehmen: die Ganglia habenulae würden ins Vorderhirn gelegt etc. Ist es denn nicht besser, die hintere Adergeflechtfurche, welche die erste tiefere Einsenkung des embryonalen Amphibienhirns ist, als Grenze anzunehmen, welche Auffassung auch mit den bisherigen Begriffen der Hirnanatomie im Einklange steht?

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Reichere Ernte als bei allen metamerentheoretischen Spekulationen am Hirn der Amphibien einzuheimsen ist, bietet wohl die Phylogenese. Zwar ist es sehr schwierig, die Momente des Hirnaufbaues nach ihrem theoretischen Werthe abzuschätzen, doch wird immer die Vergleichung der Gehirne verschiedener Gattungen und Arten uns einen gewissen Maßstab für die Vergleichung auch eines einzelnen Organsystems abgeben dürfen. Wir haben gesehen, dass Schwankungen des Volumens einzelner Hirnabschnitte (Vorderhirn und Mittelhirn) innerhalb weiter Grenzen bei sonst nahe verwandten Arten vorkommen. Es dürfte also vielleicht wenig Gewicht auf die bloße Größe des Vorderhirns zu legen sein, da ja sogar auch der relativ embryonale Proteus ein Vorderhirn besitzt, das an Volumen dem von Salamandra maculosa oder Triton viridescens gleich kommt und andererseits Triton helveticus an relativem Volumen des Vorderhirns Ichthyophis glutinosus nahe steht. Wichtiger erscheint mir die prägnante Abtheilung einzelner Gehirnpartien, so der Lobi olfactorii, welche bei Triton weiter gediehen ist, als bei den amerikanischen Amphibien, welche Osborn abbildet, und, worauf Wiedersheim zuerst verwies, bei Ichthyophis tiefer greift als bei anderen Amphibien. Hierher gehört auch die deutliche Abgrenzung des Mittelhirns von Ichthyophis gegen das Zwischenhirn, sowie die nicht minder scharfe Abgrenzung der Medulla oblongata gegen das Cervicalmark (vgl. Fig. 1 und 2). Wohl der sicherste Maßstab, den uns die Hirnanatomie für die vergleichende Beurtheilung eines Hirns an die Hand giebt, ist die Krümmung der Hirnachse und die Verschiedenheiten ihrer Krümmung; denn die Hirnachse ist nicht nur der Ausdruck der im Laufe der ontogenetischen Entwicklung vor sich gehenden Verschiebungen des Hirns und seiner Wände, sondern sie ist mit bedingt durch die Ausbildung des gesammten Kopfes. Von sekundärer Bedeutung können auch die Entfaltung der Plexus, der Epiphysis, der Hypophysis und die durch die Größe der Sinnesorgane bedingten Unterschiede in der Größe der centralen Gebiete sein.

Vergleichen wir nun auf Grund dieser Gesichtspunkte das Hirn von Ichthyophis mit dem von Triton und der amerikanischen Urodelen, so finden wir zunächst, dass die Entwicklungsgeschichte des Hirns von Ichthyophis erheblich von derjenigen der Urodelen abweicht und zwar so, dass Ichthyophis Stadien durchläuft, welche entschieden Embryonalstadien höherer Wirbelthiere nahe kommen; dass ferner diese Annäherung mit Beginn des larvalen Lebens wieder verwischt wird und dass sich das Hirn alsdann in Anpassung an die neuen Lebensbedingungen weiter verändert. Diese Auffassung gründet sich auf die bei Besprechung der Hirnbeugen erwähnten Verhältnisse der Hirnachse:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Vorwölbung des Mittelhirns, die Nackenbeuge, die scharfe Knickung der Brückenbeuge sind wichtige entwicklungsgeschichtliche Momente, wodurch sich Ichthyophis von anderen Amphibien unterscheidet. Weitere Unterschiede sind die Ursprünglichkeit des Zwischenhirndaches, die Ausbildung des Temporallappens (Sarasin) die Abschnürung der Lobi olfactorii (Wiedersheim). In dritter Linie käme die reiche Ausstattung des Ichthyophishirns mit Plexus aller Art in Betracht. In all diesen Punkten erscheinen die Urodelen als eine einförmige Gruppe: die Nackenbeuge fehlt; die Brückenbeuge ist sehr schwach, das Mittelhirn behält seinen rückenmarksähnlichen Querschnitt bei, das Zwischenhirndach ist abgeflacht, die Zirbel verliert ihren Zusammenhang mit ihm und legt sich als funktionell werthlose Blase darauf. Die Entwicklung verläuft sehr einfach und zeigt keinerlei Annäherung an höhere Wirbelthiere, es kommt weder zu einer distinkten Abschnürung der Lobi olfactorii noch zur Bildung eines Temporallappens. Gegenüber all diesen Differenzen im äußeren Aufbau des Hirns muss jedoch andererseits hervorgehoben werden, dass im Übrigen es an weitgehenden Ähnlichkeiten nicht fehlt, so in der Ausbildung des Zwischenhirnbodens, des Mittelhirndaches und des Hinterhirns, in der Anordnung der Nerven und ihrer Kerne, in der Disposition und Stärke der Faserbündel. Ich kann dagegen der Duplicität des Olfactorius aus oben geschilderten Gründen nicht den hohen Werth beimessen, welchen ihr Wiedersheim giebt, da ich darin eine durch den Aufbau des übrigen Kopfes und durch seine Anpassung an die Lebensbedingungen des erwachsenen Thieres veranlasste Erscheinung erblicke, die allerdings für Ichthyophis eine gewisse Eigenthümlichkeit ist, wie etwa das Einmünden des Thränennasenganges ins Jacobson'sche Organ oder die Existenz des Choanenschleimbeutels. Die große Übereinstimmung, welche zwischen dem Geruchssack von Ichthyophis und dem von Triton besteht, scheint mir ebenfalls ein Zeichen zu sein, dass beide Genera wohl nahe verwandt sein möchten. Wenn ich Ichthyophis noch nicht zu den Urodelen gerechnet habe, wie die Sarasin vorschlagen, so geschah es aus dem einfachen Grunde, dass ich glaube die Untersuchung und Vergleichung eines einzelnen Organs berechtige nicht zu einem definitiven Urtheil, sondern könne höchstens mitbestimmend wirken.

Berlin, im März 1891.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteratur.

1. C. E. von Baer, Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Thl. 1828—1837.
2. Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. 1838.
3. J. G. Fischer, Amphibiorum nudorum neurologiae specium primum. 1843.
4. Rathke, Bemerkungen über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata. Joh. Müller's Archiv. 1852.
5. J. G. Fischer, Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. 1864.
6. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
7. Stieda, Das Centralnervensystem des Axolotl. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1875.
8. Born, Über die Nasenhöhlen u. den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. 1876.
9. von Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. 1877.
10. Wiedersheim, Anatomie der Gymnophionen. 1879.
11. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. 1880.
12. Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
13. Blaue, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1884.
14. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1886.
15. Fulliquet, Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. 1886.
16. Bellonci, Sulle commissure anteriore degli Amfibia e dei Rettili. Mem. della R. Accad. Bologna. 1887.
17. Osborn, The origin of the corpus callosum. Morph. Jahrb. 1887.
18. Waldschmidt, Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Zeitschr. für Naturwissensch. 1887.
19. P. u. F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II, Heft 1—4. 1887—1890.
20. Edinger, Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns. I. Vorderhirn. 1888.
21. Wlassak, Das Kleinhirn des Frosches. Archiv für Anat. und Physiol. Physiol. Abth. 1888.
22. Köppen, Zur Anatomie des Froschgehirns. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1888.
23. His, Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripheren Nervenbahnen beim menschl. Embryo. Abhandl. der math.-phys. Klasse der k. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1888.
24. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. 1889.
25. Osborn, Amphibian brain studies. Journal of Morphology. 1889.
26. Burckhardt, Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. Archiv für mikr. Anatomie. 1889.
27. His, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. 1889.
28. His, Entwicklung des menschlichen Rautenhirns. I. Verlängertes Mark. 1890.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Fig. 1. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; Medianschnitt. 15fache Vergr.

Fig. 2. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von der Seite
Fig. 3. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von unten
Fig. 4. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von oben
} nach einer Rekonstruktion, mit Hilfe einer Skizze vor dem Einbetten ergänzt. 10fache Vergr.

Fig. 5. Triton cristatus, erwachsen; Hirn; von oben. 10fache Vergr.

Fig. 6. Ichthyophis II; Hirn mit Sinnesorganen und Ganglien von der Seite. Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.

Fig. 7. Triton alpestris, erwachsen; Hirn; Medianschnitt. 10fache Vergr.

Fig. 8. Triton alpestris, Larve von 3 cm; Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.

Fig. 9. Axolotl, Larve von 9 mm; Hirn; Medianschnitt. 30fache Vergr.

Fig. 10. Ichthyophis I, Kopf von der Seite; nach dem Spirituspräparat gezeichnet. 20fache Vergr.

Fig. 11. Ichthyophis I, Hirn desselben Kopfes von der Seite; Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.

Fig. 12. Ichthyophis I, Hirn desselben Kopfes von oben; Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.

Fig. 13. Ichthyophis II, Kopf von der Seite
Fig. 14. Ichthyophis II, Kopf von oben
} nach dem Spirituspräparat gezeichnet. 20fache Vergr.

Fig. 15. Ichthyophis II, Hirn; aus Querschnitten rekonstruirt. 20fache Vergr.

Fig. 16. Ichthyophis III, Hirn; aus Längsschnitten rekonstruirt. 20fache Vergr.

Fig. 17. Ichthyophis III, Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.

Fig. 18. Ichthyophis III, Hirn mit Nervenwurzeln und Ganglien; aus Längsschnitten rekonstruirt. 20fache Vergr.

Fig. 19. Ichthyophis IV, Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.

Tafel XXII.

Fig. 20. Triton alpestris, 12 mm, Larve; Hirn von vorn; nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.

Fig. 21. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Zwischenhirn von oben; nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.

Fig. 22. Salamandra maculosa, 7 mm, Embryo; Hirn; Medianschnitt. 30fache Vergr.

Fig. 23. Triton alpestris, 12 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 240fache Vergr.

Fig. 24. Triton alpestris, 12 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 240fache Vergr.

Fig. 25. Triton alpestris, 18 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 60fache Vergr.

Fig. 26. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 60fache Vergr.

Fig. 27. Triton taeniatus, erwachsen; Geruchssack; Querschnitt. 30fache Vergr.

Fig. 28. Triton alpestris, 18 mm, Larve; Geruchssack; von unten nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 29. Ichthyophis III, Vertikallängsschnitt durch Vorderhirn und Nasengrube. 30fache Vergr.

Fig. 30. Ichthyophis III, Vertikallängsschnitt durch Vorderhirn und Nasengrube. 30fache Vergr.

Fig. 31. Ichthyophis IV, Vertikallängsschnitt durch das Vorderhirn und den Olfactoriusaustritt. 50fache Vergr.

Fig. 32. Triton alpestris, 12 mm, Larve; Querschnitt durch Vorderhirn und Olfactorius. 120fache Vergr.

Fig. 33. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Längsschnitt durch Vorderhirn und Olfactorius. 50fache Vergr.

Fig. 34. Triton taeniatus, erwachsen; Längsschnitt durch den Olfactorius. 30fache Vergr.

Fig. 35. Ichthyophis III der Medulla oblongata, Ganglion acusticum, Querschnitt. 120fache Vergr.

Fig. 36. Ichthyophis III der Medulla oblongata, Ganglion acusticum, Querschnitt. 120fache Vergr.

Fig. 37. Triton alpestris, erwachsen. Hypophysis. 30fache Vergr.

Fig. 38. Triton cristatus, ausgewachsene Larve. Medulla oblongata, Querschnitt. 120fache Vergr.

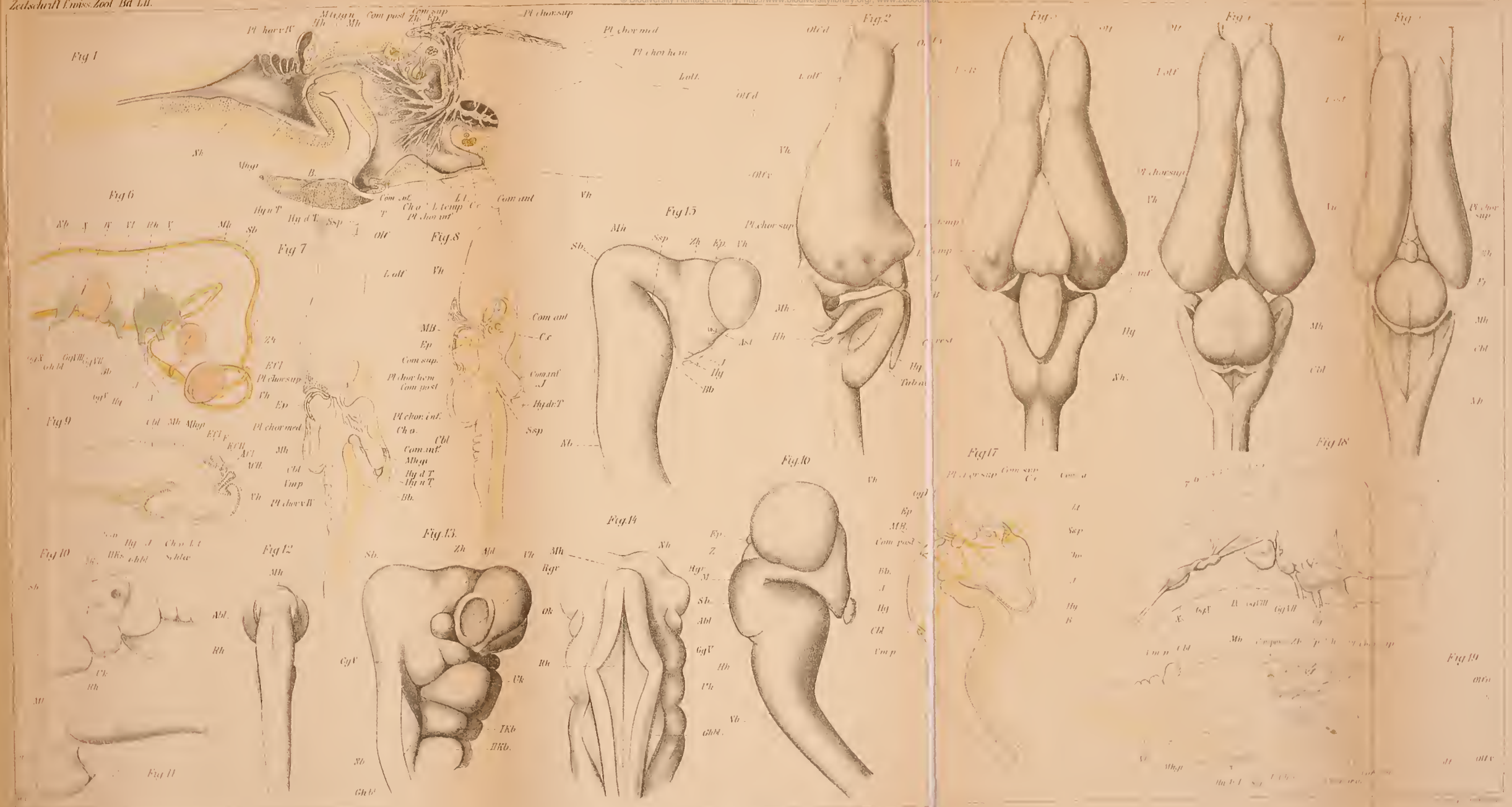
Fig. 39. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve, Mittelhirnboden, Längsschnitt. 120fache Vergr.

Zeichenerklärung.

Abl, Augenblase; *Ast*, Augenstiel; *AfI* u. *II*, erste und zweite Adergeflechtfalte; *asc*, aufsteigende Wurzel; *B*, Brücke; *Bb*, Brückenbeuge; *Cha*, Choanenöffnung; *Cbl*, Cerebellum; *Ch.o*, Chiasma opticum; *Com. ant.*, *inf.*, *post.*, *sup.*, Commissura anterior, inferior, posterior, superior; *C.rest*, Corpus restiforme; *Cc*, Corpus callosum; *DM*, Dura mater; *EfI* u. *II*, erste und zweite Zirbelfalte; *Ep*, Epiphyse (Zirbel); *Eth*, Ethmoideum; *Gg*, Ganglion; *Gg.h*, Ganglion habenulae; *Ghbl*, Gehörblase; *Gi*, Ganglion interpedunculare; *gl*, Glomeruli; *Gs*, Geruchssack; *Hh*, Hinterhirn; *Hy*, Hypophyse (*d.T*, drüsiger Theil, *n.T*, nervöser Theil); *I*, Infundibulum; *jo*, Jacobson'sches Organ; *jdr*, Jacobson'sche Drüse; *Kn*, Knorpel; *KsI* u. *II*, erstes und zweites Kopfsegment; *L.inf*, Lobus inferior; *L.olf*, Lobus olfactorius; *L.t*, Lamina terminalis; *L.temp*, Lobus temporalis; *m*, Medianebene (oder eine Parallele derselben); *MB*, Meynert'sches Bündel; *Mds*, Mundschleimhaut; *MF*, Mauthner'sche Faser; *Mh*, Mittelhirn; *Mhgr*, hintere Mittelhirngrenze; *Mll*, Müller'sche Fasern; *M.scc*, Macula sacculi; *m.trig.n*, Mittelhirntrigeminuskern; *Nb*, Nackenbeuge; *nh*, Nasenhöhle; *Nh*, Nachhirn; *Ok*, Oberkiefer; *Olf.d* u. *v*, Olfactorius dorsalis und ventralis; *Pl.chor.hem*, Plexus chorioideus der Hemisphären; *Pl.chor.inf*, Plexus chorioideus inferior; *Pl.chor.med*, Plexus chorioideus medius; *Pl.chor.sup*, Plexus chorioideus superior (Adergeflechtknoten); *Pl.chor.v.IV*, Plexus chorioideus ventriculi quarti; *Rgr*, Riechgrube; *Rh*, Rautenhirn; *Rschl*, Riechschleimhaut; *Rz*, Riesenzelle; *Sb*, Sattelbeuge; *Schlw*, Schlundwand; *Ssp*, Sattelspalte; *Tub.ac*, Tuberculum acusticum; *Uk*, Unterkiefer; *Vh*, Vorderhirn; *V.m.p*, Velum medullare posterius, *Zh*, Zwischenhirn.

I—*X* bezeichnen die Hirnnerven; *Xs*, sympathisches Ganglion; *1*, *2*, *3* etc. die centralen Wurzeln der Hirnnerven.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



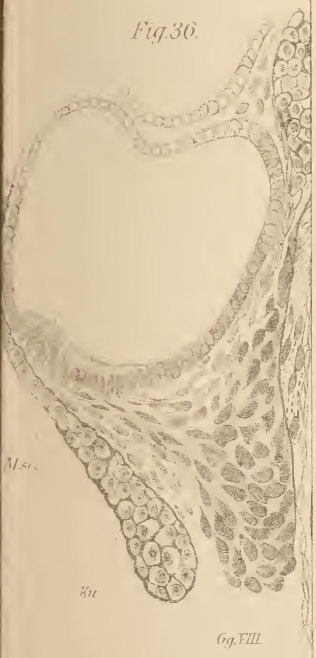
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 24.

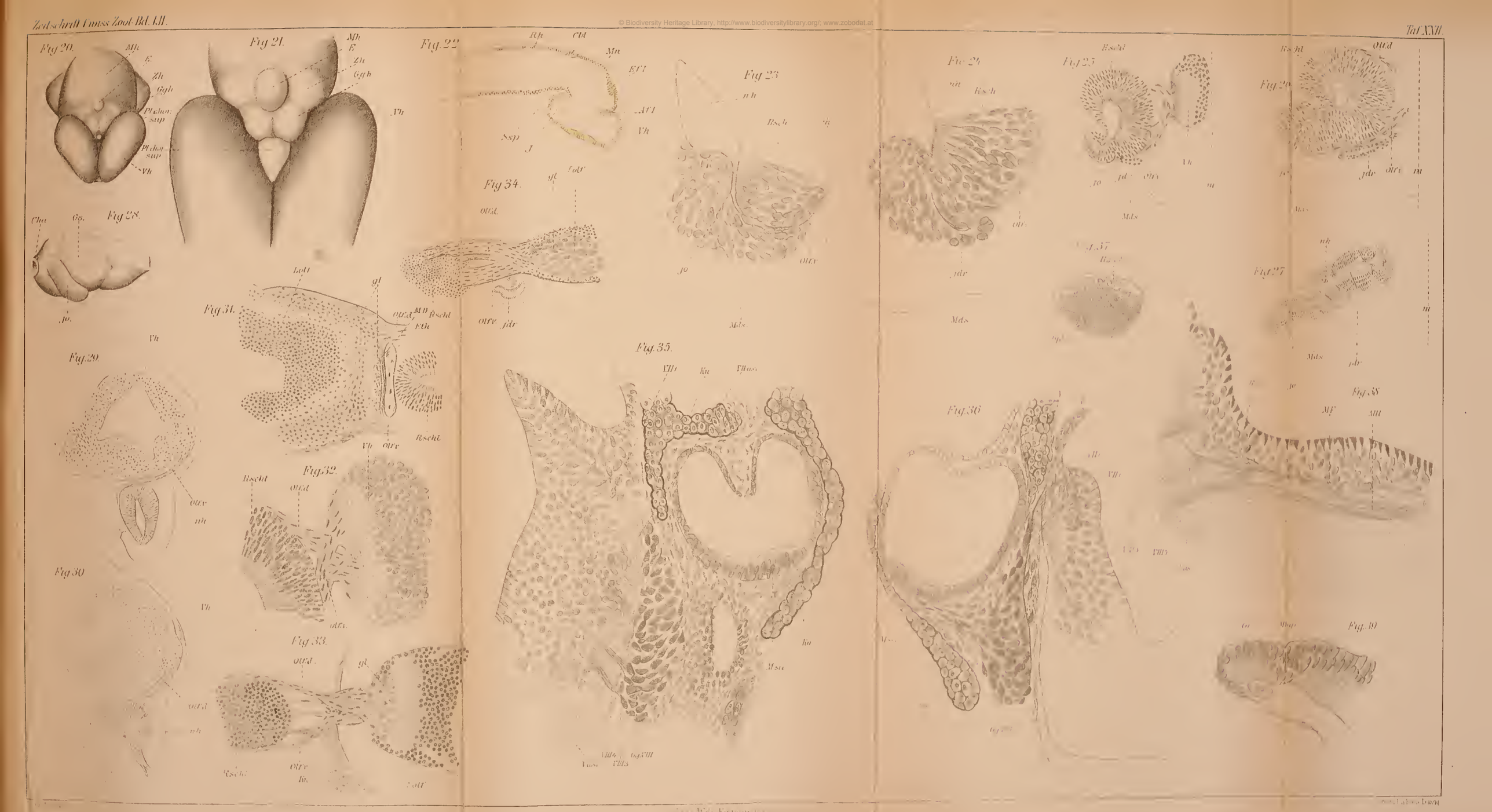
Fig. 36.



Gg. VIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: 52

Autor(en)/Author(s): Burckhardt Rudolf

Artikel/Article: Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. 369-403