

Aus dem histologischen Laboratorium der K. militär-med. Akademie in
St. Petersburg. Prof. Dr. M. D. Lavdowsky †.

Zur Morphologie des Gehirns der Amphibien.

Von

Dr. **W. Rubaschkin.**

Hierzu Tafel XII und XIII.

Schon vielfach hat der Bau des Amphibiengehirns die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt, sowohl in rein morphologischer Beziehung, wie auch durch seinen feinen Bau und den Verlauf der Nervenstränge.

Bereits Carus (1), Trevirianus (2) und Tiedemann (3) haben eine ausführliche Beschreibung des Gehirns der Amphibien gegeben. In neuerer Zeit beschäftigten sich Studnička (4), Burkhardt (5) und Andere mit einigen anatomischen Eigenheiten desselben, um den allgemeinen Plan des Baues des Gehirns der Wirbeltiere zu erklären. Nicht weniger genau und ausführlich wurde die Richtung der verschiedenen Leitungsbahnen, die aus dem Rückenmark in die mannigfaltigen Abteilungen des Gehirns eindringen, so wie auch solcher, die in letzteren entstehen, erforscht. Eine Reihe hervorragender Arbeiten (Osborn (6), Bollonci (7), Koeppen (8), Wlassak (9) Edinger (10) und Andere) ist der Erforschung dieses Gebietes gewidmet worden. Ueber den speziell histologischen Bau des Gehirns ist verhältnismässig wenig gearbeitet und längst noch nicht alles erschöpft, was an den Amphibien zu studieren wäre.

Die ersten Erforscher des mikroskopischen Baues des Markes der Amphibien sind: Hannover (13), Reissner (14), besonders aber Stieda (15). In letzter Zeit wurde der Bau der verschiedenen Teile des Gehirn- und Rückenmarks der Amphibien von Oyarzum (16), Lavdowsky (17), Koelliker (18), Edinger, und hauptsächlich von Pedro R. y Cajal (19) mit neuen Methoden erforscht.

Um in meiner Beschreibung des Baues verschiedener Gebiete des Gehirns der Amphibien Einheitlichkeit zu erzielen, und um den durch terminologische Verschiedenheit der Autoren hervorgerufenen Missverständnissen vorzubeugen, will ich die Terminologie von Wiedersheim und Gaupp (22) beibehalten und nebenbei die Benennungen anderer Autoren anführen.

Methodik der Untersuchung.

Bei meinen Forschungen bediente ich mich der Methode der Imprägnation mit doppelchromsaurem Silber, nahm aber an ihr einige Modifikationen vor, indem ich ausser dem Chrom und Osmium, Formalin (Schering) der fixierenden Mischung zufügte, und zwar in folgendem Verhältnis:

5% Kalii bichromici	— 100,0
1% Ac. Osmici	— 15,0
Formalini (40% Lösung Formaldehyd (Schering) —	5,0

Diese Mischung wird *ex tempore* bereitet, weil sie nach 24 Stunden dunkelt und anscheinend ihre fixierenden Eigenschaften verliert.

Gewöhnlich ging dem Fixieren, gleich *post mortem* oder auch *intra vitam*, eine Injektion mit einer 5% Lösung von Kalium bichromicum voran. Noch besser ist der Vorschlag Prof. Lavdowskys, die vorläufige Injektion mit einer gesättigten Lösung von neutralem Chromkalium oder Chromrubidium (Frau Tatiana von Lavdowsky [23]) zu machen. Zehn bis fünfzehn Minuten nach der Injektion wurde das Mark herausgenommen, in $\frac{1}{2}$ bis 1 cm grosse Stücke geteilt, die dann 12—18 Stunden in oben erwähneter Mischung fixiert wurden.

Mitunter fügte ich zur Fixierung noch Essigsäure hinzu, bis zu 1% (*acid. acet. glac.* — 1 ccm auf 100 ccm der Fixierflüssigkeit nach Lavdowsky). Die Wirkung der Essigsäure, gleich wie die der Ameisensäure (nach Lavdowsky), zeigt sich bei diesem Verfahren vor Allem an der Sauberkeit der Präparate, die vollständig frei von Niederschlägen sind. Jedoch muss bemerkt werden, dass hierbei auch nur die Schnitte aus der Oberfläche des Präparats das volle deutliche Bild zeigen, mit anderen Worten: die Wirkung der Fixierung beschränkt sich auf die oberflächlichen Schichten. Deshalb muss auch hier die vorbereitende Injektion stattfinden; dann vollzieht sich die Färbung in allen, selbst in den tiefsten Schichten des Organs.

Sowohl *argent. nitric. fusum*, als auch *cristallisatum* werden mit gleichem Erfolg zur Imprägnation benutzt. Die Silberlösung war bis zu 2% stark. Solch' starke Lösung verdient, meiner Meinung nach, den Vorzug gegenüber den schwachen, da bei den letzteren das aus dem Präparate diffundierende Chromsalz fast alles Silber niederschlägt und dieses sich in Form von goldigem Flitter absetzt, der Rest aber augenscheinlich zu einer Verbindung mit dem in die Nerven-elemente eingedrungenen Chrom nicht ausreicht. Die Imprägnation dauert 8—12 Stunden; dann werden die Stückchen in Celloidin eingeschlossen und in üblicher Weise zur mikroskopischen Untersuchung vorbereitet.

Zur Aufhellung des Präparates eignet sich ozoniertes Terpentin am besten, wie es schon im Jahre 1885 von Prof. Lavdowsky (24) empfohlen wurde. Um diese Flüssigkeit zu erhalten, konzentriert man Terpentin (*Ol. Terebenth. rectific.*) anhaltend in offenen Gefässen, bis es eine syrupähnliche Masse wird. Die Anwendung des verdickten Terpentins hat noch den Vorteil, dass das Celloidin dabei nicht schrumpft, was fast immer bei Benutzung von Xylol, Toinol u. and. stattfindet.

Als Material meiner Forschungen dienten die Anuren: *Rana temp.*, *Rana esculenta*, *Bufo vulg.*; und die Urodelen: *Salamandra macul.* und *Triton punctatus*.

Die Neuroglia.

Das Stützgewebe des Gehirns ist bei den verschiedenen Arten der Amphibien nach demselben Urbild, wie das der niederen Wirbeltiere, gebaut.

Die Neuroglia der Amphibien besteht nach einigen Autoren nur aus Ependymzellen und ihren Fortsätzen (Retzius [25], Kölliker, Oyarzum, Neumayer [26] u. and.), nach anderen enthält sie ausser den Ependymzellen noch eine geringe Menge von sternförmigen Zellen (Lavdowsky [17]). Das Vorhandensein der sogenannten Uebergangsformen, die fast bei allen Klassen der niederen Wirbeltiere festgestellt sind, wurde in Bezug auf die Amphibien durch Retzius einem starken Zweifel unterworfen.

Die im Folgenden geschilderten Facta sollen beweisen, dass das Gehirn der Amphibien in dieser Hinsicht keine Ausnahme von der für die niederen Wirbeltiere aufgestellten allgemeinen Regel bildet.

Den Hauptbestandteil des Stützgewebes des Gehirns und Rückenmarks bilden die Ependymzellen, die die Oberfläche der Ventrikel und des Zentral-Kanals auskleiden (Fig. 1 u. 3). Gewöhnlich senden diese Zellen, die bald eine regelmässige Zylinderform, bald eine leicht gestreckte Ovalform haben, einen ziemlich dicken Fortsatz nach aussen in das Markgewebe; dieser teilt sich früher oder später in sekundäre Fortsätze, die letzteren geben wiederum neue Zweige, die in verschiedenen Richtungen in das Gewebe des Gehirns eindringen, sich mit den entsprechenden Fortsätzen der Nachbarzellen verbinden und so ein dichtes Stroma — das Stützgewebe bilden, in dem die Nerven-elemente eingebettet sind. An der Peripherie des Gehirns in der Nähe der weichen Hirnhaut erreicht die Verzweigung dieser Fortsätze eine besondere Dichtigkeit; ein Teil derselben endigt anscheinend, ohne die Pia zu erreichen, die anderen jedoch reichen bis zu ihr, indem sie die sogenannte Subpial-Schicht der Neuroglia bilden, die in den Fasern der weichen Hirnhaut fest anliegt.

Wie schon oft von den Forschern vermerkt worden ist, sind alle Fortsätze der Ependymzellen mit zahlreichen Seiten-

ästchen oder Fibrillen (*appendices*) bedeckt, die bald kurz, bald lang, ihnen ein charakteristisches bemoostes Aussehen verleihen. Die Eigentümlichkeiten dieser Fortsätze genau zu schildern, ist ziemlich schwer, daher gibt eine Zeichnung in diesen Fällen mehr, als die ausführlichste Beschreibung (Fig. 4). Ueberhaupt kennzeichnen sich die *Appendices* der Ependymzellenfortsätze durch ihre ausserordentliche Mannigfaltigkeit in Verteilung und Aussehen: bald gehen sie in Form dichter Bündel, die aus einer Menge kurzer und langer Fortsätze bestehen, ab, bald besäen sie den Fortsatz der Ependymzelle als von einander getrennte Härchen, behalten aber immer ihre unregelmässige Form, indem sie, sich stellweise erweiternd, stellweise verengernd, varix-artige Verdickungen bilden; dadurch erinnern sie mehr oder weniger an die *Appendices* der Nervenzellen-Dendriten.

Die Ependymzellen aller Teile des Amphibiengehirns besitzen dieselbe morphologische Beschaffenheit, ausgenommen die Veranlagung, ihre Seitenäste früher oder später abzugeben. So besitzen die Ependymzellen des Vorderhirns (*Hemisphaeria*, *bulb. olfactor.*) und der Basis des Mittelhirns eine besonders grosse Anzahl von Aesten, die gleich am Anfangsteil des Fortsatzes entstehen; im *lob. opticus* dagegen tritt, wie auch *Retzius* bemerkt, die Teilung des peripheren Fortsatzes ziemlich spät ein, mitunter erst hart an der Oberfläche des Gehirns. Hier muss noch gesagt werden, dass die Ependymzellen des Gehirns nur mit einem peripheren Fortsatz versehen sind, und solche Fortsätze, die sich nach dem Innern des Ventrikels richten, nicht besitzen — im Gegensatz zum Rückenmarke und dem ihm nächstliegenden Teile des verlängerten Markes, wo von der Ependymzelle zahlreiche dünne, der *Appendices* entbehrende Fortsätze abgehen, die teils im Gebiete des Zentralkanals endigen, teils ins Innere desselben eindringen. Dadurch ist der ganze Zellkörper mit zahlreichen Zweigen versehen, was, wie es oft beschrieben worden, auch bei dem Embryogehirn der Warmblüter der Fall ist.

Ausser den Zellen, die die Oberfläche der Ventrikel bekleiden, dienen zur Bildung des Stützgewebes auch die Sternzellen der Neuroglia — die „Astrocyten“. Die nach der gewöhnlichen Methode (mittels *Thionin*, *Toluidinblau*, *Haematoxylin* u. s. w.) gefärbten Präparate weisen in der weissen

Substanz des Gehirns, wie auch des Rückenmarks der Amphibien zahlreiche Zellen auf, die nichts anderes, als die Zellen der Neuroglia sein können. Mit Hilfe der für die Neuroglia speziell ausgearbeiteten Färbungen wird bewiesen, dass diese Zellen der weissen Substanz wirklich Sternelemente der Glia sind, sog. Astrocyten, Spinnenzellen etc. Da aber merkwürdigerweise bei der Behandlung nach Golgi gerade diese Zellen, ungeachtet der vollen Imprägnation der übrigen Neurogliaelemente, sowohl im Gehirn, als auch im Rückenmark nur mit grosser Mühe entdeckt werden, und auch das nicht immer, so begründet sich hierauf vielleicht die Meinungsverschiedenheit in Bezug auf ihre Existenz. In den Fällen aber, wo es sie zu entdecken gelingt, erhält man ein so klares Bild, dass kein Zweifel an ihrer Existenz möglich ist.

Diese Sternzellen haben, wie Figur 4 zeigt, einen kugelförmigen Körper mit zahlreichen, langen Fortsätzen, die in allen Richtungen aus der Zelle treten. Zum Unterschiede von den Fortsätzen der Ependymzellen entbehren alle diese Fortsätze der Moos-Fibrillen und haben ein gleichartiges glattes Aussehen. Der Menge der Fortsätze und deren Richtung nach, können diese Zellen zu keiner der Kategorien von Gliazellen gerechnet werden, die Lloyd Andiezen und Retzius für Gliazellen erwachsener Warmblüter festgestellt haben. Sie erinnern mehr an die embryonalen, primordialen Sternzellen der Neuroglia, die Retzius als Urbild der Astrocyten des voll entwickelten Gehirns dargestellt hat. Zu solchen noch nicht vollständig differenzierten Zellen gehören alle Sternelemente der Neuroglia des Amphibiengehirns.

Ausser diesen Zellen, die mehr oder weniger den ächten Astrocyten verwandt sind, und den Ependymzellen, gelang es mir, im Gehirn der Amphibien Uebergangsformen von ersteren zu letzteren zu entdecken. Dieselben befinden sich in den massiveren Teilen, nämlich der Basis des Mittel- (Bas. Mesencephali) und im Zwischenhirn (Diencephalon), in den anderen Teilen dagegen — den Hemisphären und lob. opticus — sind sie nicht vorhanden.

Diese Zellen liegen in einiger, mitunter sogar recht grosser Entfernung von der Oberfläche des Ventrikels und gleichen in ihrem Bau bald mehr den Ependymzellen, bald mehr den sternförmigen (Fig. 2 und 3).

Im ersten Falle liegen sie meistens unweit vom Epithel des Ventrikels, haben einen grossen, unregelmässigen Zellkörper und zahlreiche, mit Härchen bedeckte Fortsätze. Stets treten unter diesen entweder zwei dicke und lange Fortsätze, die nach verschiedenen Seiten auslaufen — der eine zum Ependym des Ventrikels, der andere nach aussen zur Oberfläche des Gehirns — oder nur ein äusserer peripherer besonders hervor. Diese Zellen stellen augenscheinlich das erste Stadium der Umwandlung der Ependymzellen in Sternzellen vor und behalten deshalb, wenn auch weit vom Zentralkanal entfernt, die für die Ependymzellen typische Richtung der dicken Hauptfortsätze bei (Fig. 2).

Im zweiten Falle — wenn die Uebergangsformen mehr den sternförmigen Zellen ähneln — fehlen die dicken Hauptfortsätze, und zahlreiche, in morphologischer Hinsicht gleiche Fortsätze laufen nach allen Richtungen vom Zellkörper aus, indem sie den Zellen das Aussehen von Sternzellen verleihen, zugleich aber die bloss den Ependymzellen eigenen Appendices besitzen (Fig. 3).

So finden wir in dem Gehirn der Amphibien zugleich fast alle Entwicklungsstadien der Neuroglia: von ihrem Urbild — der Ependymzelle — bis zu der Sternzelle des voll entwickelten Gehirns. Demnach bildet das Gehirn der Amphibien in Bezug auf den Bau der Neuroglia keine Ausnahme von dem aller niederen Wirbeltiere, für welche, nach den Forschungen von Retzius, R. y Cajal, Kölliker u. and., alle drei Arten der Neurogliazellen festgestellt worden sind.

Bulbus olfactorius.

Der Bulbus olfactorius des Amphibiengehirns stellt einen leicht gestreckten ovalen Körper vor, der von den Hemisphären durch eine kleine Furche (*fovea limbica*) getrennt ist. Durch eine dorsale und ventrale Furche (*sulci mediani dorsalis et ventralis*) wird der Bulbus an der Oberfläche in zwei Hälften getrennt, bildet jedoch im Innern ein Ganzes, da die medialen Flächen ineinander fliessen. Nach vorn zu werden die Hälften enger und gehen in die Riechnerven über.

Auf imprägnierten Präparaten der Bulbi sieht man folgende Schichten:

1. Die Schicht der *fila olfactoria*.
2. Die subglomerulose Schicht.

3. Die Glomeruli.
4. Das Stratum magnocellulare.
5. Das Stratum granulosum.
6. Die Schicht der subependymalen Fasern.

Die Schicht der Riechnervenfädchen (*fila olfactoria*).

1. Die Riechnervenfädchen treten von der Membrana olfactoria in Form dünner, mit Varikositäten besetzter Fasern in den Bulbus ein; bald vereinigen sie sich dabei zu sich kreuzenden Bündeln, bald setzen sie sich als einzelne dünne Fädchen fort. Alle Riechnervenfädchen sind von gleicher Dicke und gleichem Aussehen. Im Gebiete der Glomeruli zerfallen sie in feine Endfasern, die sich mit den entsprechenden Zellenfortsätzen der höherliegenden Schicht verflechten und so die Glomeruli bilden.

2. Zwischen dieser und der Glomeruli-Schicht liegen Zellen, die in der mir zugänglichen Literatur nicht beschrieben worden sind. Diese Zellen, die ich unter dem Namen „Zellen des Stratum subglomerulosum“ (Fig. 5 s. bgl. und Fig. 6) in eine besondere Gruppe fasse, haben eine eckige, und zwar meist dreieckige, Form, zwei, drei oder noch mehr dicke Fortsätze, die zu den Glomeruli führen, teils die Entstehung derselben mitbewirken, teilweise aber in die tieferliegenden Schichten des Bulbus eindringen. Häufig kann man bemerken, dass kleine Nebenäste von diesen Fortsätzen ausgehen, die dann früher oder später in Endfädchen zerfallen und so zur Bildung der Glomeruli beitragen, während der Fortsatz selbst, allmählich dünner werdend, zwischen den Sternzellen der höherliegenden Schicht verschwindet. Ausser diesen verhältnismässig dicken Fortsätzen haben die Zellen des Stratum subglomerulosum noch einen feinen varikösen Fortsatz, der zu den Riechfäden geht. Oft kann man ihn zwischen den letzteren ziemlich weit — den ganzen Nervus olfactorius entlang bis zur Membrana olfactoria — verfolgen, aber wie er endigt konnte ich nicht feststellen. Höchstwahrscheinlich stammt wenigstens ein Teil der in letzter Zeit von R. y Cajal, Lenhossék (27) (bei den Warmblütern), Jagodowsky (28) und Aichel (29) (bei den Fischen) beschriebenen, frei in der Membrana olfactoria endigenden Fasern von diesen Fortsätzen her. Da aber ähnliche Forschungen an der Membrana olfactoria

der Amphibien nicht vorgenommen sind, so kann man ein ähnliches Schicksal dieser Fortsätze bloss voraussetzen, obgleich anderseits das Vorhandensein der frei endigenden Fasern bei verschiedenen Klassen von Tieren (Fischen, Vögeln, Säugetieren) ein gewisses Recht zu dieser Annahme gibt.¹⁾

3. Die dritte Schicht — das *Stratum glomerulosum* — besteht aus einigen Reihen von Riechknäulchen. An der Bildung derselben beteiligen sich einerseits die letzten Aestchen der hierher gelangenden *fila olfactoria* und die Fortsätze des *Stratum subglomerulosum*, anderseits die Fortsätze der Sternzellen des *Stratum magnocellulare* (Fig. 5 gl.). Sowohl die ersteren, wie auch die letzteren zerfallen, zu den Glomeruli gelangend, in Endzweige, wobei die Sternzellenfortsätze meist dicker und gröber erscheinen, als die der Riechnervenfädchen — was auch in Bezug auf die Glomeruli verschiedener anderer Tiere von den Forschern vielfach bemerkt worden ist. Uebrigens bezieht sich dieses bloss auf die ersten Verzweigungen an den Polen der Glomeruli, während der ganze übrige Teil aus völlig gleichen, mit punktartigen Varikositäten besetzten Fibrillen besteht.

In den meisten Fällen verbinden sich in den Glomeruli nur zwei Nervenbahnen — ein *filum olfactorium* und ein Fortsatz der Sternzelle; doch gibt es ausser solchen verhältnismässig einfachen Glomeruli noch eine gewisse Anzahl von komplizierterer Beschaffenheit, wo sich verschiedene Elemente treffen. So nehmen an der Bildung einzelner Knäuel, worauf auch *Pedro y Cajal* hinweist, zwei Riechnervenfädchen teil. Anderseits breitet auch gleichzeitig mit dem *Filum olfactorium* und dem Fortsatz der Sternzelle der Fortsatz der subglomerulösen Zelle seine Aestchen im Glomerulus aus. Schliesslich sieht man auch häufig, dass sich im Knäuel die Fortsätze zweier Zellen des *Stratum magnocellulare* verzweigen.

¹⁾ Zu erwähnen ist, dass, seit *Brunn* (30), die Mehrzahl der freilaufenden Fasern der *Membrana olfactoria* zu den hier eindringenden Aestchen des *Nervus trigeminus* gerechnet wird (letztere sind verhältnismässig dicker als die Riechnervenfädchen). Allein ein gewisser Teil dieser freilaufenden Fasern unterscheidet sich weder durch seine Dicke noch durch sonst etwas von den *fila olfactoria*, weshalb auch *Aichel* den *Nervus trigeminus* nicht als einzigen Ursprung derselben bezeichnet, vielmehr die Möglichkeit einer anderen Entstehung zulässt.

In derselben Schicht befinden sich zwischen den Glomeruli die von Pedro R. y Cajal beschriebenen kleinen Zellen (Fig. 4 a) mit ihren kurzen, sich bald verzweigenden Fortsätzen, die entweder frei zwischen den Knäueln endigen oder ihre letzten Aestchen in dieselben senden. Andere Fortsätze, die in die übrigen Schichten des Bulbus dringen könnten, sind nicht bemerkt worden, anscheinlich dienen sie nur lokalen Zwecken der Association der Knäuel.

4. Die Zellen der folgenden Schicht (*stratum magnocellulare* nach R. y Cajal) sind sternartig geformt und mit 5—7 nach verschiedenen Seiten auslaufenden Fortsätzen versehen. Gewöhnlich gehen 2—3, selten einer dieser Fortsätze zu den Glomeruli und nehmen an der Entstehung derselben teil. Dadurch ist jede Zelle nicht mit einem, sondern mit mehreren Glomeruli olfactorii verbunden. Zu bemerken ist, dass diese Fortsätze, ins *Stratum glomerulosum* gelangend, sich in zwei Aeste teilen, die in verschiedener Richtung auseinandergehen und in zwei verschiedenen Glomeruli endigen. Ähnliches sieht man oft im *Bulbus olfactorius* der Säugetiere. Ausser diesen, sozusagen Glomerulifortsätzen, gehen von den Zellen noch andere Fortsätze aus, die in morphologischer Hinsicht sich durch nichts von den ersteren unterscheiden, die aber frei zwischen den Zellen dieser Schicht und scheinbar auch zwischen den Glomeruli endigen. Beide Arten von Fortsätzen geben auf ihrem Verlauf nicht wenig Seitenzweige, die auch ihrerseits frei zwischen den Elementen des *Stratum glomerulosum* und *magnocellulare* endigen.

An vielen der erwähnten Zellen kann man noch einen dünnen varikösen Fortsatz — den Achsenzylinder (Axon) — konstatieren. Derselbe dringt durch alle Schichten des Bulbus bis in das *Stratum* der subependymalen Fasern, woselbst er in der Richtung zum Mantel abbiegt. Er beginnt entweder am Körper der Zelle oder einem ihrer Dendriten und gibt auf seinem Wege die Collateralen, die zwischen den Elementen der verschiedenen Bulbusschichten endigen (Fig. 6 ax). Bemerkenswert ist, dass man zwischen den Zellen mit mehreren Dendriten und einem Axon auch Zellen trifft, die verschiedene, allmählich in dünne, variköse Fädchen auslaufende Fortsätze besitzen. Ob wir es hier wirklich mit mehreren Axonen oder nur mit feinen,

ihnen ähnlichen Fortsätzen, die aber in keinerlei Beziehung zu den Nervensträngen stehen, zu thun haben, ist schwer festzustellen. Allerdings lassen sich diese Fortsätze oft sehr weit verfolgen, und auch sonst hat man im Gehirn der niederen Wirbeltiere oftmals Zellen bemerkt, die mit mehreren in Nervenfasern übergehenden Fortsätzen versehen waren. Lavdowsky (17) und R. y Cajal beschreiben solche Zellen bei den Batrachiern, Aichel (31) bei den Fischen, letzterer nennt dieselben Pluricordonalzellen. Späterhin werde ich noch einige Fälle anführen, wo man ein ähnliches Verhältnis der Fortsätze trifft.

Ferner gibt es in dieser Schicht Zellen, die die Bulbi untereinander verbinden. Hier unterscheidet man zwei Arten: erstens Zellen, die in unmittelbarer Verbindung mit den Glomeruli der entgegengesetzten Seite stehen, und zweitens solche, die nur der Association der beiden Strata magnocellularia dienen. Die ersteren sind dieselben Zellen des Stratum magnocellulare und haben einen langen Fortsatz, der durch die Mittellinie zu den Glomeruli des anderen Bulbus geht und in ihnen endigt, während die übrigen Fortsätze in demselben Bulbus, zu dem die Zelle selbst gehört, sich verzweigen; auch die Axone gehen, wie gewöhnlich, zur Schicht der subependymalen Fasern. So wird mit Hilfe dieser Zellen der anatomische Weg hergestellt, auf welchem die Geruchempfindung von den Glomeruli der einen Seite zu den Zellen der anderen gelangt.

Die zweite Art Zellen steht in keiner Beziehung zu den Glomeruli. Sie haben eine gestreckt-ovale Form und sind mit zwei in horizontaler Richtung verlaufenden Fortsätzen versehen, von denen der eine sich verzweigt und im selben Bulbus endigt, der andere aber, wie man auf Horizontalschnitten beider Bulbi zusammen bemerkt, zwischen den Zellen des Stratum magnocellulare des gegenüberliegenden Bulbus endigt. Zuweilen reicht er hart bis an die Glomeruli-Schicht, doch nie sieht man ihn an der Entstehung der Knäuel teilnehmen.

5. Die nächste Schicht — das Stratum granulosum (Fig. 5 gr.) — ist ebenso gebaut, wie die entsprechende Schicht im Bulbus der höheren Wirbeltiere. Die Zellen sind oval, mitunter auch dreieckig, geben 2—3 mit kleinen Borstchen bedeckte Fortsätze, die in die unteren Schichten eindringen. Auf ihrem Wege geben sie Seitenzweige, die am Anfange auch mit den Appen-

dices versehen sind, nachher aber dünner werden, ihre Borstchen verlieren und in Form dünner Fasern tief in das Stratum magnocellulare eindringen. Zuweilen erreichen sie die Glomeruli, nehmen aber augenscheinlich am Entstehen derselben keinen Anteil.

Von diesen Fortsätzen weist keiner die Eigentümlichkeiten eines Axons auf: alle Fortsätze sind mit den Appendices besetzt, was bei den Achsenzylindern nie der Fall ist; darum werden die betreffenden Zellen sowohl bei den höheren, wie auch bei den niederen Wirbeltieren unter dem Namen „apolare Zellen“ beschrieben — augenscheinlich sind sie auch in allen Fällen solche.

Vergleicht man den Bau des Bulbus olfactorius der Amphibien und den des ihm entsprechenden Bezirks im Gehirn der Säugetiere, so findet man eine grosse Ähnlichkeit in demselben; nur muss bemerkt werden, dass die sternförmigen Zellen nicht, wie es Pedro R. y Cajal annimmt, den sog. Mitralzellen des Bulbus der Säugetiere entsprechen, vielmehr in Aussehen, Verteilung und Bestimmung der Fortsätze vollständig mit den sternförmigen Zellen der molekulären Schicht im Bulbus der Warmblüter übereinstimmen. — Mitralzellen besitzen die Amphibien nicht.

Hier lasse ich ein Schema des Baus des Bulbus olfactorius der Amphibien und der Säugetiere folgen:

Amphibien.	Säugetiere. ¹⁾
1. fila olfactoria.	1. fila olfactoria.
2. Zellen der subglomerulösen Schicht.	2. — ? —
3. Glomeruli.	3. Glomeruli.
4. Sternförmige Zellen des Stratum magnocellulare.	4. Sternförmige Zellen des Stratum moleculare.
5. —	5. Mitralzellen.
6. Zellen des Stratum granulosum.	6. Zellen des Stratum granulosum.

Ausser den Zellenelementen gibt es im Bulbus olfactorius noch eine Menge feiner variköser Fädchen (Fig. 5, tr sbcp). Meist entspringen sie als Axone den sternförmigen Zellen des

¹⁾ Das Schema des Bulbus olfactorius der Säugetiere ist nach Van Gehuchten (32) und Prof. Bechterew (33) zusammengestellt.

Stratum magnocellulare, dringen durch den ganzen Bulbus und gehen in die, zwischen dem Ventrikelpendym des Lobus olfactorius und den Zellen des Stratum granulosum gelegene Schicht der Nervenfasern. Mit diesen zusammen dringen sie zum Pallium vor, und treten unter seine subependymalen Fasern, worauf sie, bogenförmig ansteigend, in die Fasern des Palliums übergehen. Auf ihrem weiteren Verlauf kann man sie oft die ganze Hemisphäre entlang verfolgen. Ein Teil dieser Fasern, die aus dem Bulbus olfactorius kommen, endigt vorzugsweise als freie Verzweigung in den vorderen, dem Bulbus zunächst liegenden Bezirken des Palliums, zwischen den Dendriten der Pyramidenzellen, (worauf auch Calleja [34] bei einigen Salamanderarten hinweist), die anderen dagegen steigen nach oben und gehen, scheinbar, in die zirkulären Fasern der Hemisphären über. Demnach gehören die Fasern, die den Bulbus olfactorius mit dem Pallium verbinden, zu jenem Bündel, das Edinger, Wiedersheim und Gaupp als *fasciculus bulbo-corticalis* bezeichnen. In demselben Bündel gibt es Fasern die vom Pallium zum Bulbus gehen. Sie entspringen den Zellen des dem Bulbus nächstliegenden Bezirks der Hemisphären als Achsenzylinderfortsätze und gehen im selben Bündel zuerst zum Pallium, und dann zum Lobus olfactorius. Hier dringen sie tief in den Bulbus und zerfallen in viele Zweige, die zwischen den Zellen des Bulbus endigen. Es ist schwer zu bestimmen, welche Bedeutung sie haben, und wie sie sich mit den Nervelementen des Bulbus verbinden, doch vielfach kann man bemerken, dass ihre letzten Ästchen sich fest mit den Zellenfortsätzen des Stratum granulosum und magnocellulare verflechten, oft sogar die Zellkörper selbst umfassen.

Die Hemisphären.

Bei den Amphibien treffen wir zum ersten Mal den völlig differenzierten Mantel, während er bei den Fischen als einzelner Teil des Vorderhirns entweder ganz fehlt (Knorpelfische), oder nur in den Seiten- und Hinterteilen desselben vorhanden ist, während vorne die Epithelplatte des entsprechenden Ventrikels seine Stelle einnimmt. (Cyclostomata, Selachia nach Edinger.)

In anatomischer Hinsicht kann man das Vorderhirn der Amphibien nach Wiedersheim und Gaupp in den oberen Teil

— pars superior (pallium, pars pallialis), (Mantel nach Edinger) und den unteren — pars inferior (subpallium, pars subpallialis), (Basalganglion nach Edinger) teilen. Beide Teile sind auf der äusseren und inneren Oberfläche durch ziemlich deutliche Furchen (sulcus limitaris lateralis und fissura arcuata) von einander getrennt. Deutlich ausgeprägt ist die Teilung nur vorne und in der Mitte der Hemisphären, hinter dem Foramen interventriculare (foramen Monroi) dagegen verschmilzt das Subpallium mit dem Zwischenhirn (pars terminalis Diencephali), während das Pallium, sich etwas hebend, in den sog. Polus occipitalis — den hintersten Teil der Hemisphären — übergeht. Sowohl im pars pallialis, als auch im Subpallium kann man bequem den medialen, dorsalen und lateralen Teil (formationes medialis, dorsalis et lateralis) unterscheiden; jeder von ihnen hat seine eigene Beziehung zu den im Vorderhirn entspringenden Nervensträngen.

Histologisch haben die verschiedenen Teile der Hemisphären viel Gemeinsames, und unterscheiden sich bloss durch das Schicksal der Fortsätze, die in verschiedene Nerven eintreten. Daher werde ich, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, erst die allgemeine Beschreibung des Mantels vornehmen, wie er sowohl auf Längs-, als auch Querschnitten erscheint, und dann die Eigentümlichkeiten jedes einzelnen Teiles beschreiben.

Über dem Epithel des Ventrikels liegen die subependymalen Fasern, die in der Richtung von vorn nach hinten laufen, und deren Beziehung zu den Zellen des Palliums schon mit dem Bulbus olfactorius beschrieben worden ist. Dann folgen einige Reihen Nervenzellen, unter welchen man dem anatomischen Bau und der Verteilung im Mantel zufolge, verschiedene Arten unterscheiden kann (Fig. 7).

Die untersten Reihen liegen unmittelbar über den subependymalen Fasern und bestehen aus Zellen von hervorragender Grösse, die von Pedro R. y Cajal, Neumayer und Anderen „Pyramidenzellen“ genannt worden sind, als analog mit den entsprechenden Zellen der Rinde bei den Säugetieren, obgleich letztere, beiläufig gesagt, nur eine sehr entfernte morphologische Ähnlichkeit mit den Zellen des Palliums der Amphibien besitzen.

Diese Zellen sind, wie Fig. 7 und 8 zeigen, grösstenteils rundlich, oval, zuweilen eckig, haben einige dicke Fortsätze —

die Dendriten und ein Axon. Die Dendriten beginnen entweder sogleich am Zellkörper als mehrere Zweige, oder als ein dicker Fortsatz der Zelle, welcher früher oder später in zahlreiche Zweige zerfällt, und diese verteilen sich dann in den verschiedenen Schichten des Palliums. Sich nach und nach teilend, erreichen sie die obersten Schichten des Gehirns — die Tangentialfasern und endigen zwischen denselben. Alle Dendriten sind von Anfang bis zu Ende mit Appendices bedeckt, die ihnen ein moosartiges Aussehen verleihen. In einzelnen Fällen jedoch kann man eine eigentümliche Veränderung bemerken: nachdem sie bis zu den oberflächlichsten Schichten gelangt sind, verlieren sie plötzlich ihre Appendices und erhalten statt ihrer — Varikositäten. (Solches findet man bei den Dendriten der Pyramidenzellen in der Hirnrinde der höheren Wirbeltiere!) Schwerlich kann man dieselben als erstes oder schwaches Stadium einer varikösen Veränderung der Fortsätze betrachten, die unter dem Einfluss gewisser Funktionszustände der Zelle hervorgerufen ist (Querton [35], Demoor [36]), oder in ihnen nur das Resultat einer nicht genügend raschen und dauerhaften Fixage sehen (Iwanow [37]). Ganz unabhängig von der Art des Todes (durch Chloroform, Köpfen) und der Fixierung findet man solche variköse Verdickungen, — sei die vorhergehende Injektion noch so sorgfältig gemacht, oder sei ein Stückchen des Gehirns einfach in die fixierende Flüssigkeit getaucht. Viel näher der Wahrheit liegt die Annahme, dass die varikösen Enden der Dendriten normale Strukturerscheinungen der Mantelzellen bei den Amphibien sind.

Da ein Betrachten morphologischer Veränderungen der Zellenfortsätze unter verschiedenen Einflüssen nicht in den Plan dieses Artikels passt, so beschränke ich mich auf die hier gemachten Andeutungen und wiederhole nur noch das, was ich schon bei der Beschreibung des *Bulbus olfactorius* gesagt habe, — nämlich, dass die Fortsätze der Zellen des *Stratum granulosum* auf ihren letzten Verästelungen zwischen den Zellen des *Stratum magnocellulare*, auch ein variköses Aussehen annehmen können.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung der Pyramidenzellen zurück. Ausser den dicken zur Peripherie gerichteten Fortsätzen, besitzen diese Zellen noch andere Fortsätze (Axone), die ohne allen Zweifel in Nervenfasern übergehen. Der Richtung dieser

Fortsätze nach, unterscheidet man zwei Arten von Zellen — mit absteigendem und aufsteigendem Axon.

Bei den Zellen der ersten Art geht der Achsenzylinderfortsatz als feines Fädchen vom Zellkörper aus, steigt zu den subependymalen Fasern hinab und kann hier ziemlich weit verfolgt werden. Viele von diesen Achsenzylinderfortsätzen richten sich nach vorn zum Bulbus olfactorius, und dringen in das Stratum bulbo-corticalis ein; die andern dagegen ziehen kaudalwärts. Noch vor dem Eintritt in die Schicht der subependymalen Fasern, teilen sich die Fortsätze oft in zwei, im rechten Winkel auseinander gehende, Zweige. Auf ihrem Wege zu den subependymalen Fasern, und ebenso zwischen denselben, geben sie aufsteigende Collateralen ab, die zwischen den Zellen des Palliums endigen.

Bei der zweiten Art Zellen (Fig. 8 a) haben die Axone eine andere Richtung: an dem Zellkörper oder einem der Dendriten beginnend, steigt der Stammfortsatz zuerst hinab, erreicht die subependymalen Fasern und steigt dann bogenförmig nach oben. Wenn man diese Fortsätze auf Frontal- und Sagittalschnitten des Palliums verfolgt, so kann man bemerken, dass viele von ihnen, nachdem sie die Schicht der äusseren Fasern erreicht haben, in die Zirkulärfasern des Palliums übergehen, andere dagegen auf verschiedener Höhe abbiegen und ihren Weg in der Richtung von hinten nach vorn fortsetzen. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt: wahrscheinlich endigen sie teils als freie Verästelungen zwischen den Elementen des Palliums, oder steigen zum Zwischenhirn hinab und verschwinden in den Fasern desselben.

Wenn man die eben beschriebenen Zellen als Pyramidenzellen bezeichnet, so muss man sie zum Unterschied von den höhergelegenen kleineren Zellen, „grosse Pyramidenzellen“ nennen, die andern aber „kleine Pyramidenzellen“.

Die letzteren haben dieselbe Form, sind nur kleiner, und bilden die Hauptmasse der Zellenelemente des Mantels. Von diesen Zellen gehen auch einige Fortsätze aus, die teils auf grösserer oder geringerer Entfernung von der Zelle sich verzweigen, teils weit von ihr in die Nervenfasern des Mantels eindringen. Charakteristisch für diese Zellen ist, dass ihr Stammfortsatz nie als solcher beginnt: man kann keinen Fortsatz

entdecken, der von der Zelle selbst, oder einem der Dendriten als dünnes Fädchen abginge. Sie sind in morphologischer Beziehung sowohl bei der Entstehung, als auch in einiger Entfernung von der Zelle, alle gleich: alle Fortsätze beginnen als kegelförmige Vorsprünge des Zellkörpers und gehen in ziemlich dicke, mit kleinen Zacken besetzte Fortsätze über. Darum empfängt man bei der ersten Untersuchung der kleinen Pyramidenzellen den Eindruck, dass sie keine Axone besitzen; in der Tat aber erweist sich, dass es unter ihnen fast immer einen Fortsatz gibt, der zweifellos in eine Nervenfasern übergeht, er entspringt entweder dem Zellkörper oder einem seiner dicken Dendriten, behält zuerst dieselbe Form, wie die übrigen Fortsätze, verliert dann aber ziemlich rasch seine Appendices, wird allmählich dünner und tritt, (oft auf sehr grosser Entfernung von der Zelle) in die Schicht der Tangentialfasern, wo er seinen Weg schon als Nervenfasern fortsetzt (Fig. 7c). Wahrscheinlich senden diese Zellen ihre Fortsätze bloss in die Zirkulärfasern, da ein ähnlicher Übergang der Fortsätze nur auf Frontalschnitten bemerkt werden kann, während auf den Sagittalschnitten alle Fortsätze der Zellen, in grösserer oder kleinerer Entfernung von denselben, endigen, ohne in Nervenfasern übergegangen zu sein.

Absteigende Fortsätze, die zu den subependymalen Fasern gehen könnten, besitzen diese Zellen nicht; wenigstens haben weder Pedro R. y Cajal noch ich dieselben entdecken können.

Die letzte Art — bilden Zellen, von denen angenommen wird, dass sie den Cajal'schen Zellen in der Hirnrinde der Säugetiere analog sind (Neumayer, [Fig. 8d]). Sie befinden sich in den obersten Schichten des Palliums zwischen den Verzweigungen der Dendriten der Pyramidenzellen, und auch zwischen den Tangentialfasern. Ihr fast ausschliesslich bipolarer, gestreckter Zellkörper sendet zwei, in horizontaler Lage auseinander gehende, Fortsätze aus, die oft noch weit von der Zelle entfernt, bemerkt werden können. Letztere verbinden verschiedene Elemente des Mantels untereinander, und gehen, scheinbar, nicht über die Grenzen desselben hinaus.

An der Peripherie des Mantels liegen schliesslich die Tangentialfasern, welche denselben zirkulär umgeben. Viele von ihnen entstehen ebenso, wie die Längsfasern des Mantels, nämlich — aus den Fortsätzen der Pyramidenzellen; die anderen dagegen

werden von den aufsteigenden Achsenzylindern des Basalbündels des Vorderhirns gebildet.

Alle Teile des Mantels, von der Fovea limbica angefangen, bis zum Polus occipitalis, weisen den eben beschriebenen Bau auf; sie unterscheiden sich voneinander nur durch verschiedene Beziehungen zu den Nervenbündeln, die im Vorderhirn entspringen oder endigen. So stehen die Vorderteile der Hemisphären in enger Verbindung mit dem Bulbus olfactorius, indem sie Nervenfasern zu ihm senden und von ihm erhalten. Ebenso verhalten sie sich zum basalen Bündel des Vorderhirns, das sich im vorderen Teil der Hemisphären bildet. In den mittleren Teilen, wo Subpallium und Anfang des Zwischenhirns verschmelzen, ist die Verbindung eine unmittelbare. Ausserdem erscheinen hier noch Kommissurenfasern, die beide Hälften des Mantels untereinander verbinden.

Die hinteren Teile des Vorderhirns (polus occipitalis) bestehen ausschliesslich aus Elementen des Mantels, und weisen, in histologischer Hinsicht, einen mit den übrigen Teilen gleichen Bau auf.

Dementsprechend will ich weiterhin die vorderen und mittleren Teile der Hemisphären beschreiben, ebenso ihre Beziehungen zu den übrigen Teilen des Gehirns, d. h. also den Austausch der Nervenfasern zwischen den Hemisphären und dem Bulbus olfactorius und Zwischenhirn, und schliesslich zwei Leitungsbahnen: das basale Bündel und die Commissura pallii anterior.

Der vordere und mittlere Teil der Hemisphären.

Die vordere Grenze zwischen Mantel und Lobus olfactorius ist nur auf der dorsalen Fläche deutlich ausgeprägt, da die Elemente des Mantels im Gebiete der Fovea limbica ziemlich scharf enden; auf der Aussenseite dagegen geht der entsprechende Teil des Mantels (*formatio lateralis*) ohne eine scharfe Grenze in den Lobus olfactorius über, und seine Pyramidenzellen verbinden sich mit den Zellen des Stratum magnocellulare des Bulbus olfactorius; dasselbe ist auch im ventralen Teil des Mantels der Fall, wo derselbe etwas ansteigt und seine Elemente mit den Zellen derselben Bulbusschicht verschmilzt.

Über den Austausch der Fasern zwischen dem Vorderteil der Hemisphären und dem Bulbus olfactorius ist fast alles bei

der Beschreibung des Tractus bulbo-corticalis gesagt, und braucht hier nur wenig hinzugefügt zu werden.

Ausser den äusseren Fasern, die in die *Formatio lateralis pallii* (*tractus bulbo-corticalis*) eindringen, gehen vom *Bulbus olfactorius* (*stratum magnocellularis*) noch Fasern in die medialen Teile des Mantels. Augenscheinlich sind das die Fasern, welche P. R. y Cajal als *Tractus bulbo-occipitalis* bezeichnet, und die nach Gaupp in der *Formatio medialis* unter der *Fissura arcuata septi* liegen. Nach P. R. y Cajal erreichen sie den *Polus occipitalis* und endigen in seinen medialen Teilen.

Auf horizontalen und sagittalen Schnitten lassen sich diese Fasern ziemlich weit in der medialen Wand der Hemisphären verfolgen; ob sie aber den *Polus occipitalis* wirklich erreichen, ist schwer zu bestimmen. Jedenfalls steht ein Teil derselben in keiner Beziehung zu diesem Abschnitt des Mantels, sondern verändert die Richtung und tritt ins Zwischenhirn, vielleicht auch in den vorderen Teil der *Commissura anterior*, ein. Übrigens sind hier andere Untersuchungsmethoden wünschenswert, da die Golgi'sche nicht die Möglichkeit gibt, den Gang der Nervenbündel genau und ausführlich zu studieren.

Von den vorderen Teilen der Hemisphären, der *Fovea limbica* angefangen bis zu den mittleren Teilen einschliesslich, findet ein starker Austausch von Fasern zwischen dem *Pallium* und *Subpallium* statt, und weiterhin, zwischen dem Mantel und dem Zwischenhirn. Besonders stark ist dieser Austausch da, wo sich das Zwischenhirn bereits ausgebildet hat — im Gebiete des *Foramen interventriculare* und der *Commissura pallii anterior* (Fig. 9).

Wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, steigen von der *Formatio lateralis pallii* zahlreiche Fasern hinab, die das Zwischenhirn bogenförmig umgeben und, sich verästelnd, ein dichtes Flechtwerk zwischen seinen Elementen bilden. Als Ursprung dieser Fasern dienen hauptsächlich die Zellen der *Formatio lateralis*, obgleich ein gewisser Teil der *Formatio dorsalis*, wahrscheinlich auch Fortsätze von sich gibt, die zum Zwischenhirn gehen. Ebenso können sowohl die grossen als die kleinen Pyramidenzellen an dem Entstehen dieser Fasern teilnehmen. Eine bestimmte Gruppe Zellen, die speziell diesem Zwecke dienen könnten, ist nicht wahrzunehmen. Ein Teil dieser Fasern geht,

wie es späterhin ausführlicher beschrieben wird, in das basale Bündel über.

Ausser den Fasern, die von den Hemisphären zum Zwischenhirn gehen und in demselben enden, gibt es noch solche, die vom letzteren aufsteigen und in die Tangentialfaserschicht des Mantels übergehen. Sie verlaufen in der Schicht der zirkulären Fasern und enden auf verschiedener Höhe zwischen den Zellen des Mantels als freie Verzweigungen. Augenscheinlich gehen sie nicht höher als bis in die *Formatio lateralis pallii*, da sie in der *Formatio dorsalis* eine seltene Ausnahme bilden.

Das basale Vorderhirnbündel (Edinger).

(Das runde Bündel nach Koeppen.)

Die ersten Fasern dieses Traktes zeigen sich in der *Pars anterior* des Vorderhirns: in den äusseren Teilen des *Subpallium*; weiter hinten — in der *Pars media* — geht das Bündel in das, sich inzwischen aus dem *Subpallium* gebildete Zwischenhirn und setzt seinen Weg in der Richtung zur Basis des Mittelhirns fort.

Die meisten Fasern des basalen Bündels sind absteigende Fasern und beginnen im Vorderhirn, die übrigen haben die entgegengesetzte Richtung und endigen zwischen den Zellen des Mantels. Letztere fangen auf verschiedenem Niveau — von der *Pars anterior* bis zum Zwischenhirn — als freie Achsenzylinder an, verlassen das basale Bündel, steigen an der Aussenseite des Mantels auf und endigen als freie Verzweigungen meist in der *Formatio lateralis*, mitunter auch in der *Formatio dorsalis pallii*. In den mittleren Teilen des Vorderhirns vermischen sie sich mit den Fasern, die, wie oben schon erwähnt ist, aus den verschiedenen Bezirken der grauen Substanz des Zwischenhirns aufsteigen. Von letzteren unterscheiden sie sich bloss dem Ursprung nach: die einen sind Fortsätze der verschiedenen Zellen des *Diencephalum*, die anderen entspringen dem basalen Bündel, wo man stets ihren Anfang finden kann.

Die absteigenden Fasern entspringen teils den Zellen der *Formatio dorsalis*, zumeist jedoch den der *Formatio lateralis* und dem sogen. *Ganglion basale*. (Gaupp.)

Die Zellen dieses Gebietes besitzen denselben Bau wie die Pyramidenzellen der übrigen Teile des Mantels. Ihre Stammfasern gehen auch anfänglich zu der subependymalen Schicht,

biegen dann im Bogen zur Peripherie des Gehirns ab und treten in das basale Bündel ein. Ausserdem gibt es aber im Ganglion basale noch Zellen, die sonst in keinem Teile des Mantels zu finden sind — Zellen, mit sich schnell verzweigenden kurzen Dendriten und einem Axon, der direkt zur Peripherie geht und in das basale Bündel eintritt.

Auf seinem ganzen Wege erhält das basale Bündel immer mehr neue Fasern. Im Anfang kommen dieselben als einzelne Fädchen vom Mantel herab; allein schon in den mittleren Teilen, wo das basale Bündel auf der Aussenseite des Zwischenhirns liegt, sammeln sich die Fädchen zu einem selbständigen Strang, der die äusseren Fädchen der Hemisphären (*formatio dorsalis pallii*) mit dem basalen Bündel verbindet (Fig. 9 d.).

In den hinteren Teilen des Vorderhirns, hinter dem Foramen interventriculare, gibt es zwischen den beiden Medialflächen des Mantels Kommissurenfasern, die seine beiden Hälften miteinander verbinden (*commissura pallii anterior*, nach Edinger und Gaupp, *corpus callosum*, nach Osborn und Pedro R. y Cajal, Fig. 9b).

An der Entstehung dieser Fasern nehmen alle Elemente der *Formatio medialis pallii* — sowohl die grossen und kleinen Pyramidenzellen, als auch die Tangentialzellen — teil. Ihre Stammfortsätze richten sich zur Peripherie, steigen dann zum Zwischenhirn hinab und gehen in Form einer subepithelen Faserschicht auf die gegenüberliegende Seite des Mantels. Hier endigen sie, wie die Figur zeigt, auf verschiedener Höhe in der *Formatio medialis*; ein Teil von ihnen erreicht die *Formatio dorsalis*, wo er als freie Verzweigung endigt.

Das Zwischenhirn (Diencephalon).

Nach Edinger unterscheidet man im Zwischenhirn drei Bezirke: den ventralen (*hypothalamus*), den mittleren (*thalamus*) und den dorsalen (*epithalamus*). Allein diese Teilung ist bei den Amphibien recht undeutlich ausgeprägt: die graue Substanz bildet überall ein Ganzes und hat in histologischer Hinsicht in allen Bezirken denselben Bau. Bloss der obere Teil des *Epithalamus* tritt als einzelnes Ganglion *habenulae* (*Eigenganglion des Epithalamus*, nach Edinger) hervor und unterscheidet sich im Bau von den übrigen Teilen

des Zwischenhirns. Deshalb kann man die ganze graue Substanz als allgemeines Bild des zentralen Graus (nach Wiedersheim und Gaupp) beschreiben. Letztere Autoren unterscheiden obere, mittlere und untere Teile, doch ist die Beschreibung jedes einzelnen überflüssig.

Der histologische Bau weist in den einzelnen Teilen des Zwischenhirns überhaupt keine besondere Eigenschaften auf, doch ist, infolge der zahlreichen Nervenbündel, die hier durchgehen, entspringen und endigen, das gegenseitige Verhältnis zwischen Zellengruppen und Nervenfasern derartig verwickelt und unklar, dass man unwillkürlich die Worte Edingers wiederholen muss: „ , wir wissen über die physiologische Bedeutung der Teile, welche zwischen dem Mittelhirne und dem Vorderhirne liegen — der Teile des Diencephalon — also so gut wie garnichts und anatomisch stehen wir hier erst im Beginne ordnender Erkenntnis.“ Deshalb werde ich mich auf die Beschreibung der grauen Substanz und des Ganglion habenulae, soweit es den Bau derselben betrifft, beschränken; die Beziehungen der verschiedenen Kerne zu den Nervenbündeln will ich unberührt lassen, da das eine spezielle Erforschung der Leitungsbahnen erfordern würde.

Die Zellelemente der grauen Substanz des Zwischenhirns sind in mehrere Schichten verteilt, die mit den Schichten der Nervenfasern abwechseln. Diese Verteilung ist in allen Teilen der grauen Schicht, von der ventralen Seite angefangen bis zum Ganglion habenulae, vorhanden. Die Zellen sind meist birnenförmig (Fig. 9) und besitzen zahlreiche zur Peripherie gehende Dendriten; letztere zerfallen bald in variköse Zweige, die mit ihren letzten Teilungen die oberflächlichsten Schichten des Diencephalon erreichen. Die Zellen der tiefer liegenden Schichten haben längere Dendriten, die Fortsätze der oberflächlich liegenden Zellen sind kürzer. Dem Charakter der Stammfortsätze nach unterscheidet man zwei Arten Zellen — Zellen mit ansteigendem und absteigendem Axon.

Die Stammfortsätze der ersten Art fangen fast immer als variköse Fädchen von einem der Dendriten an, schlagen sofort die Richtung zur Peripherie ein und erreichen die oberflächlichen Schichten der Nervenfasern. Im Gebiete des Foramen inter-

ventriculare geht ein gewisser Teil dieser Fortsätze nach oben zum Mantel, und tritt in die Tangentialfasern desselben. Sowohl Verteilung als auch Ende dieser Fortsätze ist schon bei der Beschreibung der Mantelfasern angegeben worden. In den übrigen Teilen des Diencephalon, wo die Hemisphären als Polus occipitalis über dem Zwischenhirn liegen, ohne mit ihm verbunden zu sein, geht ein Teil der Fortsätze in das basale Bündel über. Doch gibt es ausserdem noch genug Zellen, die wahrscheinlich eine andere Bestimmung haben: sie stehen weder mit dem Mantel, noch dem basalen Bündel in Verbindung. Ihre Fortsätze verändern auf einer gewissen Höhe ihre horizontale Richtung in eine sagittale und biegen zu den Längsfasern des Zwischenhirns ab. Ihr weiteres Schicksal ist nicht bekannt.

Die Zellen der zweiten Art sind in Aussehen und Verteilung der Dendriten den vorherbeschriebenen ähnlich, unterscheiden sich von den letzteren bloss dadurch, dass ihre Axone keine ansteigende, sondern eine absteigende Richtung einschlagen. Von der Zelle geht ein dünner Fortsatz nach innen, verschwindet aber sehr bald von der Bildfläche und nimmt wahrscheinlich einen ebensolchen Verlauf, wie einige Fortsätze der ebenbeschriebenen ersten Art Zellen.

Ausser diesen beiden Arten von Zellen, deren Fortsätze in horizontaler Lage, zwischen dem Ependym des Ventrikels und der Oberfläche des Diencephalon, gelegen sind, gibt es im Zwischenhirn noch Zellen, deren Fortsätze in dorsoventraler Richtung auseinander gehen. Diese Zellen habe ich ausschliesslich in den vorderen Teilen des Zwischenhirns gefunden (im Gebiete der *Commissura pallii anterioris*, Fig. 9). Sie sind entweder auch birnenförmig oder vieleckig und geben einen dicken Fortsatz ab, der von der Zelle in dorsaler Richtung verläuft. Letzterer sendet auf seinem Wege kurze Zweige ab, dringt durch das ganze Gehirn und endigt mit seinen feinen Endzweigen im lateralen Knie der *Commissura anterior des Palliums*; am gegenüberliegenden Ende der Zelle beginnt ein feiner variköser Stammfortsatz, der nach unten zum *Recessus opticus* geht und sich im Gebiete desselben verliert.

Das Ganglion habenulae.

Das Ganglion habenulae (Fig. 10) bildet, als einzelner Lappen auf den dorsalen Enden des Diencephalon liegend, die

unmittelbare Fortsetzung des zentralen Graus des Zwischenhirns.

Zu der, von Pedro R. y Cajal gegebenen, Beschreibung des Ganglions kann ich nur wenig hinzufügen.

Die Zellelemente, die im Innern des Ganglion liegen, sind multipolar und haben viele kleine Dendriten, die sich im Gebiet desselben verzweigen. Der Richtung der Stammfortsätze nach unterscheidet man: 1. Zellen, die ihre Axone zur Commissura habenularis senden und 2. Zellen, deren Axonen in die tiefen Schichten des Zwischenhirns eindringen. Im ersten Falle verlaufen die Stammfortsätze der Zellen erst in der Richtung nach aussen, steigen dann nach oben, biegen zur Commissura habenularis ab, und gehen zum Ganglion der entgegengesetzten Seite.

Im zweiten Falle geben die Zellen Axone, die sich zu einem Bündel vereinigen und als solches zuerst in dorsoventraler Richtung nach unten gehen: im Gebiete des Epithalamus (pars sup. subst. griseae) verändert das Bündel seine Richtung in eine schräg zur Basis des Mittelhirns (pedunculi cerebri) abfallende. Wahrscheinlich sind es die Fasern desselben Bündels, das Eddinger unter dem Namen *Tractus habenulo-peduncularis* s. *Fasciculus retroflexus* beschreibt.

Ausserdem verzweigen sich im Ganglion habenulae noch eine Masse feiner Fasern, deren Ursprung nicht zu ermitteln ist. Nach Pedro R. y Cajal endigen hier als freie Verzweigungen die Fortsätze einiger Zellen der oberen Bezirke des zentralen Graus und die Fasern der Commissura habenularis.

Das Mittelhirn (Mesencephalon).

Das Mittelhirn liegt bei den Amphibien zwischen dem Hinter- und Zwischenhirn, und dient als Bindeglied der Leitungsbahnen des Rückenmarks und der Hemisphären. Die meisten Nervenbündel der verschiedenen Gehirnbezirke beginnen oder endigen hier. Eine besondere Bedeutung erhält das Mittelhirn noch dadurch, dass in ihm die Fasern der Sehnerven endigen.

In anatomischer Hinsicht wird das Mittelhirn der Amphibien in zwei Bezirke geteilt, die sich durch ihren Bau und ihre Bedeutung von einander unterscheiden: Die Basis *Mesencephali* (*pedunculus cerebri*) und das *Tectum Mesencephali* (*lobi optici*).

Die *Pedunculi cerebri* bilden die unmittelbare Fortsetzung des Zwischenhirns, indem sie sich mit dem *Thalamus diencephali* fest verbinden; hinten gehen sie ohne eine scharfe Grenze in die *Regio subcerebralis* über und werden von derselben bloss durch eine unbedeutende Erhöhung — die *Eminentia interpeduncularis* — getrennt.

Während in den vorderen Teilen des Hirns, infolge der verhältnismässig grossen Armut an Nervenfaserbündeln die graue Substanz von der weissen nicht zu unterscheiden ist, sind in der *Basis mesencephali* und auch in den hinteren Teilen des Gehirns beide Substanzen, dank der peripheren Lage der dicken Nervenbündel, scharf von einander getrennt. In den *Pedunculi cerebri* unterscheidet man infolgedessen das zentrale Grau mit seinen Kernen und die es umgebende weisse Substanz, die aus den hierher gelangenden Fasern des Sehnerven und den Trakten des Hinterhirns besteht.

Etwas über der Mitte des Mesencephalon, auf der Aussenfläche desselben, gehen die *Pedunculi cerebri* als eiförmige, hinten und an den Seiten gelegene Körper in das *Tectum mesencephali* über. Durch eine Längsfurche wird das *Tectum* in zwei *Lobi optici* geteilt. Dieser Furche entsprechend sind beide *Lobi optici* durch die *Lamina commissuralis mesencephali* (nach Eddinger) miteinander verbunden.

In den mittleren Teilen des Mesencephalon zeichnet sich der Uebergang der Basis in das *Tectum* durch nichts besonderes aus, während in dem vorderen und hinteren Teil beim Uebergang der *Pedunculi* ins *Tectum* sich die graue Substanz in der Form besonderer Kerne ansammelt. Die hintere Wand des *Tectum* im Uebergangsteil hat eine Ausbuchtung nach dem Innern des *Diventriculum loborum* — eine halbkugelförmige Windung, die (nach Wiedersheim und Gaupp) als *Corpora quadrigemina posteriora* bezeichnet wird.¹⁾ Im vorderen Teil ist der Uebergang durch eine Ansammlung von Nervenzellen, die den grosszelligen Kern (*nucleus magnocellularis*) bilden, bezeichnet.

¹⁾ Was man eigentlich bei den Amphibien als *Corpora quadrigemina posteriora* bezeichnen kann, ist bis jetzt noch nicht festgestellt. Nicht selten wird, nach dem Vorschlag von Bellonci, das *Ganglion isthmi* in der *Regio subcerebralis* so genannt.

Zwischen den Kernen der grauen Substanz des Pedunculus sind zu erwähnen: der Nucleus nervi oculomotorii, welcher sich im ventralen Teil befindet, und der Kern, dessen Bedeutung noch nicht bestimmt ist — der Nucleus lateralis profundus (ganglion laterale mesencephali etc.).

Diesen anatomischen Gegebenen gemäss, soll weiterhin der Bau des Tectum mesencephali, der Corpora quadrigemina posteriora, des Nucleus magnocellulare und der Kerne der grauen Substanz, beschrieben werden.

Der Lobus opticus.

Die Zellelemente des Lobus opticus wechseln mit Schichten von Nervenfasern, die teils terminale Verzweigungen des Sehnerven sind, teils aus der Basis des Hirnes hierher gelangen, ab.

Solcher Schichten gibt es im Lobus opticus — acht, von denen drei aus Nervenbündeln, die übrigen fünf aber aus Zellelementen bestehen.

1. Unmittelbar über der Epithelschicht des Diventriculum lorum liegen Zellen, die bloss einen zur Peripherie gerichteten Fortsatz besitzen. Als feiner Faden beginnend, erreicht er, ohne Zweige zu geben, die peripheren Schichten des Lobus opticus und zerfällt hier in viele sehr feine variköse Aestchen, die zwischen den Verzweigungen, der hierher gelangenden Fasern des Sehnerven, endigen. Von der Existenz eines Fortsatzes, der in irgend ein Nervenbündel übergehen könnte, habe ich mich bis jetzt nicht überzeugen können. Die Zellen stellen, auf den verschiedenen Schnitten, immer unipolare — oder, wie man solche, keinen Stammfortsatz besitzende, Zellen bezeichnet — apolare Elemente dar. Natürlich kann man nicht mit Sicherheit behaupten, dass sie unipolar sind, zumal die Zahl der unipolaren Zellen, bekanntlich, dank der Vervollkommnung der Methodik und den vielfachen Untersuchungen, immer geringer wird.

2. Ueber diesen Zellen liegt eine dünne Schicht von Nervenfasern, sie sind entweder Zellenfortsätze der höher gelegenen Schicht, oder gelangen hierher aus den Kernen der hinteren Vierhügel und dem grosszelligen Kern. Diese Faserschicht geht durch die ganze Länge des Lobus opticus, und tritt sowohl vorne als auch hinten in die entsprechende Schicht der subependymalen

Fasern ein. (Diese Schicht entsteht aus den späterhin beschriebenen Kernen der Uebergangsteile des Mittelhirns und der grauen Substanz des Pedunculus cerebri.) Obgleich zwischen den Fasern und dem Epithel des Ventrikels, die in Punkt 1. beschriebenen Zellen der ersten Schicht liegen, so kann man doch, analog zu den übrigen Teilen des Gehirns, auch für sie die Benennung subependymaler Fasern beibehalten, besonders da sie wie gesagt, mit den Fasern der subependymalen Schicht des Pedunculus verbunden sind. Was man eigentlich bei den Amphibien als Corpora quadrigemina posteriora bezeichnen kann, ist bis jetzt noch nicht festgestellt. Nicht selten wird, nach dem Vorschlag von Bellonci, das Ganglion isthmi in der Regio sub-cerebralis so genannt.

Das Vorhandensein einer ähnlichen Faserschicht im Lobus opticus der Reptilien ist zuerst von Haller (38) beschrieben worden, während sie bei den Amphibien laut den Forschungen von Bellonci, P. R. y Cajal u. And. nicht vorhanden ist. In Wirklichkeit aber sind sie immer, sowohl auf Quer-, als auch Längsschnitten des Tectum, als ausserordentlich dünne marklose Fasern zu finden. Da sie marklos sind, konnten die Forscher (Bellonci), die, wahrscheinlich, die Myelinfärbung (vermittels Hämatoxylinlack, Ueberosmiumsäure) bei ihren Untersuchungen anwandten, die Fasern dieser Schicht, die nur nach der Imprägnation mit Silber deutlich hervortreten, nicht entdecken.

3. Die folgende Schicht bilden Zellen, die grösstenteils gestreckt oval, seltener eckig sind; sie schicken nach aussen einen Fortsatz (Dendrit), der in den verschiedenen Schichten des Tectum in Endzweige zerfällt. Seine letzten Verästelungen erreichen die Schicht der Opticusfasern. Der Stammfortsatz geht in der Richtung zu den subependymalen Fasern und teilt sich oft, vor dem Eintritt in dieselben, auf zwei in entgegengesetzter Richtung auseinandergehende Zweige. Zuweilen findet man auch Zellen, die mehrere Fortsätze besitzen; letztere gehen zu den subependymalen Fasern, wobei sie alle in morphologischer Hinsicht ganz gleich sind, und das Aussehen dünner variköser Fortsätze besitzen.

4. Das Stratum medullare profundum.

(Tiefes Mark, nach Edinger).

Ueber den eben beschriebenen bipolaren Zellen liegt ein ziemlich ausgebildetes Bündel von Nervenfasern, das Pedro

R. y Cajal als *Stratum medulare profundum*, zum Unterschiede von den oberflächlich gelegenen Fasern des *Nervus opticus* — des *Stratum medullare superficiale*, bezeichnet. Diese Bündel bilden die Hauptmasse der Kommissurenfasern, die beide *Lobi optici* der gegenüberliegenden Seiten als *Commissura Tecti Mesencephali* (letztere geht in die *Lamina commissuralis Mesencephali* über) verbinden. Auf der Aussenseite des *Lobus opticus* tritt ein Teil der Sehnervfasern in dieses Bündel ein, doch schliessen sich auch Fasern des *Pedunculus cerebri* ihm an und steigen von ihm hinab. Das *Stratum medullare profundum* wird aus Zellenfortsätzen verschiedener höhergelegener Schichten gebildet. Viele von den Fasern desselben enden augenscheinlich im *Lobus opticus*, andere dagegen geben nur zu den Zellen des *Lobus opticus* aufsteigende *Collateralen*, während sie selbst im Bündel weiter gehen.

5. In der fünften Schicht trifft man zwei Arten von Zellen: erstens, — ovale, bipolare, die einen aufsteigenden, sich rasch teilenden Dendrit und ein zum *Stratum medullare profundum* absteigenden Axon besitzen; letzteres teilt sich oft gabelförmig, ehe es in das Nervenbündel eintritt, was auch bei den früher beschriebenen Zellen bemerkt werden kann; zweitens gibt es eckige, multipolare Zellen, die verschiedene aufsteigende Dendriten und verschiedene zum *Stratum medullare profundum* gehende Fortsätze haben. Ob letztere alle Achsenzylinderfortsätze sind, d. h. mit anderen Worten, ob alle ihren Weg als Nervenfasern fortsetzen, oder ob sie nur in das Bündel eintreten, es nachher verlassen und als Zellendendriten enden, ist schwer festzustellen. Wahrscheinlicher ist, dass wir es hier mit Zellen zu tun haben, die — was, aus dem Vorhergehenden ersichtlich, nichts seltenes im Gehirn der Amphibien ist — die mehrere als Stammfaserfortsätze, Axone, in die Nervenbündel übergehende Fortsätze besitzen, da man sie oft sehr weit verfolgen kann, ohne, dass sie das Nervenbündel verlassen. In einzelnen Fällen gehen von der Zelle zwei solcher Axone in entgegengesetzter Richtung aus, und jedes von ihnen bleibt dann lange unter den Fasern des *Stratum medullaris profundum*.

6. Die Zellen der sechsten Schicht zeichnen sich durch ihre Grösse und eigenartiges Verhalten zu den Nervenbündeln aus;

sie bilden nur eine Reihe, die über den Zellen der vorhergehenden Schicht liegt. Ihrer Grösse und Form nach verdienen sie die Bezeichnung: die grossen sternförmigen Zellen des Lobus opticus (Fig. 12).

Auf das Vorhandensein dieser Zellen wurde zuerst von Bellonci hingedeutet, der auf osmierten Präparaten dieser Region Zellen bemerkte, die durch ihre Grösse alle übrigen bei weitem übertrafen; er gab aber keine ausführliche Beschreibung derselben. Auf Chromsilber-Präparaten erscheinen sie als grosse sternförmige Körper mit mehreren dicken und langen peripheren — und, gewöhnlich, einen feinen zentralen Fortsatz. Die Zahl der ersteren ist meist 3—4, mitunter auch mehr; sie gehen nach verschiedenen Seiten, steigen nach oben zur Schicht der Opticusfasern und treten in dieselbe ein. Auf ihrer ganzen Ausdehnung behalten sie den Charakter der dicken, glatten, der Appendices entbehrenden Fortsätze und nehmen, erst nachdem sie in die Opticusschicht eingetreten sind, schnell ein variköses Aussehen an; dann unterscheiden sie sich nicht von den übrigen Nerven-fibrillen. Ein Teil dieser Fortsätze endet, ohne die Fasern des Sehnerven zu erreichen, in kurzen Verzweigungen bald nach ihrer Entstehung. Ausser diesen dicken Fortsätzen gehen von den Zellen meist noch vereinzelt, sehr feine, mit Varikositäten besetzte Fortsätze aus, die ins Stratum medullare profundum eindringen und in ihm ihren Weg fortsetzen.

Der morphologische Unterschied zwischen den beiden Arten von Fortsätzen ist so gross, dass man mit vollem Recht die Peripheren als Dendriten der Zellen ansehen könnte, wenn der Uebergang in die Nervenfasern nicht wäre. Allein schon, um Missverständnissen vorzubeugen, kann man Zellenfortsätze, die in Nervenfasern übergehen, nicht Dendriten nennen; der Begriff Dendrit, Protoplasmafortsatz etc. schliesst schon, nach hergebrachtem Brauch, die Möglichkeit eines solchen Ueberganges aus. Deshalb muss man, ungeachtet des äusseren Unterschiedes dieser Zellenfortsätze, sie alle, ihrer anatomischen Bestimmung nach, als gleich betrachten. Weit richtiger wäre es, sie jenem Typus von Nervenzellen im Gehirn der niederen Tiere zuzuzählen, für die Aichel den Namen pluricordiale Zellen vorschlägt.

7. Die folgende Schicht besteht aus Dendritenverzweigungen der Zellen aller tiefer gelegenen Schichten des Lobus opticus.

Von Zellenelementen findet man in diesem Gebiete bloss Zellen, deren kurze Fortsätze sich zwischen den Dendriten verzweigen und, wahrscheinlich, dazu bestimmt sind, die Reizung von einem Fortsatz zum andern zu vermitteln, also nur eine lokale Bedeutung haben.

8. Die letzte Schicht bilden die Fasern des Sehnerven (*stratum medullare superficiale*) und ihre terminalen Verzweigungen. Diese letzteren haben ein pinselförmiges Aussehen — worauf schon P. R. y Cajal bei den Amphibien hindeutet, und viele andere Autoren bei den *Corpora geniculata externa* der Säugetiere — und dringen auf eine grössere oder geringere Tiefe in den *Lobus opticus* ein. Wahrscheinlich steht die Mehrzahl der Zellen des *Lobus opticus* in Verbindung mit dem *Nervus opticus*, da man in verschiedenen Schichten Verflechtungen der Zellendendriten mit den Fasern des Sehnerven beobachten kann. Doch gibt es ausser den, vom *Stratum* hinabsteigenden, noch andere *Opticusfasern*, die durch das tiefe Mark (*Stratum medullare profundum*) gehen, von dort als Fibrillen aufsteigen und sich in den verschiedenen Schichten des *Lobus opticus* verzweigen. P. R. y Cajal und Gaupp halten den *Radix posterior Tracti optici* für ihren Ursprung.

Die *Corpora quadrigemina posteriora* (Fig. 15).

Wie schon oben erwähnt worden ist, bezeichnen Wiedersheim und Gaupp mit diesem Namen die kugelförmige Ausbuchtung in der Hinterwand des *Tectum Mesencephali*, und zwar, des Uebergangsteiles desselben.

Wie man sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten bemerken kann, ziehen sich die Schichten des *Lobus opticus* bis hart an die Seitengrenzen mit den *Pedunculi*, wo sie allmählich durch neue Zellen der hinteren Vierhügel ersetzt werden. Auch Fasern des *Tectum* gelangen in dieses Gebiet und behalten dieselbe Lage wie ein *Lobus opticus*, d. h. sie bilden die Fasern der subependymalen Schicht und das *Stratum medullare profundum*, weshalb wir hier dieselbe Reihenfolge in den Schichten der Nervenzellen und der Fasern antreffen.

In den *Corpora quadrigemina* unterscheidet man folgende Schichten: 1. die Schicht der subependymalen Fasern; 2. die oberflächliche Schicht Nervenzellen; 3. das *Stratum medullare profundum*; 4. die tiefen Schichten Nervenzellen.

1. Die subependymalen Fasern werden teils aus den hierhergelangenden Fasern der entsprechenden Tectum-Schicht, teils aus den Fortsätzen der Zellen besonders der oberflächlichen Schicht gebildet. Ausserdem gibt es sowohl in dieser, als auch in der folgenden Schicht (Stratum medull. prof.) nicht wenig Fäserchen, die aus den Nervenbündeln des Pedunculus cerebri hierher kommen.

2. Die Zellen der oberflächlichen Schicht liegen in einer Reihe über den subependymalen Fasern; ihre Dendriten haben ein moosartiges Aussehen und dringen in die Tiefe der Corpora quadrigemina, wo sie mit den Zellfortsätzen der tiefen Schichten ein dichtes Flechtwerk bilden. Die Stammfortsätze dieser Zellen treten unter die subependymalen Fasern und steigen hier entweder zum Lobus opticus hinauf, oder gehen zur Basis des Mesencephalon (wie die Längsschnitte zeigen) und zwar in seine zahlreichen dorso-ventralen Bündel.

3. Das Stratum medullare profundum besteht aus Fasern derselben Schicht des Tectum und aus den Fortsätzen der Zellen der tiefen Schichten der hinteren Vierhügel.

4. Die Zellen der tiefen Schichten haben denselben Bau wie die oben beschriebenen oberflächlichen Zellen, bilden aber einige übereinanderliegende Reihen. Ihre Dendriten sind auch mit den Appendices besetzt und dringen durch die ganze Dicke dieses Gebietes, ohne aber seine Grenzen zu überschreiten. Die feinen varikösen Stammfortsätze richten sich zu den Schichten der Nervenfasern, und treten in das Stratum medullare profundum und teilweise auch in das Stratum subependymale ein. Die Hauptmasse dieser Fasern geht dann mit diesen Schichten zum Lobus opticus, während die andern die entgegengesetzte mediale Richtung zu den Corpora quadrigemina der andern Seite einschlagen. Wie in der oberflächlichen Schicht, so gibt es auch hier Zellen, deren Axone in die Nervenbündel des Pedunculus eindringen.

In den Corpora quadrigemina posteriora enden zahlreiche Fasern, die aus den Schichten der weissen Substanz des Pedunculus hierher gelangen. Ihren Hauptursprung bilden die Bündel des Sehnerven (radix posterior tracti optici), doch ist nicht ausgeschlossen, dass auch Fasern aus den Tracti tecto- et bulbo-spinales hier enden. Diese

letzteren Fasern entspringen auf der Grenze zwischen der Basis und dem *Tectum mesencephali* als dickes Bündel, das von den Bündeln der weissen Substanz des *Pedunculus* abbiegt. In die hinteren Vierhügel eingetreten, zerfällt das Bündel schnell in eine Menge sehr dünner Fibrillen, die ein ausserordentlich dichtes Geflecht zwischen den Fortsätzen und Zellen dieses Gebietes bilden (Fig. 12). Ein Teil dieser Fasern jedoch, dringt, ohne sich zu verzweigen, zum *Stratum medullare profundum* und zum *Stratum subependymale* und steigt in diesen Bündeln zum *Lobus opticus* hinauf, wobei er sich mit den Fasern des *Tractus opticus* vermengt, die, ohne in die *Corpora quadrigemina* zu treten, direkt zum *Tectum* gehen.

Der *Nucleus nervi oculomotorii* (Fig. 14 nc. n. III).

Der Kern des *Nervus oculomotorius* befindet sich in den ventralen Teilen des *Pedunculus*, und nimmt die ganze Länge des Mittelhirns zwischen dem Epithel seines Ventrikels und dem *Fasciculus longit. medialis* ein.

Die Zellen des *Nucleus* zeichnen sich hauptsächlich durch ihre Grösse aus; sie sind leicht gestreckt, birnenförmig, und senden dicke Dendriten zur Peripherie, die sich sowohl in der grauen Substanz des *Pedunculus*, als auch in der weissen, verzweigen. Ihre Stammfortsätze gehen vom Körper der Zellen, oder einem ihrer Dendriten aus, schlagen die mediale Richtung ein und biegen bald nach unten ab, indem sie ein Faserbündel bilden, das als *Nervus oculomotorius* die Basis des Gehirns verlässt.

Etwas höher als der Kern des III Nerven befindet sich in den hinteren Teilen des *Pedunculus* eine Ansammlung grosser Zellen, die Gaupp als „Grosse Zellen der Aussenschicht des *Pedunculus*“ bezeichnet und die wahrscheinlich mit Edingers „*Ganglion laterale mesencephali*“ identisch ist (Fig. 14 gl. lt.). Auf Längsschnitten zeigt sich dieser Kern als kugelförmige Ansammlung von Nervenzellen unmittelbar unter den *Corpora quadrigemina posteriora* und unterscheidet sich von diesen durch das Aussehen und die Verteilung seiner Elemente. Nicht weniger scharf tritt er auf den Querschnitten der hinteren Teile des Mittelhirns hervor. Ihrer Grösse nach erinnern die Zellen dieses Kernes an

die Zellen des Nervus oculomotorius; sie senden Dendrite aus, die sich in den peripheren Schichten des entsprechenden Pedunculusteiles verästeln; ihre Axone gehen nach innen und können bloss eine kurze Strecke weit verfolgt werden — ihr ferneres Schicksal und ihre Bedeutung sind unbekannt. Nach Edinger steht dieser Kern in Verbindung mit dem Fasciculus longitudinalis lateralis, welcher durch das ganze Gehirn geht und in die Seitenstränge des Rückenmarks eindringt.

Cerebellum. Das Kleinhirn (Fig. 17).

Das Kleinhirn ist bei den Amphibien bedeutend einfacher gebaut als bei allen übrigen Wirbeltieren und entspricht den ersten Stadien der ontogenetischen Entwicklung. Es besitzt die Form einer dünnen Platte mit etwas breiterer Basis, die fast im rechten Winkel zum Markstamm steht. Die vordere Wand des Kleinhirns (*facies frontalis*) ist zum Tectum mesencephali gerichtet und mit demselben durch das Velum medullare anterius verbunden; die hintere Wand (*facies caudalis*) geht in den Plexus choroideus — das Dach des vierten Ventrikels — über.

Ungeachtet der anatomischen Einfachheit, hat das Kleinhirn einen ziemlich komplizierten Bau, und erinnert im Allgemeinen an den Bau der einzelnen Windungen des Vermis oder der Halbkugeln des Kleinhirns der höheren Tiere.

Wlassak, (39) der das Kleinhirn des Frosches mit Hilfe der Weigert'schen Methode (Färbung mit Nigrosin, Hämatoxilin etc.) untersuchte, stellte für das Cerebellum der Amphibien, von der *Facies caudalis* zur *Facies frontalis* gerechnet, sechs Schichten fest: 1. das Ependym; 2. die subependymale Schicht der kleinen Zellen; 3. die Schicht der Nervenfasern (Markstrahl); 4. die äussere Kernschicht; 5. die Schicht der Purkinje'schen Zellen und 6. die molekulare Schicht.

Die innere (ependymale) und äussere Kernschicht von einander zu trennen ist eigentlich nicht notwendig, da sie im Gebiet der Nervenfasern in einander fliessen, und von denselben bloss durchbohrt, aber nicht in zwei besondere Bezirke getrennt werden. Dazu besitzen sie noch dieselben Bestandteile: dieselben sternförmigen Zellen mit kurzen, sich rasch verzweigenden, Dendriten, und einem zur Molekular-Schicht aufsteigenden Axon.

Die Beschreibung des Baues beginnt man am besten mit den Purkinje'schen Zellen. Dieselben liegen in einer Reihe, ungefähr in der Mitte zwischen der frontalen und caudalen Wand, und teilen das Kleinhirn in den vorderen und hinteren Bezirk. Der erstere besteht aus den Verzweigungen der Dendriten der Purkinje'schen Zellen und den Zellen der molekulären Schicht, der zweite aus sternförmigen Zellen der Kernschicht und den sie durchdringenden Fasern.

Vom Körper der Purkinje'schen Zelle gehen gewöhnlich ein, mitunter auch zwei oder drei starke Fortsätze zur Peripherie, in die molekuläre Schicht. Diese Fortsätze lösen sich in zahlreiche mit Appendices bedeckte Aeste auf, wodurch sie den Dendriten der Purkinje'schen Zellen bei den höheren Tieren ähnlich sind. Diese Aeste nehmen, wie Fig. 17 zeigt, die ganze molekulare Schicht ein und reichen fast bis zur freien Oberfläche der Facies frontalis. Die Stammfortsätze gehen in die Schicht der sternförmigen Zellen, zu den Nervenfasern, und entsenden auf ihrem Wege collaterale Aestchen.

Ausser den Dendritenverzweigungen der Purkinje'schen Zellen besitzt die Molekularschicht eigene Zellen, unter denen man zwei Arten unterscheidet. Die Zellen der ersten Gattung (Fig. 17 b) sind meist rund und haben feine variköse Fortsätze, die in horizontaler Richtung auseinandergehen und sich zwischen den Dendriten der Purkinje'schen Zellen verzweigen. Einen Fortsatz, der zu den letztgenannten Zellen oder in die tieferen Schichten des Kleinhirns dringt, kann man nicht wahrnehmen.

Die Zellen der zweiten Gattung (Fig. 17 a) befinden sich ebenfalls zwischen den Dendriten der Purkinje'schen Zellen, sind spindelförmig und haben zwei Fortsätze — einen aufsteigenden (frontalen) und einen absteigenden (caudalen). Der erstere verzweigt sich schnell in der molekularen Schicht und zerfällt in die feinsten varikösen Fädchen, der zweite geht caudal zu den Nervenfasern. Unbekannt ist, ob er wirklich in ihren Bestand tritt, oder zwischen den Zellen der Kernschicht endet.

Was diese letzte Schicht, deren Elemente das ganze Gebiet von den Purkinje'schen Zellen bis zur Facies caudalis einnehmen, anbelangt, so kann ich nur wenig sagen. Die meisten Zellen sind sternförmig, haben kurze Fortsätze, die sich zwischen den übrigen Zellen dieser Schicht verzweigen, und nur bisweilen findet

man einen in frontaler Richtung zur Molekularschicht verlaufenden Fortsatz.

Die Fasern durchbohren das Kleinhirn von der Basis bis zum oberen Ende als ein Trakt markhaltiger Fasern, der nach Wlassak die Verbindung des Cerebellum mit den verschiedenen Gebieten des Gehirns und Rückenmarkes (Tracti cerebello-spinales, Tractus tegmento-cerebellaris, Tractus cerebello-peduncularis nach Wlassak) herstellt.

In histologischer Hinsicht unterscheidet man hier Fasern, die im Kleinhirn entspringen — die cerebellofugalen Fasern — und die in ihm endigen — die cerebellopetalen. Als Ursprung der ersteren dienen, wie schon bemerkt ist, die Stammfortsätze der Purkinje'schen Zellen, und wahrscheinlich auch die spindelförmigen Zellen der Molekularschicht; die zweiten entspringen als einzelne nackte Achsenzylinder dem Bündel markhaltiger Fasern, dringen durch die Reihen von Zellen der Kernschicht und erreichen die Purkinje'schen Zellen. Hier in der Molekularschicht teilen sie sich in mehrere Zweige, die in den verschiedenen Teilen derselben enden. Mitunter teilen sich diese Fasern auch über den Purkinje'schen Zellen in zwei, der Oberfläche des Kleinhirns parallel auseinandergehende Zweige, von denen der eine zur Basis, der andere zum oberen Ende des Kleinhirns wandert; an ihrem Wege geben sie Seitenzweige, die sich verästeln.

Die aufsteigenden Fasern bilden vermittels ihrer Endverästelungen ein festes und dichtes Geflecht mit den Dendriten der Molekularschicht.

Literaturverzeichnis:

1. Carus: Versuch einer Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig 1814.
2. Treviranus: Ueber die hinteren Hemisphären des Gehirns der Vögel, Amphibien und Fische. Zeitschr. f. Physiol. 1831.
3. Tiedemann: Anatomie und Bildungsgeschichte des Hirns. Nürnberg. 1816.
4. Studnička: Zur Lösung einiger Fragen aus der Vorderhirne der Cranioten. An. Anz. 1894.
- 5: Burckhard: Die Homologen des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten. Anat. Anz. 1893.

6. Osborn: The origin of the corpus callosum. *Morph. Jahrbuch.* 1887.
7. Bellonci: Ueber die zentrale Endung des Nervus opticus bei den Vertebraten. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 1888.
8. Koepfen: Zur Anatomie des Froschgehirns. *Arch. für Anatomie und Phys. Anat. Abt.* 1888.
9. Wlaskak: Die optischen Leitungsbahnen des Frosches. *Arch. f. Anat. und Phys. Supp. Bd.* 1893.
10. Edinger: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. V. Aufl. 1896.
11. Derselbe: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. (Das Vorderhirn.) Separatabdr. aus den *Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch.* 1888.
12. Derselbe: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Das Zwischenhirn d. Selachier und Amphibien. *Anat. Anz.* 1892
13. Hannover: *Recherches microscopiques sur le Système nerveux.* 1844.
14. Reissner: Der Bau des zentralen Nervensyst. der ungeschw. Batrachier. *Dorpat.* 1864.
15. Stieda: Studien über das zentrale Nervensystem der Wirbeltiere. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 1870.
16. Oyarzum: Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. *Archiv für mikr. Anatomie.* 1890.
17. M. D. Lavdowsky: Vom Aufbau des Rückenmarks. *Archiv für mikr. Anatomie.* Bd. 38. 1891.
18. Kölliker: *Handbuch der Gewebelehre.* Leipzig. 1896.
19. Pedro Ramon y Cajal: L'encéphale des Amphibiens. *Bibl. Anat.* 1896.
20. Derselbe: Investigaciones de Histologia comparada sobre los centros opticos de los Vertebrados. Tesis del Doctorado. 1893.
21. Derselbe: Investigaciones mierograficas en el encéfalo de los batraceos y reptiles. 1894. Zaragoza. (Im Original mir nicht zugänglich.)
22. Ecker, Wiedersheim und Gaupp: *Anatomie des Frosches.* 1899. II. Abt.
23. M. D. Lavdowsky: 1. Ueber die Grundelemente in der Entwicklung der Netzhaut, anderer Sinnesorgane und d. Zentralnervensyst. (russisch). 2. Ueber die Nerven der Speicheldrüsen (russisch). *Vorträge im XI. Kongresse der Aerzte und Naturforscher in St. Petersburg.* 1901.
24. Derselbe: Die neuen Ergebnisse für die Histologie, Entwicklungsgesch. und Physiologie der peripherischen Nerven. *Militär-medizin. Journal.* 1884—1885 (russisch).
25. Retzius: Studien über Ependym und Neuroglia. *Biol. Unter. N. F.* 1893. Bd. V.
26. Neumayer: Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. *Sitzungsbericht d. Gesellsch. für Morphologie und Physiologie zu München.* 1895.
27. M. v. Lenhossék: Beiträge zur Histologie des Nervensyst. und Sinnesorg. *Wiesbaden* 1894.
28. Jagodowsky: Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.* 1901.

29. Aichel: Kurze Mitteilung über den histolog. Bau der Riechschleimhaut der embryonalen Teleostier. Sitzungsber. d. Gesellsch. für Morphologie und Physiologie zu München. 1895.
30. A. v. Brunn: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Arch. f. mikrosk. Anatomie. XXXIX.
31. Aichel: Zur Kenntnis des embryonalen Rückenmarks der Teleost. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. und Phys. zu München. 1895.
32. V. Gehuchten: La bulbe olfactive chez quelques mammifères. La cellule. Bd. VII. 1891.
33. Bechterew: Die Leitungsbahnen des Rückenmarks und Gehirns. St. Petersburg. 1898. (Russisch.)
34. Calleja: La région olfactoria del cerebro. Annal. de la societa española de histol. II. (Virchows Jahresber. 1894.)
35. Demoor: La mécanique de la signification de l'état moniliforme des neurons. Travaux de labor. de l'inst. solvay. Bruxelles. 1898.
36. Querton: La Sommeil hibernale et les modifications des neurones cérébrant. Travaux de labor. de l'inst. Solvay. Bruxelles. 1898.
37. Ivanow: Ueber die Bedingungen der Erscheinung und Bedeutung der Varikosität der Protoplasmfortsätze der motorischen Zellen der Hirnrinde. Dissert. russisch. 1901.
38. Haller, B.: Vom Bau des Wirbeltiergehirns. Morph. Jahrbuch. 1898 und 1900.
39. Wl assak: Das Kleinhirn des Frosches. Arch. f. Physiol. Suppl. Bd. 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII und XIII.

- Fig. 1. Ependymzellen aus dem Gehirn von Salamandra macul.
- Fig. 2. Gliazelle des ersten Uebergangsstadium auf der Basis mesencephali. Es unterscheiden sich unter ihren Fortsätzen zwei durch grössere Dicke und Länge, was sie mehr den ependymalen, als den sternförmigen Zellen nähert.
- Fig. 3. Gliazelle des zweiten Uebergangsstadiums.
- Fig. 4. Längsschnitt aus dem Mantel (Sal. macul.). Die ependymalen und sternförmigen Zellen.
- Fig. 5. Längsschnitt aus dem Bulb. olfactorius Rana tempor.; *Sb. gl.* — Zellen der subglomerulösen Schicht (*Str. subglomerulosum*; *gl.* — *Str. glomerulosum*; *mgc.* — Zellen des *strati magnocellularis*; *gr.* — Zellen des *strati granulosi*; *tr-Sb.* — Fasern der subependymalen Schicht (*Str. subependymale*).
- Fig. 6. Zelle der subglomerulösen Schicht; *ax.* — der zu den Fila olfactoria gehende Stammfortsatz; *b* und *b'* — Zweige, die an der Entstehung der Knäuel teilnehmen.
- Fig. 7. Sternzelle des *Stratum magnocellularis*; *ax.* — Stammfortsatz zu den subependymalen Fasern; *b* und *b'* — die knäueligen Fortsätze.

- Fig. 8. Einzelne Zellen des Mantels, nach ihrer Verteilung in demselben; *a, b* — grosse Pyramidenzellen des Mantels, die eine (*a*) mit aufsteigenden; die andere (*b*) mit absteigenden Axon; *c* — kleine Pyramidenzellen mit einem in die Tangentialfasern übergehenden Fortsatze; *d* — Cajal'sche Zelle.
- Fig. 9. Quer (Frontal)-Schnitt des Vorderhirns im Gebiete der Commissura pallii anterior (nach hinten vom *Foram. interventriculare*); *a* und *a* — Ventrikel des Mantels; *b* — *commissura pallii anterior*; *c* — die zur *Formatio later. pallii* aufsteigenden und von ihm absteigenden Fasern; *d* — die zum Stammbündel gehenden Fasern der *Format. lateralis*. Der untere Teil des Bildes gehört dem Zwischenhirne an; links — sein Zellenbau; rechts — die in diesem Gebiete sich verzweigenden Fasern; *fs. bs.* — Stammbündel des Vorderhirns.
- Fig. 10. Ganglion habenulae des Zwischenhirns.
- Fig. 11. Quer (Frontal)-Schnitt des Lobus opticus *Ranae escul.* Mit den Ziffern sind die entsprechenden Schichten bezeichnet. Die ausführliche Beschreibung befindet sich im Text.
- Fig. 12. Grosse Sternzellen des Lobus opticus. *str. op.* — Fasern-Schicht des Sehnerven; *str. pr.* — *Str. medullare profundum*.
- Fig. 13. Das Ende der Fasern des Stratum opticum und des Str. medull. prof. lobi optici.
- Fig. 14. Querschnitt durch das Mittelhirn im hinteren Teile desselben. *L. o.* — ein Teil des Lobus opticus; *c. q. p.* — *corpora quadrigemina posteriora*; *gl. lt.* — *ganglion laterale*; *nc. n. III* — *nucl. nervi III*.
- Fig. 15. Sagittalschnitt durch das Mittelhirn. *c. q. p.* — *corpora quadrigemina prost.*; *gl. lt.* — *gangl. later. mesenceph.*; *l. o.* — *lobi optici*.
- Fig. 16. Zelle der Corp. quadrig. post.
- Fig. 17. Sagittalschnitt durch das Kleinhirn *Ran. escul.* *Pk.* — Purkinje'sche Zellen; *a, b* — Zellen der molekularen Schicht; *c* — Sternzellen der Kernschicht; *n* — die in der molekularen Schicht des Kleinhirns endenden Nervenfasern; *N.* — ein Bündel der Nervenfasern.
- Fig. 18. Die Purkinje'sche Zelle des Kleinhirns.
-