

Studien über die Hirnrinde des Menschen / von Dr. S. Ramón y Cajal ; aus dem Spanischen übersetzt von Dr. J. Bresler.

Contributors

Ramón y Cajal, Santiago, 1852-1934.
Bresler, Johannes, 1866-1942.

Publication/Creation

Leipzig : Johann Ambrosius Barth, 1900-1906.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/ga2vjztc>

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

14/2.
Baek



22900382281

Med
K35182





2 who
w 1

STUDIEN
ÜBER DIE
HIRNRINDE DES MENSCHEN



VON
DR. S. RAMÓN Y CAJAL
PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

+
chiasma
opticum

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON
DR. J. BRESLER
OBERARZT DER PROV.-HEIL- UND PFLEGE-ANSTALT FREIBURG I. SCHL.

1. HEFT: DIE SEHRINDE.

MIT 24 ABBILDUNGEN.



LEIPZIG,
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH.
1900.

1287721

Alle Rechte vorbehalten.

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	welMOmec
Call	
No.	WL

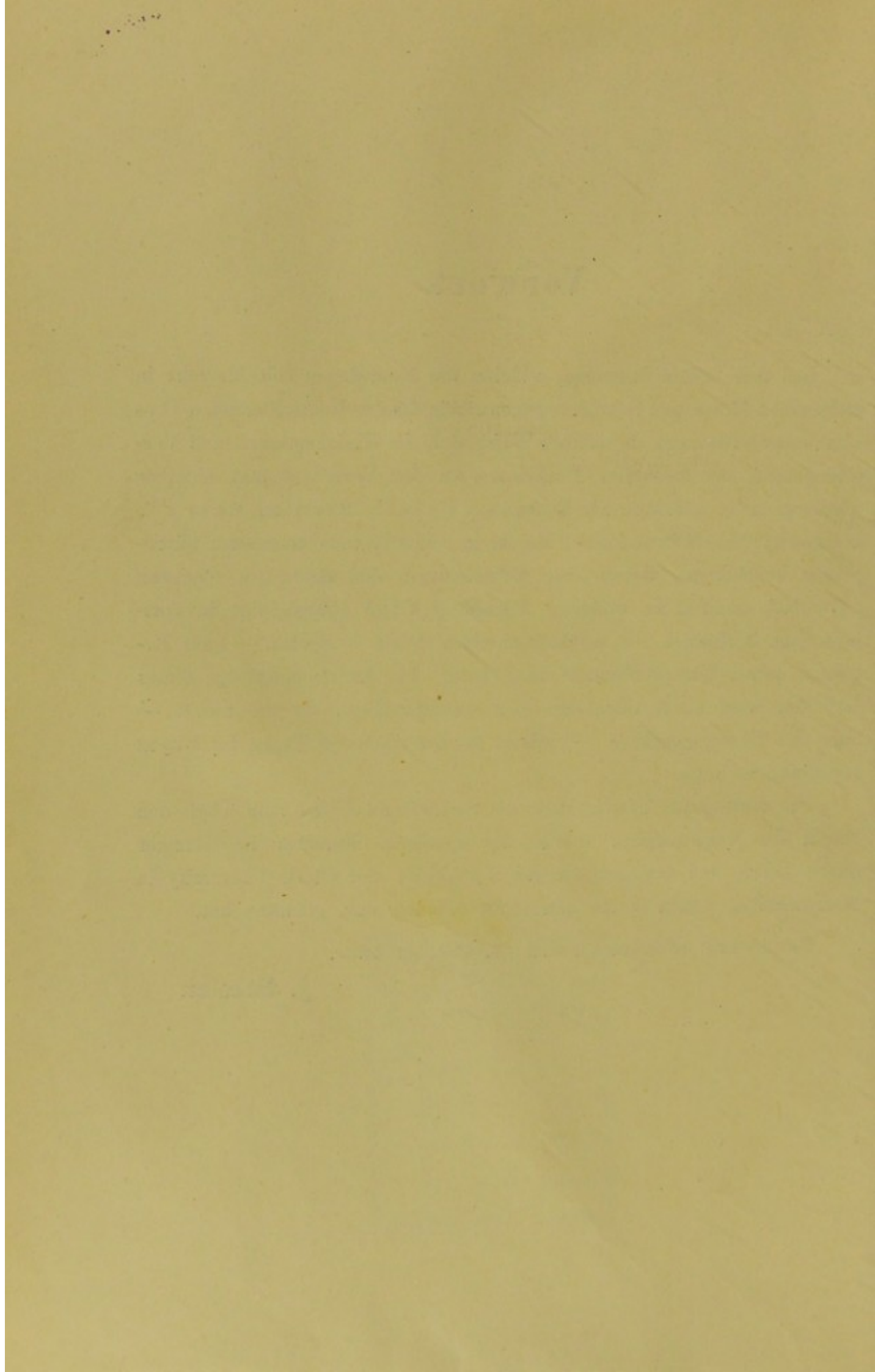
Vorwort.

Bei dem hohen Interesse, welches die Neurologen seit Meynert in steigendem Masse und besonders gegenwärtig dem weitausschauenden Problem entgegenbringen, in welcher Weise sich die Gleichartigkeit und Verschiedenheit der seelischen Funktionen an der Nervensubstanz sichtbar widerspiegeln, glaubten wir Ramón y Cajal's Studien über die menschliche Hirnrinde, welche in seiner *Revista trimestral micrográfica* erscheinen, durch eine Uebersetzung den deutschen Collegen zugänglich machen zu müssen. Ramón y Cajal beabsichtigt in fortlaufenden Aufsätzen — es dürften deren 4 bis 5 werden — das Ergebniss seiner Untersuchungen darzulegen. Die Aufeinanderfolge dieser Arbeiten wird nicht allzulange Zeit beanspruchen, da die zweite — über die Bewegungsrinde — schon in den nächsten Tagen im Urtext veröffentlicht wird.

Die vorliegende Studie über die Sehrinde bildet zum Theil den Inhalt der Vorlesungen, welche der spanische Forscher im Sommer dieses Jahres bei Gelegenheit der Jubelfeier der Clark University in Nordamerika, wohin er als Ehrengast geladen war, gehalten hat.

Freiburg (Schlesien), den 24. October 1899.

J. Bresler.





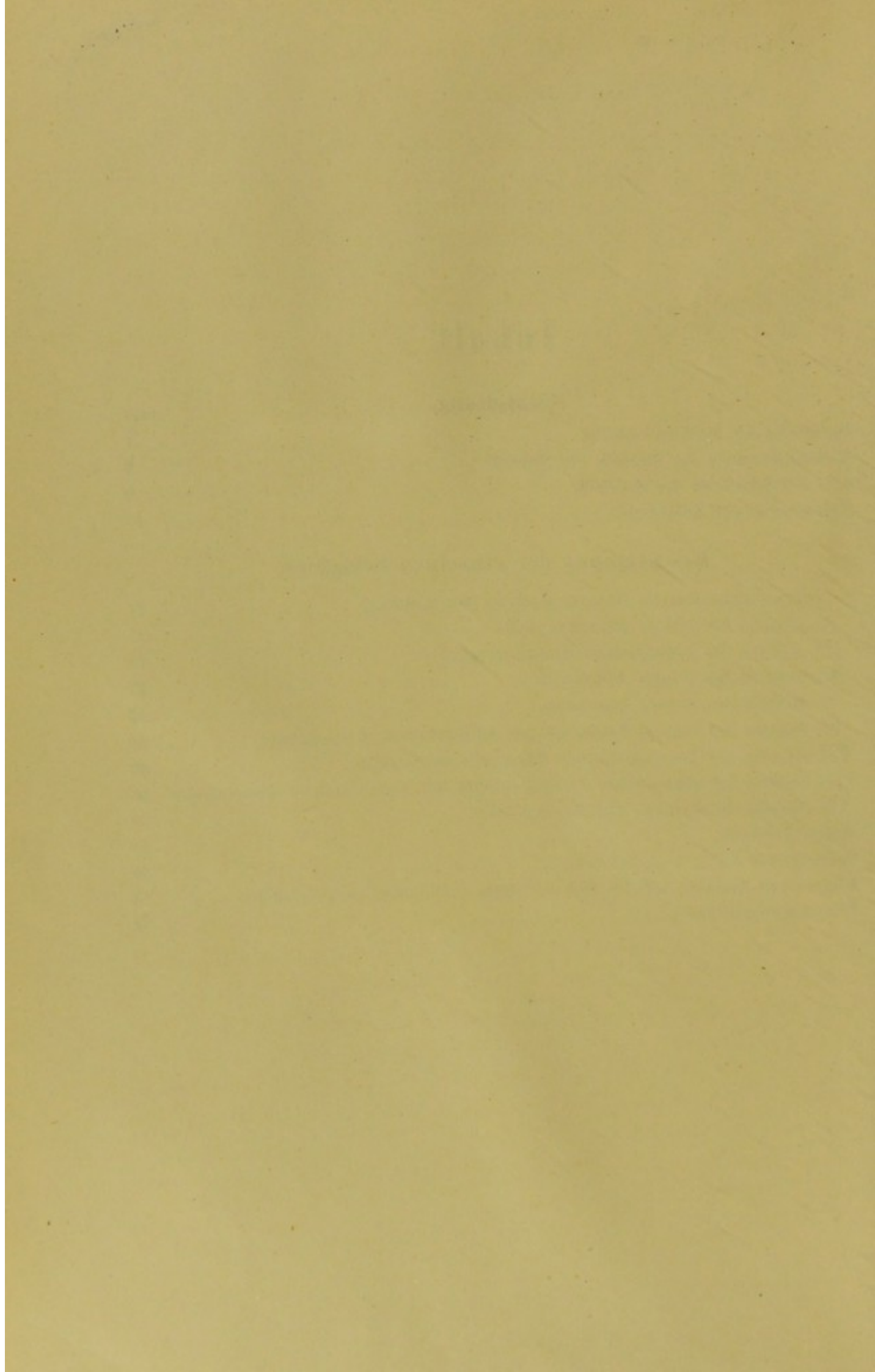
Inhalt.

Einleitung.

	Seite
Bedeutung der Rindenforschung	1
Historisches über die Structur der Sehrinde	3
Zahl der Schichten der Sehrinde	9
Nomenclatur der Schichten	10

Beschreibung der einzelnen Schichten.

I. Plexiforme Schicht (Molekularschicht der Autoren)	11
II. Schicht der kleinen Pyramidenzellen	17
III. Schicht der mittelgrossen Pyramidenzellen	19
IV. Schicht der grossen Sternzellen	29
V. Schicht der kleinen Sternzellen	35
VI. Schicht der kleinen Pyramiden mit aufsteigendem Axencylinder	45
VII. Schicht der Riesenpyramiden (Meynert's Solitärzellen)	48
VIII. Schicht der mittelgrossen Pyramidenzellen mit bogenförmigem Axencylinder	56
IX. Schicht der Spindel- und Triangelzellen	57
Weisse Substanz	59
Nervenplexus der grauen Substanz	59
Allgemeiner Ausblick auf den Bau der übrigen Sinnessphären der Rinde	73
Literaturverzeichniss	76





Einleitung.

BEDEUTUNG DER RINDENFORSCHUNG.

Der Bau der menschlichen Sehrinde bildet den Gegenstand interessanter Forschungen. Nachdem von Fritsch, Hitzig und Ferrier die Lehre von den Hirnlocalisationen geschaffen, von Munk, Monakow u. a. die Rindenregionen, in welche sich die Sinneseindrücke projiciren, entdeckt und erst kürzlich von Flechsig eine Theorie aufgestellt worden war, nach welcher die Hirnrinde aus Projections- oder sensorisch-motorischen Centren und aus Associations- oder Vorstellungscentren besteht, ist man bestrebt, durch vergleichende histologische Untersuchungen für die specifische Function eine besondere Structur nachzuweisen. Beim Fehlen solcher anatomischer Differenzen müsste man zu der Meynert'schen, in letzter Zeit von Golgi und Kölliker vertheidigten Ansicht zurückkehren, dass die functionelle Vielheit eine natürliche Folge der Mannigfaltigkeit der Nervenverbindungen sei.

Besonderes Interesse verleiht diesen Untersuchungen der Umstand dass, wenn, wie zu vermuthen ist, die Structur der Rinde in den einzelnen Regionen erhebliche Unterschiede aufweist, daraus sich vielleicht die physiologische Bedeutung der verschiedenen anatomischen Factoren der Rinde bestimmen lassen wird. Wenn also z. B. eine bestimmte Organisation als für die Sehsphäre charakteristisch festgestellt werden wird, so dürfte für eine andere Structur, die sich gleichmässig in allen corticalen Gebieten wieder findet, die Annahme berechtigt sein, dass sie keiner speciellen Function dient, sondern einem Nervenmechanismus allgemeiner Natur zu Grunde gelegt ist.

Diese Betrachtungen, sowie das natürliche Verlangen, den Horizont unserer trotz der Arbeiten von Golgi, Martinotti, Retzius, Kölliker sowie der meinigen noch in tiefes Dunkel gehüllten Kenntnisse zu erweitern und aufzuklären, haben mich veranlasst, nach jener Richtung hin die gesammte Rinde, mit derjenigen der Sehphäre beginnend, methodisch zu durchforschen. Am zweckmässigsten schien es uns, hierzu die menschliche Rinde und diejenige solcher Säugethiere zu verwenden, deren Gehirn Windungen besitzt, weil hier durch die Physiologie wie durch die experimentelle und pathologische Anatomie Lage und Ausdehnung der sensorischen und motorischen Rindengebiete hinreichend sicher festgestellt sind. Wegen der Unbestimmtheit, welche über die Lage der Centren bei den glatthirnigen Thieren obwaltet, mussten wir vorläufig darauf verzichten, unsere Studien aus dem Jahre 1892 über die Sehrinde bei der Maus, dem Meerschweinchen und Kaninchen zu vervollständigen. Doch hoffen wir später daran wieder anknüpfen und eine vergleichende Analyse der homonymen Rindenregionen beider Arten von Thieren anstellen zu können, wobei voraussichtlich die beim menschlichen Gehirn erhaltenen Resultate als Schlüssel dienen werden.

Die vorliegende Arbeit ist daher die erste einer Serie, welche sich über die ganze Rinde erstrecken wird; denn es wird Niemand leugnen können, dass, wenn solche Studien eine physiologische Bedeutung gewinnen sollen, sie auf Vergleichung beruhen müssen. Der abstracte Begriff der Rindenstructur muss auf inductivem Wege aus der vergleichenden Erforschung der ganzen Rinde extrahirt werden. Andererseits darf man von dieser regionären Analyse auch Aufklärung über die Organisation der psycho-motorischen Region erhoffen, die bis jetzt fast ausschliesslich mit der Golgischen Methode untersucht worden ist. Denn es lehrt die Erfahrung, dass in der Anatomie nur das deutlich erkannt wird, was sich in grosser Zahl und Differenzirung darbietet, während dagegen sich der Beobachtung entzieht, was vereinzelt und unausgeprägt erscheint. Wenn diese so einfach klingende Behauptung eines Beweises bedarf, so diene hierfür ein Beispiel aus der nachfolgenden Studie: Die Elemente, welche wir in der nachstehenden Arbeit als Sternzellen und Sinnesfasern bezeichnen, beobachtet man in verschiedenen Rindengebieten, besonders in dem motorischen; jedoch sind sie erst entdeckt worden,

nachdem man sie in grösserer Anzahl und Deutlichkeit in der menschlichen Sehrinde beobachtet hatte. Solche Beispiele auf ungenügender Gewebisdifferenzirung beruhender Beobachtungsfehler beweisen, dass auch die fleissigste Untersuchung, wenn sie Erfolg haben soll, vom Chok gewaltiger Eindrücke begünstigt sein muss.

Unsere Bevorzugung der menschlichen Hirnrinde hat auch ein methodologisches Ziel. Sofern es sich um die Erforschung des Grundrisses des Gehirns handelt, ist es nothwendig auf kleine Thiere und auf frühe Entwicklungsstadien zurückzugreifen; aber von dem Moment an, wo wir die Structurverschiedenheiten der Rinde studiren wollen, müssen wir die menschliche Gehirnrinde dazu verwerthen, bei welcher diese topographischen Differenzirungen den höchsten Grad erreicht haben. Aus dem gleichen Grunde gaben wir auch dem Gehirn des Kindes und des Erwachsenen den Vorzug vor dem embryonalen, denn es ist klar, dass jene Verhältnisse der Rinde erst nach dem Auftreten von Empfindungen und anderen psychischen Thätigkeiten Platz greifen können.

Die besonderen Eigenthümlichkeiten der Golgischen Methode veranlassten uns, in erster Linie Gehirne Neugeborener im Alter von 15—25 Tagen zu benutzen, in welcher Zeit die Reaction am constantesten und zuverlässigsten ist; doch gelang es uns auch vom Gehirn Erwachsener einige gute Präparate herzustellen.

Unter den Säugethieren mit Gehirnwindungen figuriren als Untersuchungsobjecte namentlich Katzen und Hunde von 20—30 Tagen, d. h. aus einer Epoche, in welcher die Sinnesorgane ihre volle Thätigkeit entfalten.

Ferner haben wir auch die übrigen wichtigeren Methoden zu Hilfe genommen, so die Nissl'sche für die Protoplasmafärbung, die Weigert-Pal'sche für die Myelinimprägnirung, die Ehrlich'sche für die Färbung der oberflächlichen Nervenzellen und markhaltigen Axencylinder, die Cox'sche für die langsame Imprägnirung der Rinde der Katze und des Hundes.

HISTORISCHES UEBER DIE STRUCTUR DER SEHRINDE.

Dass die Sehrinde einige anatomische Besonderheiten besitzt, ist eine Beobachtung, welche schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts verschiedene Gelehrte, darunter Gennari, Vicq d'Azyr, Baillarger und

Broca gemacht haben, welche in der genannten Region die Existenz eines mittleren, mit blossen Auge erkennbaren weissen Streifens nachwiesen. Die erste genauere histologische Analyse verdankte man indess Meynert, der in der Sehrinde des Menschen folgende Schichten unterschied:

1. Die Molekularschicht,
2. „ Schicht der kleinen Pyramiden,
3. „ „ „ Körner oder Granula (äquivalent der 4. Schicht der typischen Rinde);
4. die Schicht der grossen Pyramiden oder der Solitärzellen;
5. „ „ „ mittleren Körner oder Granula;
6. die der 4. analoge Schicht, bestehend aus Kernen der Neuroglia und aus grossen disseminirten Zellen;
7. die Schicht der tiefen Körner;
8. „ „ „ spindelförmigen Zellen, entsprechend denjenigen der 5. Schicht der typischen Rinde.¹⁾

W. Krause²⁾, der die Rindenschichten sehr genau studirte, unterscheidet an der motorischen Rinde:

1. Die Randschicht, gebildet von Markfasern;
2. die Molekularschicht, arm an Nervenzellen, reich an Neuroglia;
3. die Schicht der kleinen Pyramiden;
4. „ „ des äusseren Nervenplexus, dessen Kerne der Scheide der sie kreuzenden Markfasern entsprechen;
5. die Schicht der grossen Pyramiden;
6. „ „ des inneren Nervenplexus, dessen Kerne ausschliesslich zu den Fasern gehören;
7. die Schicht der Körner oder kleinen Zellen, zu welcher Krause auch die Körner und spindelförmigen Zellen der typischen Rinde nach Meynert rechnet.

Was die Sehrinde anlangt, so charakterisirt sie sich nach Krause durch eine beträchtliche Ausdehnung der 4. Schicht oder des äusseren Nervenplexus, des Gennari'schen oder Vicq d'Azyr'schen Streifens, der aus markhaltigen Fasern gebildet wird. Ausserdem sind die 5. und 6. Schicht ausserordentlich zart, besonders die fünfte, in welcher sich nur vereinzelte grosse Pyramidenzellen vorfinden (Solitärzellen Meynerts).

Schwalbe³⁾ acceptirt ohne Reserven die Beschreibung Meynerts und betrachtet wie Krause den Vicq d'Azyr'schen Streifen als einen Plexus markhaltiger Nervenfasern.

Nach Betz⁴⁾ besteht die Occipitalrinde aus folgenden Schichten:

1. Neuroglia- (Molekular-) Schicht;
2. Schicht der kleinen Pyramiden;
3. erste Schicht der Körner;
4. Schicht der Nervenfasern;
5. zweite Schicht der Körner;
6. zweite Schicht der Nervenfasern;
7. Schicht der vereinzelt Pyramidenzellen;
8. „ „ spindelförmigen Zellen.

Nach Golgi⁵⁾, der zuerst die nach ihm benannte Methode auf das Studium des Gehirns anwandte, kennzeichnet sich die Sehrinde (obere Occipitalwindung) durch die grosse Seltenheit der Riesen-Pyramidenzellen. Es sei alsbald daran erinnert, dass Golgi bei der typischen Hirnrinde nur 3 Schichten beschreibt: die äussere, mittlere und innere, jede davon ein Drittel der grauen Substanz einnehmend. Nun sollen die beiden ersten Schichten in der motorischen und Sehrinde die gleichen Charaktere haben, hingegen die Sehrinde in der tiefen Schicht eine grössere Zahl kleinerer Zellen und zwar kuglige, pyramiden- und spindelförmige. Ebenso sollen sich an der Grenze der inneren und der mittleren Schicht nur ganz vereinzelt grosse Pyramidenzellen, die Solitärzellen Meynerts finden.

Im Hinblick auf die geringe structurelle Abweichung der Sehrinde von der motorischen behauptet Golgi, dass die Specificität der Function in den verschiedenen Rindenregionen nicht auf der besonderen Organisation derselben beruht, sondern auf dem specifischen peripheren Apparat, aus dem die in ihnen endigenden Nervenfasern hervorgehen. Diese schon von Meynert vertheidigte Lehre ist im Grunde genommen exakt, aber Golgi überschätzt sie, wenn er sie auf den vorliegenden Fall anwendet, da wie wir später sehen werden, die Sehrinde genügend specifische Eigenschaften besitzt und einen viel complicirteren Bau als man nach den vereinfachten und schematisirten Zeichnungen des Gelehrten von Pavia vermuthen könnte. Zudem erscheint es zweifelhaft, ob die von Golgi untersuchte

Region Beziehungen zu der Sehrinde hat; wir vermochten wenigstens in ihr die spezifische Structur des Cuneus und der Fissura calcarina nicht zu finden. Nach unserer Meinung ist diese spezifische Organisation, bei Mensch wie Säugethier, nur der inneren Fläche des Occipitallappens eigenthümlich.

Hammarberg⁶⁾, der durch den Tod zu früh von seinen Studien weggerissene Gelehrte, welcher die Histologie der menschlichen Hirnwindungen vergleichend mit der Nissl'schen Methode untersuchte, unterscheidet 2 Typen des Rindenbaues, den motorischen und den sensiblen, welch' letzterem die Sehrinde entspricht.

Die Sehrinde soll sich dadurch auszeichnen, dass es ihr an der vierten Schicht der Riesen-Pyramidenzellen fehlt, die hier durch eine schmale Schicht von Körnern oder kleinen Zellen ersetzt ist; letztere ist durch zwei molekular aussehende, an Nervenzellen arme Streifen in 3 Unterabtheilungen gesondert. Zwischen dieser Zone der Körner und der Schicht der spindelförmigen Zellen Meynerts soll eine Reihe grosser Pyramidenzellen, Solitärzellen Meynerts, liegen.

Die Golgi'sche Methode wurde von mir⁷⁾ bei der Sehrinde kleiner Säugethiere, besonders des Kaninchens, angewandt, wobei ich zu einigen Resultaten gelangte, die sich mit den von den genannten Autoren veröffentlichten schwer in Einklang bringen lassen. Besonders möchte ich hervorheben die Entdeckung einer Reihe vertical gestellter spindelförmiger Zellen unter der ersten oder Molekularschicht und den Nachweis, dass der Vicq d'Azyr'sche Streifen oder Plexus sich hauptsächlich aus den Collateralverzweigungen zahlreicher Zellen mit aufsteigendem Axencylinder zusammensetzt, welche sowohl in diesem Streifen wie in den tiefen Schichten liegen.

Was die typische Rinde anlangt, so habe ich⁸⁾ in einer früheren Studie an kleinen Säugethieren die folgenden Schichten unterschieden:

1. Die Molekularschicht;
2. „ Schicht der kleinen Pyramiden;
3. „ „ „ grossen „ ;
4. „ „ „ polymorphen Zellen.

Jedoch ist diese Eintheilung in 4 Schichten weder bei der typischen Hirnrinde des Menschen, wo wenigstens 5 solche existiren, noch bei der Sehrinde der Säugethiere anwendbar.

Mit Bezug auf die Anordnung der Markfasern hat Botazzi⁹⁾ eine treffliche Studie über den Bau der Rinde veröffentlicht; er bediente sich der Weigert'schen Methode und untersuchte eine grosse Zahl von Wirbelthiergehirnen. Nach ihm birgt die Rinde der Säugethiere (Kaninchen, Affe etc.) 2 Arten von Markfasern, horizontale und radiäre.

Die horizontalen Markfasern bilden verschiedene Stockwerke: das der inneren horizontalen Fasern, welche im Niveau der durch radiäre Bündel gekreuzten Schichten liegen und in der Occipitalgegend dem Gennari'schen Streifen entsprechen; das der mittleren horizontalen Fasern, die sich in den Schichten der mittelgrossen und kleinen Pyramiden befinden; das der tangentialen oder äusseren Fasern, welche in der Molekularschicht liegen. Zu den mittleren Fasern gehört der Bechterew'sche Streifen, von Kaes im Niveau der kleinen Pyramidenzellen und nicht fern von den Tangentialfasern verlaufend beschrieben.

Zu den radiären Fasern rechnet er: die radiären, verticalen Bündel, welche von Pyramidenaxencylindern gebildet werden; die isolirten Radiärfasern, welche von einem Bündel zum anderen ziehen und einen Plexus bilden; die aufsteigenden Radiärfasern, welche sich bis zur Molekularzone erstrecken und zum Theil die verticalen Martinottischen Fasern repräsentiren; endlich die aufsteigenden radiären Fasern, welche von der weissen Substanz in die Molekularschicht ziehen, Bündel, welche schon von Vulpian in der menschlichen Rinde vermuthet wurden, die Botazzi bei den Säugethieren sah und die ich an der Rinde der Maus nachwies.¹⁰⁾

Mit Bezug auf die Sehrinde des Cercopithecus lenkt Botazzi die Aufmerksamkeit auf die beträchtliche Entwicklung des Gennari'schen Streifen, welcher aus schrägen und horizontalen Markfasern von mittlerer Stärke besteht. In den Schichten der kleinen und mittelgrossen Pyramiden soll ausserdem ein Plexus feiner Markfasern existiren, der mit dem Alter zunimmt (das supraradiäre Netz) und den, weil nur bei den höheren Säugethieren und beim Menschen auftretend, er für ein Zeichen der höheren geistigen Thätigkeit (des Reichthums der Associationen) hält. Dieser sogen. Bechterew'sche Streifen erscheint in der Sehrinde wohl entwickelt.

M. Schlapp¹¹⁾, der kürzlich die Struktur der Hirnrinde des Affen mit der Nissl'schen Methode studirte, anerkennt drei Typen der grauen Substanz: I. Den Typus des Stirnlappens mit 5 Schichten, nämlich

1. die Molekularschicht der Tangentialfasern;
2. die Schicht der kleinen polymorphen Zellen;
3. " " " " Pyramidenzellen;
4. " " " grossen " oder motorischen Zellen;
5. " " " polymorphen Zellen;

II. Den Typus des Parietal- oder Sphenoidallappens, charakterisiert durch einen in der 4. Schicht gelegenen Streifen kleiner Zellen oder Körner. III. Den Typus der Sehsphäre, erkennbar an seinem fast gänzlichen Mangel an Pyramiden, da die Mehrzahl seiner Zellen kuglig oder unregelmässig ist mit Ausnahme der Meynert'schen Solitärzellen.

Die Schichten der Sehsphäre des Affen sind folgende:

1. Schicht der Tangentialfasern;
2. " " äusseren polymorphen Zellen;
3. " " parapygnomorphen (mehr ovalen als pyramidalen) Pyramidenzellen;
4. " " Körner;
5. " " kleinen Solitärzellen;
6. Zweite Körnerschicht;
7. Zellarme Schicht;
8. Schicht der inneren polymorphen Zellen.

Auch Kölliker¹²⁾ widmet in seinem klassischen Werke der Histologie der menschlichen Sehrinde einige Bemerkungen. Nach ihm birgt der Vicq d'Azyr'sche oder Gennari'sche Streifen eine grosse Zahl horizontaler Fasern von mittlerem und kleinem Kaliber, vermengt mit einigen stärkeren. Nach innen von diesem Streifen erscheint gelegentlich ein anderer feinerer, ebenfalls aus horizontalen Fasern bestehend.

Was die Zellen anlangt, so weist er auf die grosse Zahl und die Gedrängtheit der kleinen Pyramidenzellen hin, von denen die grösseren dem Vicq d'Azyr'schen Streif entsprechen, welcher ebenfalls eine Unmenge kleinster, schon von Hammarberg angegebener Zellen (Körner) besitzt. Nicht weit von der weissen Substanz, in der Nähe der polymorphen Zellen liegen auch, wie Golgi zeigte, einige Riesen-

Pyramidenzellen, welche der Aufmerksamkeit Hammarberg's entgangen sind, die Solitärzellen Meynert's.

Aus diesem kurzen historischen Ueberblick wird ersichtlich, dass die Kenntnisse, welche wir über die Struktur der menschlichen Occipitalrinde und derjenigen der gyrencephalen Säugethiere besitzen, sehr geringe, und zum Theil widersprechende sind. Auch bezieht sich das Wenige, was wir wissen, auf die Zahl der Schichten und die grobe Morphologie des Körpers der Neurone, während die Hauptpunkte, um deren Aufklärung jede ernste anatomische Forschung bemüht sein muss, nämlich die feine Morphologie, die Lage und Verbindung der Zellfortsätze, noch von Niemand in Angriff genommen worden sind. Diese bedeutende Lücke nach Kräften auszufüllen, ist das Ziel der vorliegenden Arbeit.

ZAHL DER SCHICHTEN DER SEHRINDE.

Untersucht man einen nach der Nissl'schen Methode gefärbten Schnitt der Sehrinde eines Erwachsenen (Fig. 1), so beobachtet man eine reiche Schichtenbildung, wie sie schon Meynert nachgewiesen, der trotz der Mangelhaftigkeit der von ihm benützten Methoden die Schichten dieser Region am besten erkannt hat.

Auf den ersten Blick lassen sich folgende Schichten unterscheiden:

Fig. 1.



Schnitt durch die Sehrinde (Rand der Fissura calcarina) eines 30-jährigen Menschen.

Nissl'sche Methode.

- 1, plexiforme Schicht; 2, Schicht der kleinen Pyramiden; 3, Schicht der mittelgrossen Pyramiden; 4, Schicht der grossen Sternzellen; 5, Schicht der kleinen Sternzellen; 6, plexiforme Schicht oder die der kleinen Pyramiden mit aufsteigendem Axencylinder; 7, Schicht der Riesenpyramiden; 8, Schicht der Pyramiden mit gebogenem, aufsteigendem Axencylinder; 9, spindelförmige Zellen.

1. Molekulare oder erste plexiforme Schicht;
2. Schicht der kleinen Pyramidenzellen;
3. „ „ mittelgrossen „ „
4. zweite plexiforme, aus grossen Sternzellen bestehende Schicht;
5. Schicht kleiner Zellen oder Körner und einiger grosser Zellen;
6. „ kleiner verlängerter Zellen;
7. dritte plexiforme Schicht mit einigen Riesenpyramidenzellen, den Solitärzellen Meynert's.
8. Schicht dichtgedrängter mittelgrösser Pyramidenzellen,
9. „ mit spindelförmigen und dreieckigen, durch Markfasern getrennten Zellen.

Man könnte noch andere Schichten unterscheiden; indess scheinen uns die aufgezählten die grösste Gewähr der Individualität zu bieten und sie entsprechen auch, wie wir später zeigen werden, Gruppen von Neuronen mit hinreichend spezifischen Eigenthümlichkeiten. Es existiren auch Uebergänge, welche gelegentlich die Abgrenzung der Zonen erschweren, namentlich in bestimmten Gegenden einer jeden Windung, in welchen einige Schichten einander unterbrechen und ihren Umfang und ihr Aussehen zu ändern, um später wieder zu erscheinen. Diese Veränderungen sind besonders in der 6. und 7. Schicht häufig.

NOMENCLATUR DER SCHICHTEN.

Da die Namen der Rindenschichten zu einer Zeit geschaffen wurden, in welcher die Untersuchungsmethoden unvollständig waren, ist es natürlich, dass sie sich nur auf das grobe Aussehen der Nervensubstanz (mit Carmin, Hämatoxylin und basischen Anilinfarben gefärbte Schnitte) bezogen. Zwei Mängel konnten daher nicht vermieden werden: nämlich die Benennung von Schichten verschiedener Morphologie mit gleichen Namen und die Anwendung von Bezeichnungen, welche von der wirklichen Struktur keinen Begriff geben.

In Wirklichkeit und bis wir über die Textur des Protoplasmas hinreichenden Aufschluss besitzen, muss sich die Nomenclatur nach der feinen Morphologie der Zellen und deren Verlauf und der Verbindung

der Axencylinder richten, Verhältnisse, welche uns nur die Chromsilbermethode klarlegt. Demzufolge schlage ich die nachstehenden Bezeichnungen vor:

1. Plexiforme Schicht oder Schicht der horizontalen Zellen (Molekularschicht der Autoren);
2. Schicht der kleinen Pyramiden;
3. „ „ mittelgrossen Pyramiden;
4. „ „ grossen Sternzellen (ein Theil der Körner der Autoren);
5. „ „ kleinen „ „ (Körner der Autoren);
6. „ „ „ Zellen mit bogenförmigem Axencylinder;
7. „ „ Riesen - Pyramidenzellen (Solitärzellen Meynert's)
8. „ „ grossen Zellen mit bogenförmigem und aufsteigendem Axencylinder (tiefe Körner Meynert's);
9. „ „ dreieckigen und spindelförmigen Zellen (spindelförmige Zellen Meynert's).

Da in jeder Rindenschicht Elemente von verschiedener Morphologie sich befinden, so war für die Eintheilung und Nomenclatur der Schichten die vorwiegende Gestalt der Zellen massgebend. Das Verhalten des Axencylinders, welches wir der Classification der Neurone des Rückenmarks zu Grunde gelegt haben, liess sich wegen der Unvollständigkeit der bei der Sehrinde gewonnenen Resultate hier leider nicht in Rechnung ziehen.

Beschreibung der einzelnen Schichten.

I.

PLEXIFORME SCHICHT (MOLEKULARSCHICHT DER AUTOREN).

Die plexiforme Zone der Sehrinde ist, wie schon Meynert beobachtet hat, viel zarter als diejenigen der übrigen Hirnregionen. Diese Zartheit lässt sich durch die Verminderung der Zahl der mittelgrossen und grossen Pyramidenzellen erklären, welche (nach unsern früheren Arbeiten

über die Hirnrinde) in die Molekularschicht ein beträchtliches Bündel von Dendriten senden. Untersucht man diese Zone mittelst der Nissl'schen Methode, so präsentirt sie sich als ein blasser granulirter oder plexiformer Untergrund, aus dem sich hier und da Kerne von Neuroglia- oder Nervenzellen abheben.

Die bei Anwendung dieser Färbemethode zu Tage tretenden Neurone sind klein und spärlich und ohne bestimmte Anordnung durch die ganze Dicke der Schicht vertheilt. Das Protoplasma derselben besitzt keine oder nur wenige chromatische Granulationen, ein Umstand, der die Bestimmung der Morphologie des Zellkörpers an Nissl-Präparaten verhindert. Nur an einzelnen Zellen konstatirt man eine spindelförmige oder dreieckige Gestalt mit aus den Winkeln entspringenden Fortsätzen. Studirt man die Sehrinde nicht beim Gehirn eines Erwachsenen, sondern bei demjenigen eines 10 Tage alten Kindes, so erscheint die plexiforme Schicht noch zarter. Man bemerkt, dass, während die Nervenzellen tiefer liegen, die Kerne der Neuroglia zahlreicher sind als beim Erwachsenen. Dies kommt daher, dass viele der dislocirten Epithelialzellen, welche zur Verwandlung in Neurogliazellen bestimmt sind, noch nicht die plexiforme Schicht erreicht haben. Am äusseren Rande der letzteren, unmittelbar unter der Pia, beobachtet man einige viel- oder dreieckige Neurone, verhältnissmässig voluminös und ziemlich chromatinreiches Protoplasma enthaltend, welche man in der Rinde des Erwachsenen nicht antrifft. Diese Randzellen entsprechen gewissen Grenzzellen, welche die Golgi'sche Methode gut zur Darstellung bringt (siehe weiter unten) und welche gemäss dem Wachsthum und der successiven Einschaltung von Pyramidenzellen -Fasern und -Büscheln zwischen sie und die Pia, in der Rinde des Erwachsenen eine tiefere Lage einnahmen. Doch findet man auch in dieser ab und zu in der Nähe des äusseren Randes einige Nervenzellen.

Die eigentliche Morphologie der Zellen der plexiformen Schicht kann jedoch nur mit der Golgi'schen und Ehrlich'schen Methode aufgeklärt werden. Mittelst derselben lassen sich folgende Bestandtheile feststellen: 1. eigenthümliche Neurone mit langen Radiationen, 2. kleine oder mittelgrosse Neurone mit kurzem Nervenfortsatz, 3. die Büschel der Pyramiden, 4. die Martinottischen aufsteigenden Fasern, 5. die auf-

steigenden Fasern der weissen Substanz, 6. verschiedene Arten von Neurogliazellen.

Wir wollen hier nicht im Detail alle diese Einzelheiten der plexiformen Zone durchstudiren. Wir haben sie bereits in verschiedenen Abhandlungen¹²⁾, auf welche wir den Leser verweisen, besprochen. Hier genügt es zu bemerken, dass diese Elemente sich in der Sehrinde ebenso verhalten, wie in den andern Hirnpartien, und deshalb keiner besonderen Beschreibung bedürfen. Nur bezüglich der eigenthümlichen mit langen Radiationen versehenen Zellen wollen wir einige Angaben machen.

Wie Retzius¹⁴⁾ gefunden hat, erreichen unsere horizontalen oder Spezialzellen (die Cajal'schen Zellen von Retzius) im fötalen menschlichen Gehirn eine ausserordentliche Entwicklung. Bei Föten von 6, 7 und 8 Monaten zeigen sie sich durch die ganze Molecularschicht verbreitet in der Gestalt spindelförmiger, dreieckiger oder sternförmiger Zellen, welche mit sehr langen varicösen, horizontalen, parallelen Fortsätzen versehen sind, aus denen im rechten Winkel eine Unzahl von aufsteigenden, unter der Pia mittelst einer starken Varicosität aufgehenden Aestchen entspringt. Die oberflächlicheren (Rand-) Zellen sind kegelförmig und haften mit einer äusseren Basis an der Pia; aus der centralgerichteten Spitze entspringen sehr zahlreiche und enorm lange Fortsätze (Fig. 2, *A*, *B*). Die tiefen Zellen sind häufiger spindelförmig oder dreieckig, und die aufsteigenden Aeste entspringen sowohl von den polaren Fortsätzen wie von der äusseren Kante des Zellkörpers. Wie man in Fig. 2, *A*, *B*, *C* sehen kann, in welcher diese Zellen, so wie sie sich im Gehirn des Neugeborenen repräsentieren, abgebildet sind, ist es unmöglich, zwischen den mannigfaltigen und langen Fortsätzen einen solchen mit dem Charakter des Axencylinders oder mit Eigenthümlichkeiten von Dendriten zu unterscheiden. Retzius neigt gleichwohl zu der Annahme, dass mancher von ihnen die Bedeutung eines kurzen Axencylinders besitzt und Veratti¹⁵⁾, der kürzlich diese Zellen bei der Kaninchenrinde studirt hat, versichert, dass trotzdem die Mehrheit der Zellfortsätze das Aussehen von Axencylindern hat (Pseudoaxencylinder, wie er sie nennt), nur ein einziger sich verhält und vertheilt wie ein wirklicher Nervenfortsatz. Unsere in letzter Zeit im Gehirn eines Neugeborenen und eines 15—30 Tage alten Kindes gemachten Beobachtungen

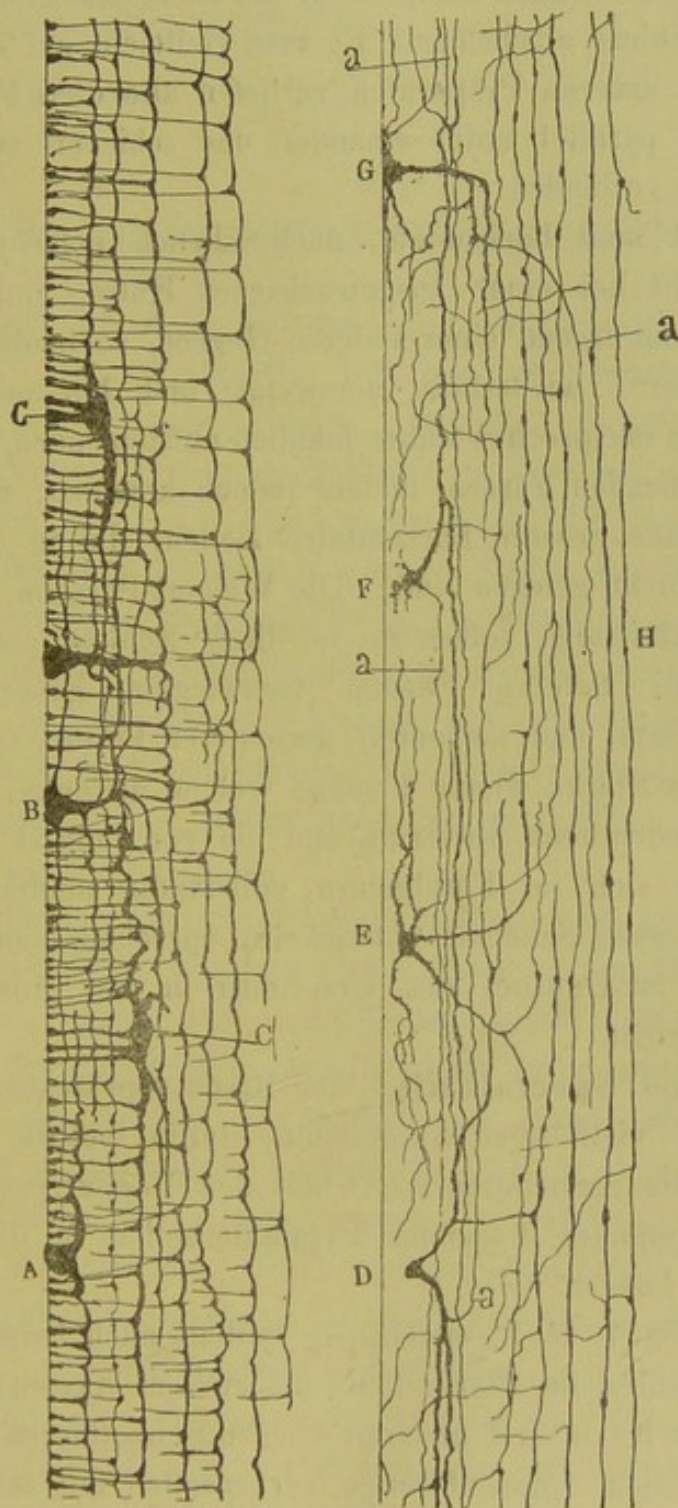
gestatten uns diese Frage, wenn auch nicht endgültig zu lösen, so doch aufklären zu helfen. Retzius erklärt, dass es ihm unmöglich gewesen sei, diese Zellen bei Neugeborenen zu färben und er daher ihre definitive Gestalt nicht kennt, obgleich er es für unwahrscheinlich hält, dass sie in ihrer späteren Entwicklung erheblichere Umwandlungen erfahren. Wir sind darin glücklicher gewesen, denn wir vermochten bei 15—23 tägigen Gehirnen einige Specialzellen zu färben. Die hierbei gemachten Beobachtungen bestätigen vollauf zwei kürzlich von mir aufgestellte Behauptungen, nämlich 1. dass die grosse Mehrzahl der von Retzius beschriebenen aufsteigenden Collateralen embryonale und der Atrophie und dem Schwund anheimfallende Gebilde sind, 2. dass die sehr langen, polaren, horizontalen Fortsätze sich auf eine unbeschränkte Dauer erhalten und in der ganzen Ausdehnung der Molekularschicht ein System horizontaler Fasern bilden, welche mit spärlichen, feinen, in den verschiedenen Etagen der Molekularschicht sich verbreitenden Aestchen versehen sind.

Die fortschreitende Atrophie der vertikalen Zweige beobachtet man sehr schön in den ersten Tagen nach der Geburt; sie beginnt mit dem Verschwinden der Endvarikositäten und der Verschmälerung des Schaftes, welcher sie trägt, und der sich verkürzt und etwa in der Zeit vom 20. bis 23. Tage schwindet.

Ueber den Axencylinder, wenn er überhaupt existirt, können wir keine bestimmten Angaben machen. Bei den Zellen, welche wir in 8, 14 und 20 Tage alten Gehirnen färbten, haben sämtliche Fortsätze das gleiche Aussehen; nur an 2 am Rande befindlichen Zellen (Fig. 2, *F*, *D*, *a*) vermochten wir zu einer Zeit, in welcher fast alle verticalen Fortsätze verschwunden sind, einen von den anderen durch seine Feinheit und Zartheit ausgezeichneten zu unterscheiden, der vielleicht die Bedeutung eines Axencylinders hat. Die langen tangentialen Fasern zeigen im Anfang ihres Verlaufs eine höckerige Contour und zahlreiche Stachel, was vielleicht für ihre dendritische Natur spräche.

Schliesslich, im Gehirn von 25 Tagen und später, lassen sich die Specialzellen nicht mehr färben. Daher zeigen sich in den gelungensten Präparaten nur die stärksten und längsten horizontalen Fortsätze gefärbt, von denen einige eine Länge von 2 bis 3 Zehntel mm erreichen

Fig. 2.



Zellen der ersten oder plexiformen Schicht.

A, B, C, horizontale Zellen der Sehrinde eines neugeborenen Kindes oder eines Fötus unmittelbar vor der Geburt; *D, E, F, G*, Zellen der Sehrinde eines 20 Tage alten Kindes; *H*, Horizontal- oder Tangentialfasern von Horizontalzellen, die in grossen Abständen innerhalb der ersten Zone liegen; *a*, feine Fortsätze mit dem Aussehen eines Axencylinders.

und vielleicht noch länger sind, da sie am Ende fast stets durchschnitten und ohne Abschluss erscheinen. Es mag vielleicht auf einem Zufall beruhen, aber in unseren Präparaten verliefen alle diese Fasern von ihrer Krümmung an parallel unter einander und schienen zwei benachbarte Windungen zu verbinden.

Untersucht man horizontale, nach Ehrlich gefärbte Schnitte der Molekularschicht bei einer ausgewachsenen Katze, und zwar aus der Sehrinde oder aus irgend einer anderen Gegend, so beobachtet man sehr lange Markfasern, wiederholt verzweigt und horizontal verlaufend. Einige derselben entsprechen wahrscheinlich aufsteigenden, aus der weissen Substanz stammenden Fasern, andere jedoch kommen, wie ich nachgewiesen habe, aus grossen horizontalen Zellen, die in der plexiformen oder ersten Schicht gelegen sind. Die Weigert-Pal'sche Methode unterstützt diese Auffassung, sofern sie in dieser Schicht neben zahlreichen feinen, in den tieferen Ebenen verzweigten Fasern, eine Lage kräftiger, horizontal und tangential gerichteter Fasern zu Tage fördert. Die bedeutende Stärke dieser Fasern, welche diejenige der Martinotti'schen aufsteigenden noch übertrifft, und die von Botazzi entdeckte Thatsache, dass sie sich im Fötalgehirn vollständig unabhängig von den Fasern der weissen Substanz entwickeln, sprechen ebenfalls für diese Ansicht, d. h. zu Gunsten des Ursprungs in den grossen Zellen der plexiformen Schicht.

Kurzum: die Specialzellen der Rinde repräsentiren Zellen von ausserordentlich vielfältiger Association, durch welche in der ersten Schicht vertheilte Associationsfasern mit den Verzweigungen der in benachbarten Windungen liegenden Pyramidenzellen in dynamische Verbindung treten können.

Wie aus Fig. 7, *G*, *F*, ersichtlich, enthält auch beim Menschen die erste Schicht zahlreiche Sternzellen mit kurzem Axencylinder, wie die von mir bei der Katze und anderen kleinen Säugethieren beschriebenen. Es fehlen auch nicht spinnenförmige Nervenzellen mit sehr dichter Verzweigung; von diesen werden wir später zu sprechen haben (Fig. 7, *E*).

Endlich fanden wir beim Neugeborenen von 10 bis 15 Tagen auch einige birnenförmige Zellen, ähnlich den Neuroblasten, die einen horizontal, die anderen vertical gestellt und mit dem Zellkörper dicht an

der Pia liegend. Die Bedeutung derselben ist uns unbekannt; sie fehlten in vielen Präparaten (Fig. 5, *H*, *J*).

II.

SCHICHT DER KLEINEN PYRAMIDENZELLEN.

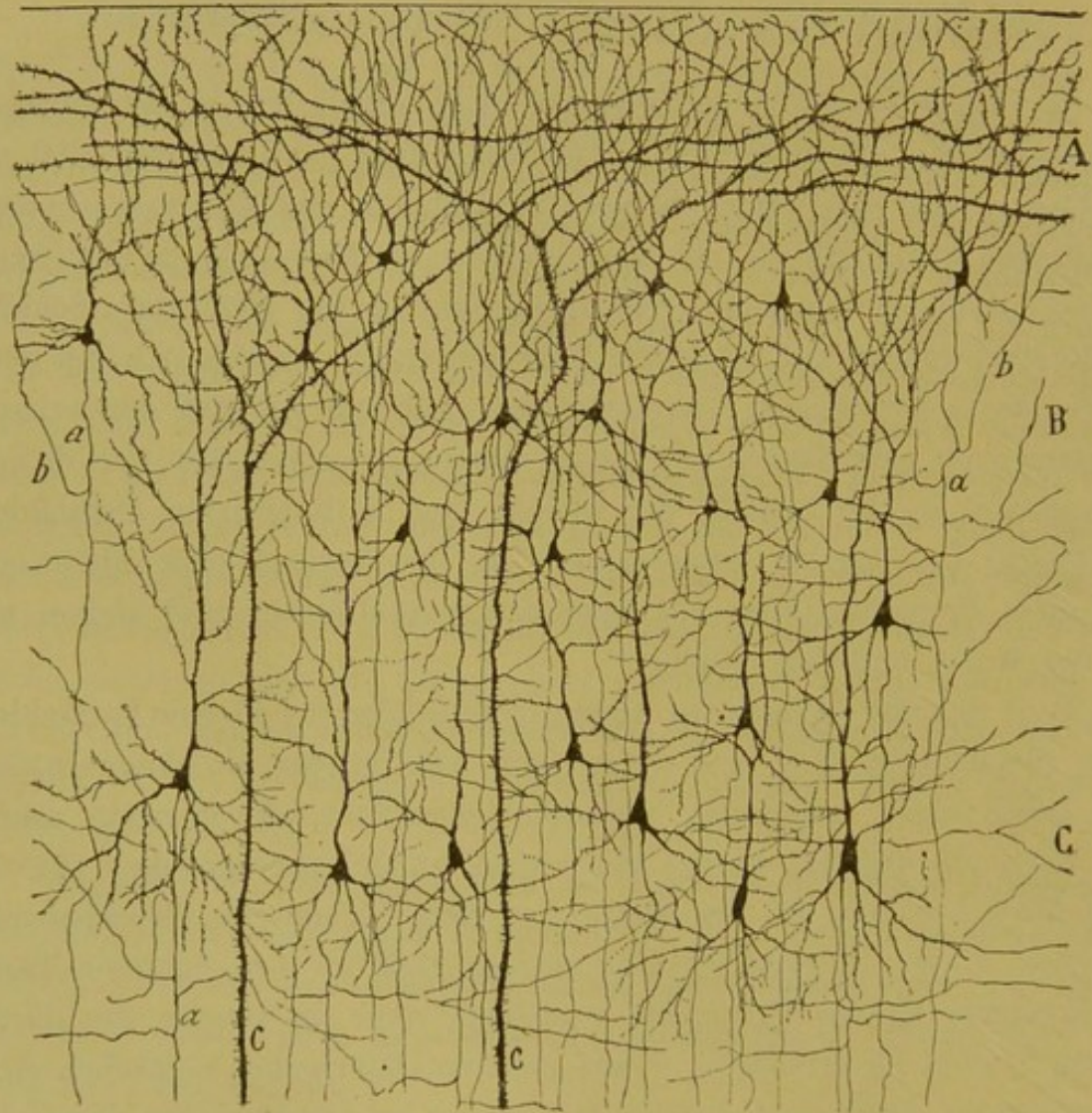
Sie verhalten sich in der Sehrinde nicht anders wie in den übrigen Rindengebieten. Sternförmig oder dreieckig und ohne radiären Stiel an der Grenze der plexiformen Schicht, verlängern sie sich und nehmen sie allmählich Pyramiden- oder Kegelform an im Masse, als sie in tieferen Ebenen zu liegen kommen. Alle senden sie in die plexiforme Schicht ein Büschel ramificirter, stachelförmiger Dendriten, welche sich mit dem Nervenplexus derselben in Contact setzen; während sie nach der weissen Substanz einen sehr dünnen und langen Axencylinder schicken, aus dessen Anfangstheil in der Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden verzweigte Collateralen entspringen. In der menschlichen Hirnrinde sind diese Pyramidenzellen anscheinend viel zahlreicher und kleiner als bei der Katze und dem Hunde.

Nach Schaffer nehmen die Anfangscollateralen der kleinen Pyramiden einen rückläufigen Weg und verzweigen sich in der Molekularschicht. Wir haben diese Anordnung ebenfalls beobachtet, die übrigens schon von Martinotti erwähnt wurde; gleichwohl ist zu bemerken, dass sowohl beim Menschen wie bei der Katze und dem Hunde die überwiegende Mehrzahl dieser rückläufigen Collateralen sich in dem äusseren Theil der Zone der kleinen Pyramiden verzweigt, ohne die Grenze der plexiformen Schicht zu erreichen. Nach meinem Dafürhalten vertheilen sich die genannten Anfangscollateralen fast immer in den Regionen der Zellart, aus welcher sie hervorgehen, und erfüllen den Zweck, unter denselben einen Theil des empfangenen Stromes zu verbreiten, eine Entladung, durch welche die Energie des Stromes erhöht und die Zahl der an der Leitung beteiligten Elemente vermehrt wird. Ueber diesen Punkt wollen wir uns später ausführlicher äussern.

Untersucht man diese Zone nach Nissl, so fällt die dichte Gedrängtheit ihrer Zellen, besonders an der Grenze der Molekularschicht, ins

Auge, woselbst man nicht selten eine wohlabgegrenzte Reihe kleiner, länglicher Zellen antrifft. Eine genaue Prüfung mit der apochromatischen Linse 1,30 lehrt, dass an dieser Grenzzone nicht alle Zellen Pyramiden

Fig. 3.



Kleine und mittelgrosse Pyramidenzellen der Sehrinde eines 20 tägigen Neugeborenen
(Fissura calcarina).

A, plexiforme Schicht; B, Schicht der kleinen Pyramiden; C, Schicht der mittelgrossen Pyramiden;
a, absteigender Axencylinder; b, rückläufige Collateralen; c, Stiele von Riesenpyramiden.

sind; einige haben Spindel-, Ei- oder Sternform, was die Bezeichnung: Schicht der oberflächlichen polymorphen Zellen, welche Schaffer¹⁶⁾ und Schlapp dieser Uebergangszone gegeben haben, rechtfertigt. Da jedoch

die Pyramidenzellen — oder wenigstens die Zellen, deren Axencylinder sich wie derjenige der genannten Zellen verhält — überwiegen, und da sich die Zellen mit kurzem Axencylinder nicht ausschliesslich hier, sondern, wenn auch weniger zahlreich in den darunterliegenden Schichten befinden, so scheint uns kein genügender Grund vorhanden, die zweite Schicht in zwei Unterabtheilungen mit besonderen Namen zu zerlegen.

Zwischen den kleinen Pyramiden und den kleinen ei-, spindel- oder sternförmigen Zellen fördert die Nissl'sche Methode noch einige grössere eiförmige, halbmondförmige oder polygonale Zellen zu Tage, deren Ecken sich zu starken divergirenden Fortsätzen verlängern (Fig. 6, *D*, *C*). Diese Zellen, spärlich und ohne bestimmte Anordnung über die ganze Schicht der kleinen Pyramiden versprengt, entsprechen wahrscheinlich mehr oder weniger vertikalen Riesenzellen mit kurzem Axencylinder (s. später).

III.

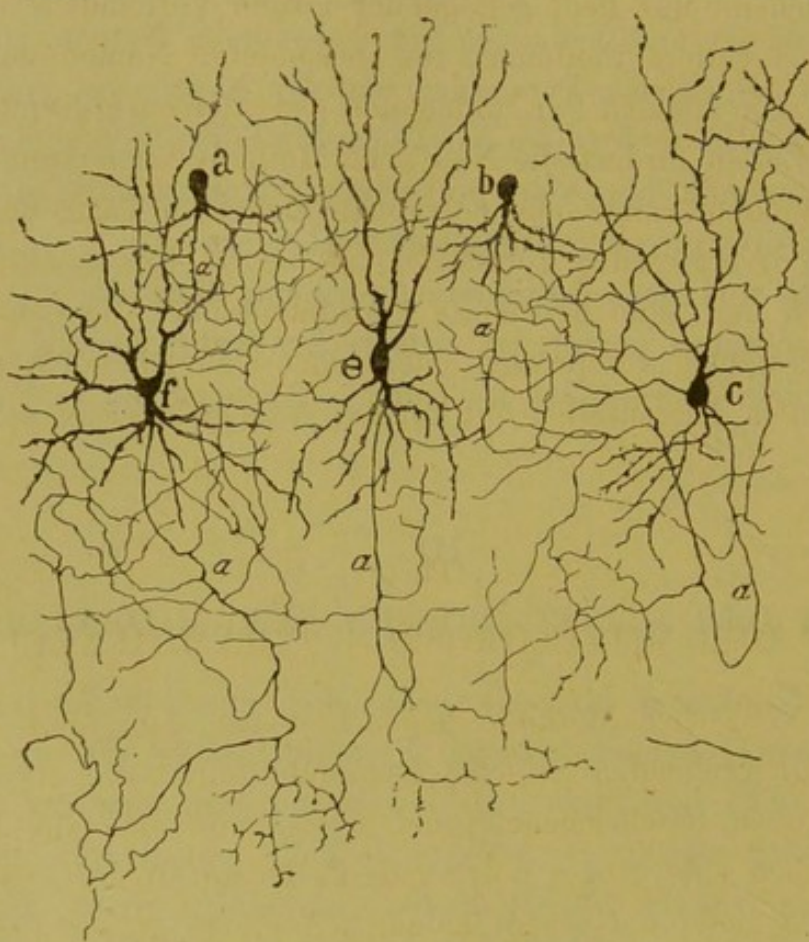
SCHICHT DER MITTELGROSSEN PYRAMIDENZELLEN.

Mit der Nissl'schen Methode beobachtet man hier ähnliche Zellen wie in der vorhergehenden Schicht: Pyramidenzellen, die etwas grösser sind als die oben beschriebenen, und weiter von einander abgehend; hier und da auch eine grosse polygonale Zelle mit divergirenden Fortsätzen. In den tieferen Ebenen finden sich einige grosse, fast Riesepyramiden und scheinen überdies einzelne kleinere Zellen, ähnlich denen der fünften Schicht oder der Schicht der kleinen Sternzellen vorhanden zu sein.

Nach der Golgischen Methode gefärbt, zeigen die mittelgrossen Pyramidenzellen die bekannte Gestalt, Lage und Verbindung (Fig. 3, *C*). Der radiäre Stiel, sehr lang und mit feinen Härchen besetzt, erstreckt sich bis in die Molekularschicht, woselbst er sein Endbüschel verbreitet, während der Axencylinder bis in die weisse Substanz reicht, in seinem Anfangstheil Collateralen in die dritte Schicht und den oberen Theil der vierten aussendend. Die fünfte, sechste, sowie die übrigen Schichten durchquerend, steigen diese Axencylinder bündelweise hinab, ohne irgendwelche Collaterale abzugeben, ein interessanter Umstand, der die relative

Unabhängigkeit veranschaulicht, in welcher sich die oberen Pyramidenzellen gegenüber den Sternzellen der fünften und sechsten Schicht und den unteren oder Riesenpyramidenzellen befinden.

Fig. 4.



Zellen mit kurzem Axencylinder aus der Schicht der kleinen Pyramiden der Sehrinde einer 28 Tage alten Katze.

a und *b*, birnenförmige Zellen mit kurzem absteigenden Axencylinder; *c*, Zelle mit gebogenem Axencylinder; *e*, *f*, Zellen mit absteigendem, in der Schicht der mittelgrossen Pyramiden verzweigten Axencylinder.

Zellen mit kurzem Axencylinder in der Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. — Wir sahen bereits, dass die Nissl'sche Methode in den erwähnten Schichten ausser den Pyramidenzellen noch andere zu Tage fördert, von denen einige spindel- oder sternförmig sind, die anderen gross, polygonal und mit starken Radiationen versehen. Die Golgi'sche Methode zeigt vor Allem die Zellen mittleren und kleinen

Volumens, bei denen man 3 Typen unterscheiden kann: 1. spindel- oder sternförmige Zellen, deren Axencylinder eine weite Verzweigung erzeugt; 2. sehr kleine Zellen mit kurzem Axencylinder, der alsbald mittelst einer sehr zusammen gedrängten Verzweigung endet; 3. spindelförmige, mit zweifachen Büscheln versehene Zellen, deren Axenfortsatz-Verzweigung sich in verticale Bündel auflöst.

1. Typus. Diesen Zellen begegnet man in der ganzen Sehrinde; ihren Hauptsitz aber haben sie in der Schicht der kleinen Pyramiden; einige liegen an der Grenze der ersten Schicht, bei welcher Gelegenheit sie obwohl nur mit Beziehung auf die Rinde im Allgemeinen, schon von Schaffer und mir erwähnt wurden.

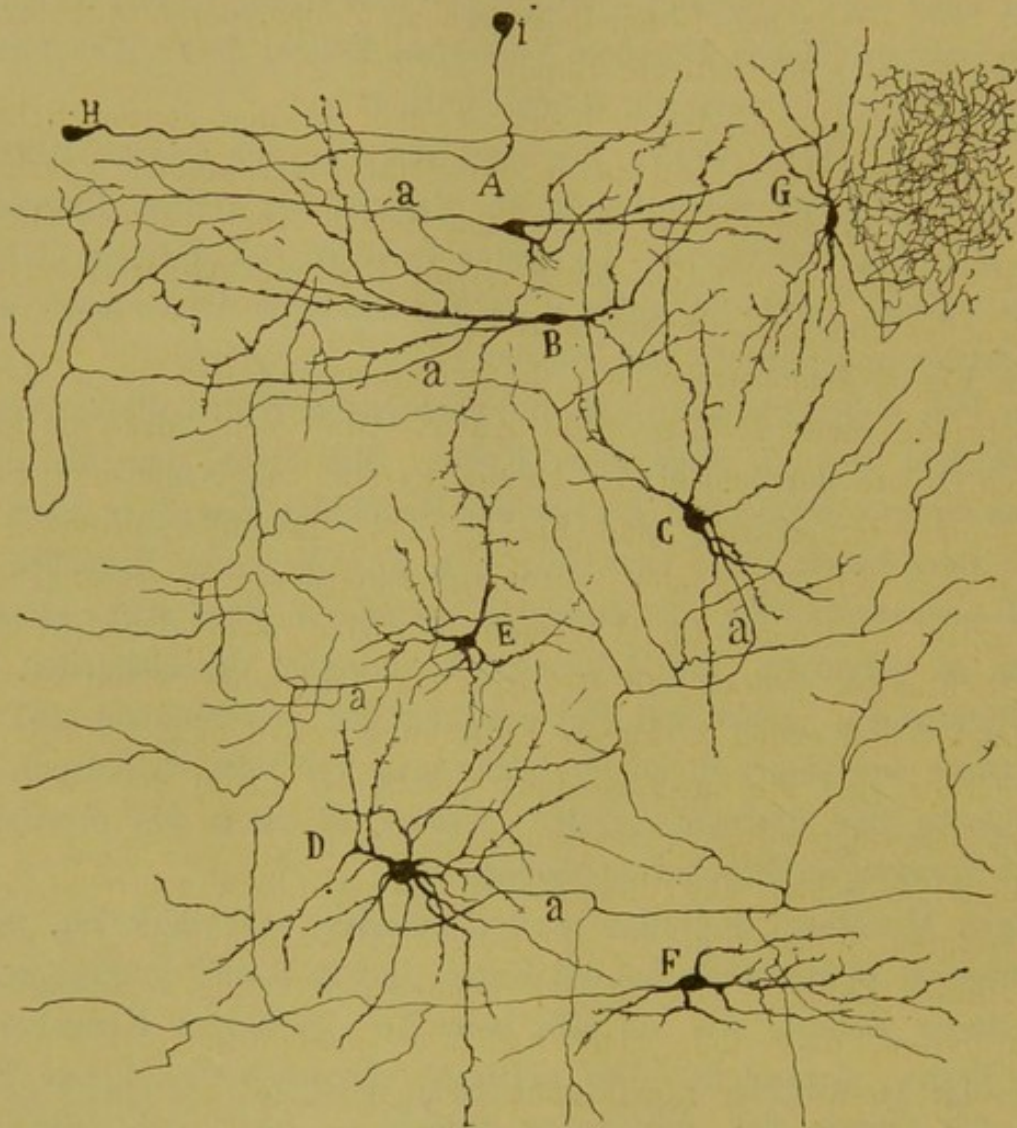
In Fig. 4 demonstrieren wir die wichtigsten Zellen dieser Art aus der Sehrinde einer 25 Tage alten Katze. Man sieht, dass die an der äusseren Grenze der Schicht der kleinen Pyramiden gelegenen klein und spindel- oder birnenförmig sind (Fig. 4, a, b); die tiefer liegenden sind spindel- oder sternförmig oder dreieckig und pflegen einen etwas grösseren Umfang zu erreichen. Im Allgemeinen verlaufen die Dendriten nach allen Richtungen, jedoch mit Bevorzugung der radiären und sind zart, und varicos und enden in kurzer Entfernung von dem Zellkörper. Am zahlreichsten sind die aufsteigenden, welche oft ein in der plexiformen Schicht verzweigtes Büschel aussenden.

Beim Menschen sind diese Zellen ebenfalls sehr zahlreich, jedoch schwierigeren zu färben als bei der Katze. In Fig. 5 sind die Hauptexemplare dieser Zellart, wie sie sich beim 15—30 tägigen Neugeborenen färben liessen, dargestellt. Der verticale, spindelförmige, kleine Typus — an der Grenze der plexiformen Schicht — fehlt nicht (Fig. 5 G), doch wiegen gewisse eiförmige oder dreieckige, horizontale Zellen vor (Fig. 5, A, B); diese sind mit langen polaren Dendriten versehen, aus welchen auf- und absteigende Aeste hervorgehen. In den tieferen Ebenen der Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden sind die Zellen mit kurzem Axencylinder etwas stärker, weniger zahlreich und vorwiegend sternförmig.

Alle diese Zellen mit kurzem Axencylinder sind von kleinem oder mittlerem Volumen; doch findet man in der zweiten und dritten Schicht, wenn auch vereinzelt, einige grosse sternförmige Zellen, welche mit zahlreichen

starken Dendriten ausgestattet sind; letztere sind theils ab- theils aufsteigende
Diese Zellen, mindestens 2 mal grösser als eine kleine Pyramide der

Fig. 5.



Zellen mit kurzem, mehr weniger horizontalem Axencylinder der Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden aus der menschlichen Sehrinde. 20 tagiges Kind.

A, B, Zellen mit horizontalem Axencylinder der zweiten Schicht; *C, E*, Zellen mit in der zweiten und dritten Schicht verzweigtem Axencylinder; *D, F*, Zellen mit horizontalem Axencylinder der Schicht der mittelgrossen Pyramiden; *G*, kleine Zelle mit sehr kurzem Axencylinder, der sich unter den kleinen, der ersten Schicht benachbarten Pyramiden verzweigt. *I*, birnenformige Zelle der ersten Schicht.

menschlichen Rinde, entsprechen wahrscheinlich den grossen sternformigen Zellen, die wir in den erwahnten Schichten mittelst der Nissl'schen

Methode demonstirt haben. Ein gleicher Typus findet sich auch in der acustischen und motorischen Rinde.

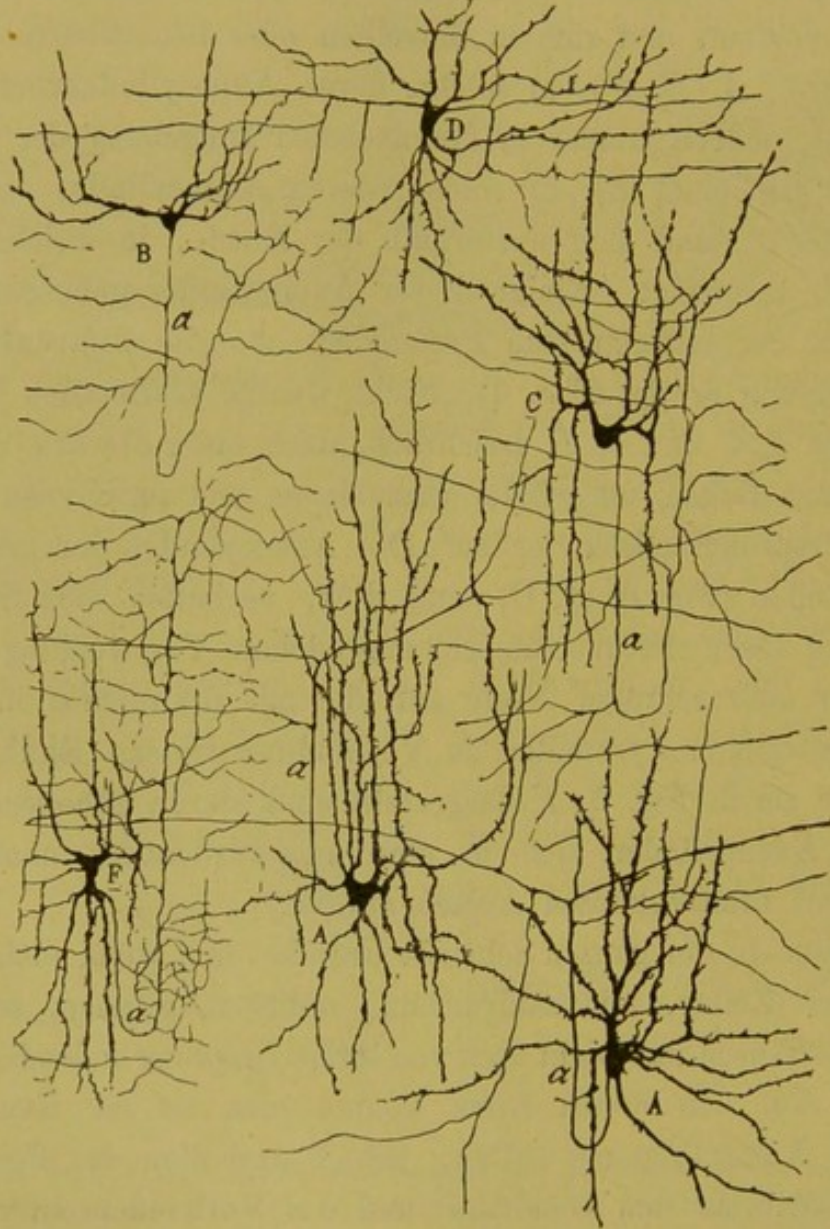
Mit Beziehung auf die Richtung des Axencylinders lassen sich alle diese Zellen in drei Arten unterscheiden: a) Zellen, deren Axencylinder horizontal vorläuft und sich in derselben oder benachbarten Ebene verzweigt (Fig. 5, *A*, *B*, *F*); b) solche, deren Axencylinderverzweigung indifferent ist, jedoch immer in der nächsten Umgebung der Zelle selbst stattfindet (Fig. 5, *C*, *E*); c) solche, deren Axencylinder ein auf- oder absteigender ist und sich ausserhalb der Ebene, in welcher die Zelle selbst liegt, verzweigt. Einige dieser Axencylinder gelangen bis tief in die Schicht der mittelgrossen Pyramiden, wo die Bifurkation und die Endverzweigung erfolgt (Fig. 4). Nicht wenige schliesslich beschreiben, wie aus Fig. 5, *C* und 6, *B* ersichtlich, nach einer abwärts verlaufenden Strecke, einen Bogen, um wieder umzubiegen und im Niveau oder oberhalb der Ursprungszelle zu enden. Die Axencylinder der grossen sternförmigen Zellen (Fig. 6, *A*, *C*) sind dick, verlaufen eine Strecke lang vertikal und lösen sich in eine sehr ausgedehnte Verzweigung sehr langer horizontaler oder schräger Aeste auf, die mit zahlreichen in der Nachbarschaft gelegenen Pyramiden in Verbindung treten. Endlich giebt es Zellen, wie sie in Fig. 6, *F* dargestellt sind, deren gebogener und aufsteigender Axencylinder sich in eine ausserordentlich complexe Verzweigung mit relativ kurzen Aesten auflöst.

2. Typus. In der ganzen Sehrinde befinden sich, wenn auch in geringer Zahl, kleine Zellen, mit zahlreichen, radiären, dünnen, zusammengedrängten, varikösen und nicht weit von ihrem Ursprung endenden Dendriten versehen. Auf den ersten Blick könnte man sie für Neurogliazellen mit kurzen Ausstrahlungen halten; jedoch enthüllen das Fehlen ramificirter Fortsätze an den Dendriten und das Vorhandensein eines Axencylinders sofort die Natur einer Nervenzelle.

Dieser Axencylinder ist sehr zart und löst sich in kurzer Entfernung von seinem Ursprung in eine sehr dichte Verzweigung auf, deren subtile und variköse Aestchen zu ihrer genauen Erkennung ein apochromatisches Objektiv beanspruchen (Fig. 7, *E*). Gelegentlich imprägniren sich diese dichten Verzweigungen isolirt, d. h. ohne die Ursprungszelle, was ihre Untersuchung besonders erleichtert.

Gewisse sehr dichte Ramificationen, welche inselförmig an der Grenze der plexiformen Schicht in der Schicht der kleinen Pyramiden gelagert

Fig. 6.



Grosse Zellen mit kurzem, aufsteigendem Axencylinder aus der Schrinde eines 15tägigen Kindes (zweite und dritte Zone).

A, grosse Zellen der dritten Schicht, deren Axencylinder sehr lange, horizontale oder schräge Aeste erzeugt; *C*, grosse Zelle mit gebogenem Axencylinder; *D*, grosse Zelle an der Grenze der ersten Zone; *B*, kleine Zelle mit bogenförmigem Axencylinder aus der Schicht der kleinen Pyramiden; *F*, mittelgrosse Zelle mit feinem aufsteigendem und sehr ramificirtem Axencylinder.

sind, gehören vielleicht ebenfalls zu den eben erwähnten Verzweigungen. Diese Ramificationen, welche wir in Fig. 7, *A*, *B*, *C* zur Anschauung

bringen, lassen zahlreiche Löcher übrig, welche einer Plejade von kleinen Pyramiden entsprechen. Die Ausdehnung der Verzweigung wird von oben nach unten geringer und man bemerkt, wenn man die Präparate mit guten Objectiven (1,30 Zeiss) untersucht, dass die ganze Verzweigung aus zwei oder drei feinen Aesten (feiner als jene selbst) hervorgeht, die ihrerseits aus einem vertikalen Schaft entspringen, der sich jenseits der Grenze der kleinen Pyramiden nicht weiter verfolgen lässt. Wenn wir auch die Ursprungszelle nicht zu imprägniren vermochten, so müssen wir dennoch nach Massgabe der Form, Feinheit und Gedrängtheit dieser Verzweigung die letztere für die Nervenfortsatz-Endverzweigung kleiner spindelförmiger Zellen mit kurzem Axencylinder, welche das Chromsilber nicht festgehalten haben, betrachten. Schliesslich haben wir solche dicht gedrängten Verzweigungen auch in der plexiformen Schicht gefunden, doch trat hier öfter die Ursprungszelle zu Tage (Fig. 7, *E*).

Ausserdem beobachteten wir die erwähnten kleinen Zellen mit kurzem Axencylinder auch in der Rinde der Katze und des Hundes, wo sie etwas voluminöser sind und einen weniger zarten Axencylinder besitzen. In Fig. 15, *E* reproduciren wir eine solche aus dem unteren Theil der Schicht der kleinen Pyramiden. In Fig. 13, *E* zwei weitere, welche in der Schicht der Sternzellen in dem Gehirn eines neugeborenen Kindes lagen.

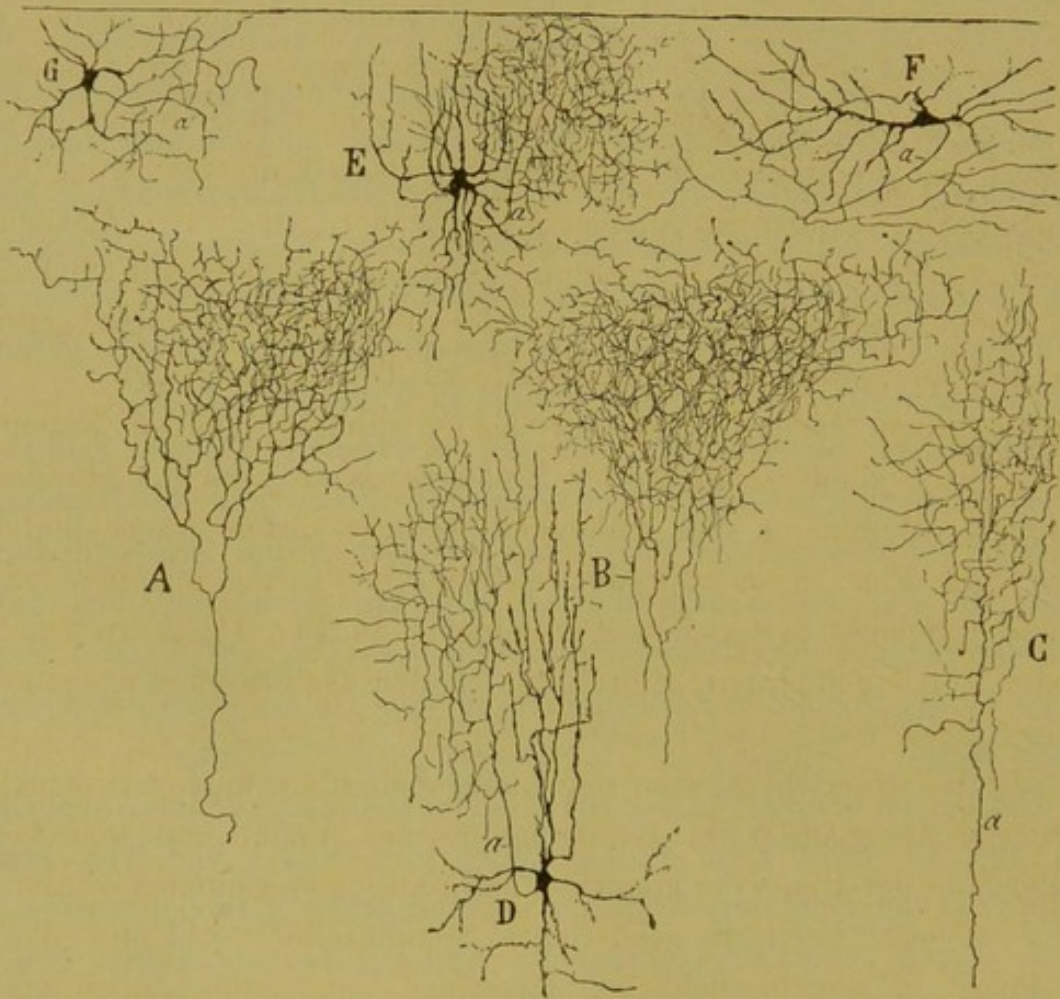
Hierbei sei erwähnt, dass sehr kleine Zellen mit kurzem Axencylinder auch von Cl. Sala¹⁷⁾ im Basalganglion der Vögel und von meinem Bruder¹⁸⁾ in der Rinde der Reptilien und Batrachier gefunden worden sind.

3. Typus: zweifach gebüschelte Spindelzelle. — Unter den von mir jüngst in der menschlichen Hirnrinde entdeckten Zellen giebt es auch kleine Spindelzellen, deren äusserer und innerer Pol sich in ein Bündel sehr feiner, variköser, fast paralleler Dendriten auflöst, die sich besonders die absteigenden, auf grosse Entfernungen ausdehnen. Die erste und zweite Dichotomie dieser Dendriten sind so deutlich, dass sie das Chromsilber schön dunkel färbt; doch muss man, um sie von den Nervenfasern unterscheiden zu können, das apochromatische Objectiv 1,30 Zeiss benützen, zumal da sie auffallender Weise bei diesen Zellen denselben Verlauf und oft auch dieselbe Lage haben wie die Verzweigungen der Axencylinder. Es giebt jedoch einige Zellen, deren Dendriten grösser

und den aus Zellen mit kurzem Axencylinder entsprungenen zu vergleichen sind.

Obwohl der vorwiegende Typus der bipolare und mit doppeltem protoplasmatischem Verzweigungsbüschel versehene ist, begegnet man noch

Fig. 7.



Feinere Nervenverzweigungen der ersten und zweiten Schicht der Sehrinde eines 15 tågigen Neugeborenen.

A und B, sehr dichte Nervenplexus der Schicht der kleinen Pyramiden; C, eine weniger dichte Verzweigung; D, kleine Zelle, deren aufsteigender Axencylinder sich in eine ähnliche Verzweigung auflöst; E, arachnoide Sternzelle, deren Axencylinder in der ersten Schicht einen dichten Plexus erzeugt; F, G, kleine Zellen mit kurzem, sehr wenig verzweigtem Axencylinder.

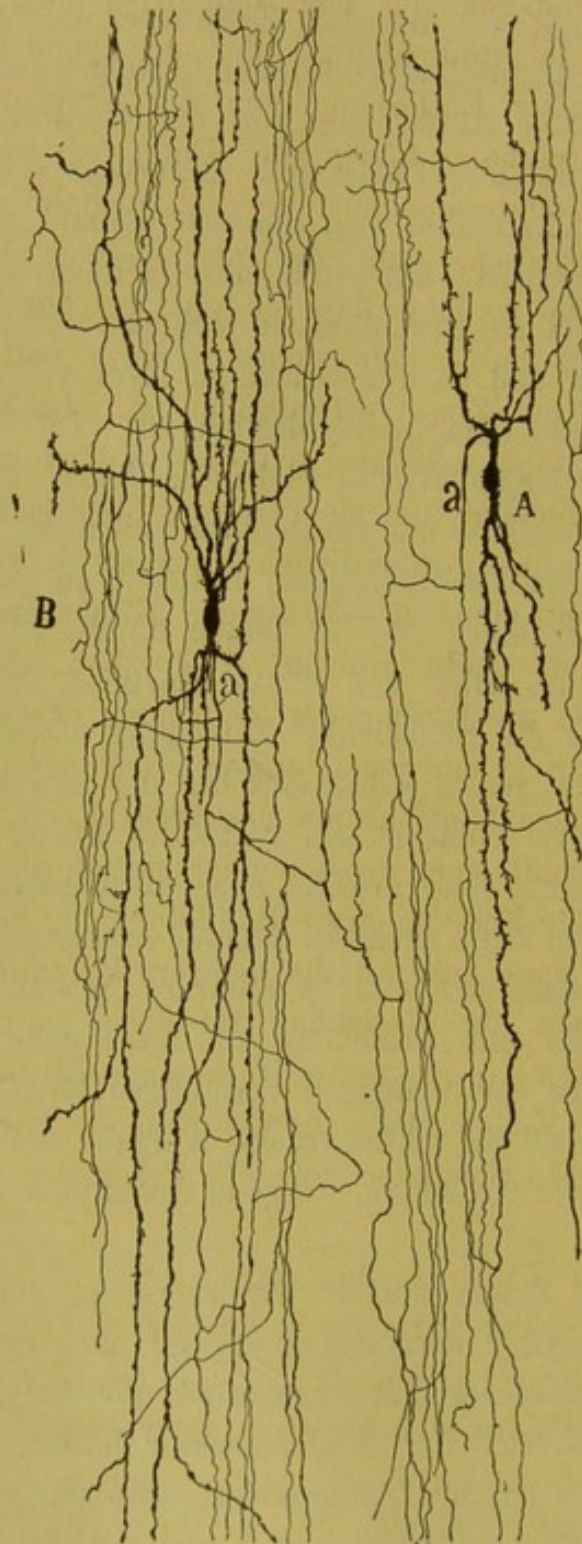
anderen Formen: der dreieckigen und sternförmigen, mit nicht langen, absteigenden oder aufsteigenden, z. Th. horizontalen, gewöhnlich alsbald bifurcirten Dendriten — und der birnförmigen, mit einem einzigen Büschel aufsteigender Dendriten versehenen (Fig. 11, E).

Das Interessanteste an dieser Zellform ist jedoch die Art der Axencylinderverzweigung. Wie aus Fig. 8 ersichtlich, ist dieser Axencylinder sehr zart und geht aus dem Zellkörper oder einem Dendriten hervor; er verläuft longitudinal auf- oder absteigend und löst sich, im Allgemeinen in grosser Entfernung von der Ursprungszelle, in einen Pinsel feinsten longitudinaler Fäden auf. Unterwegs sendet er im rechten Winkel zahlreiche Collateralen aus, die sich alsbald zu parallelen und wellenförmigen, varicösen, auf- und absteigenden Fadenbündeln anordnen; dieselben sind so lang, dass sie sich fast durch die ganze Dicke der Rinde erstrecken und so dünn, dass zu ihrer vollständigen Analyse ein Objectiv von 1,30 (Zeiss) erforderlich ist. Im Gehirn eines neugeborenen oder 1—2tägigen Kindes sind diese Verzweigungen noch etwas stark und noch ausgedehnt; um sie in ihrer vollen Entwicklung zu sehen und sich von ihrer ausserordentlichen Feinheit zu vergewissern, muss man sie an der Rinde eines 20—30tägigen Kindes studiren. Die Fig. 8 giebt kein zutreffendes Bild von dieser Zartheit, da das photozinkographische Verfahren die Striche der Zeichnung erheblich verdickt hat.

Untersucht man genau jedes einzelne der erwähnten Bündel, so bemerkt man in seinem Geflecht ein vertikales Loch, das seinem Aussehen nach, dem Schaft einer grossen oder mittelgrossen Pyramide entspricht. Und, da jede Zelle mehrere Bündel erzeugt oder erzeugen kann, so darf man sagen, dass sich mit ihr mehrere Pyramiden in Verbindung setzen können. Eben mit Beziehung auf diese ganz besonderen Verbindungen behaupteten wir in unserer vorläufigen Mittheilung¹⁹⁾ über die Sehrinde, dass diese Zellen vielleicht die Aufgabe haben, im vertikalen Sinne in verschiedenen Schichten gelegene Pyramiden in Zusammenhang zu bringen.

Die erwähnten Zellen fanden wir zuerst in der Hörrinde eines 26tägigen Kindes; später vermochten wir sie auch in der motorischen und Sehrinde nachzuweisen und heute sind wir der Ansicht, dass sie einen wesentlichen Faktor der Rindenstructur bilden. Sie existiren in allen Schichten, doch ist ihr Lieblingssitz, wenn wir nach den bis jetzt gewonnenen Präparaten urtheilen dürfen, die Schicht der kleineren und mittelgrossen Pyramiden. In einigen Präparaten der motorischen und acustischen Rinde sind sie so zahlreich, dass die Nervenverzweigungen oder

Fig. 8.



Kleine in verschiedenen Schichten liegende Zellen. Hörrinde eines 26 tägigen Neugeborenen.

A, Zelle mit absteigendem, ziemlich stark verzweigtem Axencylinder; B, Zelle mit einem in zahlreiche, sehr lange, auf- und absteigende Bündel zerfaserten Axencylinder, a, Axencylinder.

-Pinsel der einen Zelle an die einer anderen angrenzen und so eine Serie von sehr langen, verticalen, wegen der beispiellosen Zartheit der sie bildenden Fasern gelblich aussehenden Fransen darstellen.

Kürzlich habe ich diese Zellen auch in der Sehrinde der Katze angetroffen; hier jedoch sind ihre Nervenästchen spärlicher und erreichen nicht jene extreme Zartheit und Länge wie beim Menschen (Fig. 15, *d*).

IV.

SCHICHT DER GROSSEN STERNZELLEN.

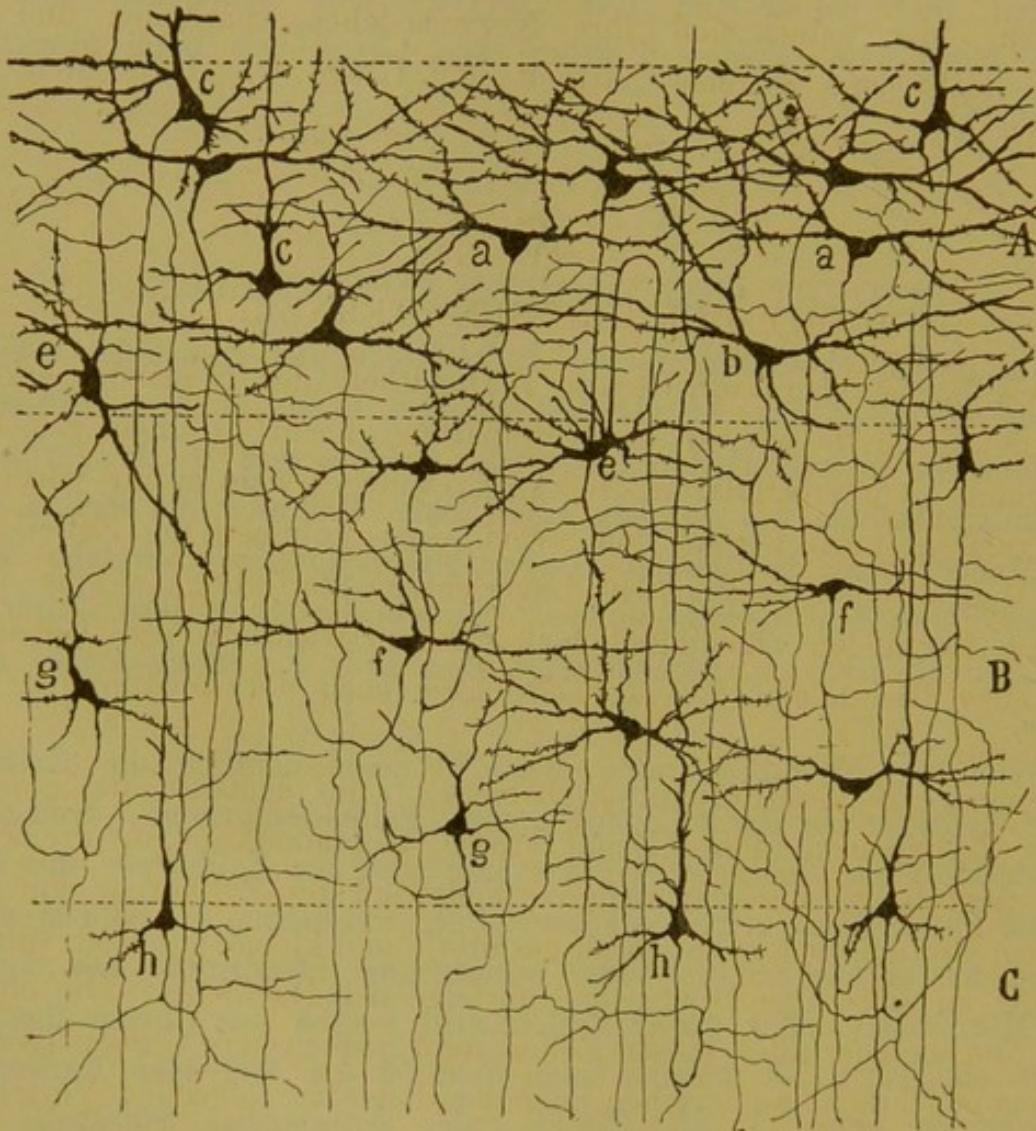
Als höchst charakteristischen Bestandtheil der Sehrinde erkennt man sie an Nissl- wie an Golgi-Präparaten leicht an dem grösseren Reichthum an intercellulärem Netzwerk, welches sich in ihr vorfindet, (Molekularsubstanz) wie an dem erheblichen Volumen der Zellen und dem Mangel einer bestimmten Lagerichtung derselben, welche statt der den Pyramiden eigenthümlichen radiären Richtung ihre Dendriten nach allen Richtungen, vorzugsweise aber nach der horizontalen aussenden.

Schon an Nissl-Präparaten bemerkt man deutlich die Existenz zweier Zelltypen in dieser Zone: grosse, halbmondförmige, dreieckige oder sternförmige, unregelmässig vertheilt und ihr Zellkörper mit reticulirtem Protoplasma reichlich ausgestattet; und kleine, ei- oder spindelförmige, mit vorwiegend auf- oder absteigenden Dendriten. Die eigentliche Morphologie aller dieser Zellen wird jedoch aus Chromsilberpräparaten ersichtlich, an welchen man deutlich die folgenden Varietäten unterscheiden kann; 1. die Riesen- oder mittelgrosse Sternzelle mit langem absteigendem Axencylinder; 2. die spindel- oder eiförmige Zelle mit kurzem aufsteigendem Axencylinder; 3. einige kleine Sternzellen mit kurzem Axencylinder; 4. hier und da eine mittelgrosse oder grosse dislocirte Pyramide.

1. **Riesensternzelle.** — Sie bildet das charakteristischste Element und wahrscheinlich das häufigste der 4. Schicht (Fig. 9, *A*). Horizontal betrachtet erscheinen sie sternförmig, in vertikalen Schnitten jedoch wegen der geringen Abplattung des Körpers zuweilen verlängert und

spindelförmig: es fehlen auch nicht eiförmige, dreieckige und selbst mitraförmige Zellen, wie aus Fig. 9, *a*, *b* ersichtlich.

Fig. 9.



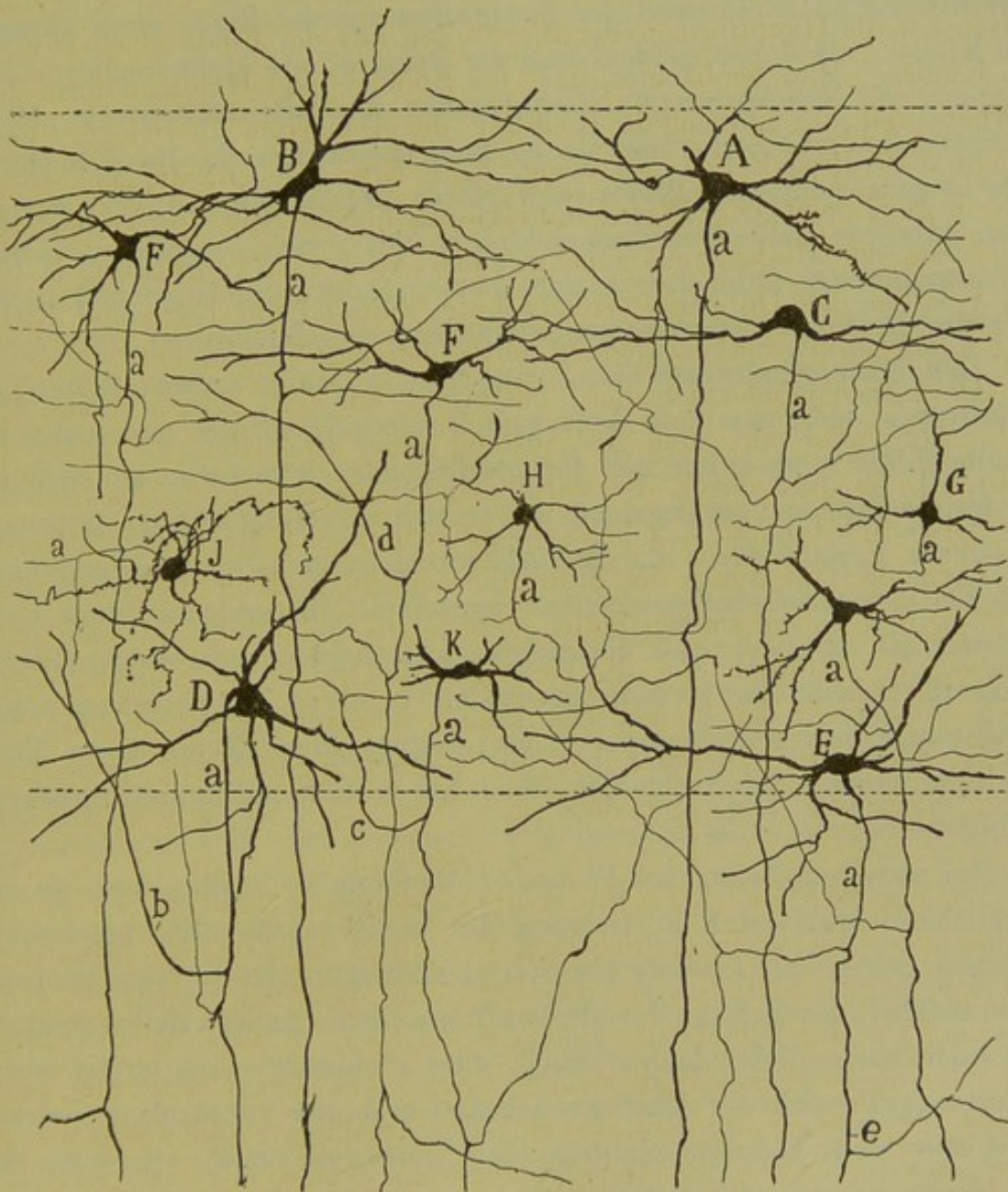
Schichten der Sternzellen der Sehrinde des 20 tägigen Neugeborenen (Fissura calcarina).

A, Schicht der grossen Sternzellen; *a*, halbmondförmige Zellen; *b*, horizontale Spindelzelle; *c*, Zellen mit einem zarten radiären Fortsatz; *e*, Zelle mit gebogenem Axencylinder; *B*, Schicht der kleinen Sternzellen; *f*, horizontale Spindelzellen; *g*, dreieckige Zellen mit starken gebogenen Collateralen; *h*, Pyramiden mit gebogenem Axencylinder, an der Grenze der fünften Schicht; *C*, Schicht der kleinen Pyramiden mit gebogenem Axencylinder.

Diese Zellen nehmen ohne Regelmässigkeit die verschiedenen Ebenen der Schicht ein, obgleich es uns schien, als träfe man sie besonders im äusseren Theil, woselbst sie eine unterbrochene Reihe bilden.

Die Dendriten sind kräftig, verlaufen horizontal, theilen sich ver-

Fig. 10.



Grosse Sternzellen der vierten und fünften Schicht, Gehirn eines Erwachsenen.

A, B, C, D, Riesensternzellen; F, K, mittelgrosse Sternzellen; G, H, J, kleine Zellen mit kurzem Axencylinder; a, Axencylinder; b, d, dicke aufsteigende Collateralen; e, Collaterale für die unteren Schichten.

schiedene Male und erstrecken sich auf weite Entfernungen. Nicht selten trifft man jedoch absteigende und selbst aufsteigende Dendriten;

indess ziehen die letzteren in keinem Falle nach der plexiformen Schicht, ein sehr wichtiges negatives Moment, wodurch sich die Sternzelle auf den ersten Blick von der Pyramide unterscheidet. In Fig. 9 demonstrieren wir die Hauptformen der Sternzellen aus der Rinde eines 15tägigen Kindes. Man beobachtet, dass die Spindel- und Halbmondform des Körpers und die horizontale Richtung der Dendriten überwiegt. Vergleicht man diese Zellen mit denen beim Erwachsenen, die sich ebenfalls in ganz gelungener Weise imprägniren liessen (Fig. 10), so bemerkt man, dass der Umfang mit zunehmendem Alter sich vergrössert, ja bei den grössten das Doppelte erreicht hat, während die Lage und Richtung der Protoplasmaverzweigung unverändert geblieben ist.

Der Axencylinder ist dick, entspringt aus der unteren Seite des Zellkörpers oder aus dem Anfangstheil eines Dendriten und zieht in gerader Linie quer durch die darunterliegenden Schichten, um sich in die weisse Substanz zu begeben, wo er sich in eine Markfaser fortsetzt. In seinem Verlauf durch die Sternzellenschicht giebt er diese und jene zwischen den gleichnamigen Zellen verzweigte Collaterale ab; doch entsprossen die stärkeren und die meisten Collateralen auf seinem Wege durch die Schicht der kleinen Sternzellen, in deren Zwischenräumen sie mittelst successiver Dichotomien, ein weitmaschiges Netz, deren Trabekeln horizontal liegen, bilden, und lassen sich auf grosse Strecken verfolgen.

Bei manchen Zellen ist die erste Collaterale so kräftig, dass sie in Wirklichkeit die wahre Fortsetzung des Stiels repräsentirt, beschreibt sie einen Bogen mit äusserer Concavität und verzweigt sie sich in dem äusseren Theil der Schicht der kleinen Sternzellen. Andere Zellen senden zwei oder mehr dicke, bogenförmige oder rückläufige Collateralen aus, in Folge dessen sich der Rest des Schaftes erheblich verdünnt; in jedem Falle aber und wenn die Imprägnation eine vollständige ist, lässt er sich bis in die weisse Substanz verfolgen. Nicht selten sieht man den Axencylinder auf dem Wege durch die Schicht der Riesenpyramiden und diejenige der kleinen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder eine Collaterale abgeben, die sich in diesen Regionen verzweigt oder, was das Gewöhnlichere zu sein scheint, sich rückwärts wendet nach der Schicht der kleinen Sternzellen, wo sie sich verzweigt.

Endlich giebt es unter den grossen Sternzellen einige gewöhnlich tiefer gelegene, deren Axencylinder, bevor er in die Tiefe steigt, sich nach oben wendet, dabei in den äusseren Partien der hier in Rede stehenden Schicht einen Bogen beschreibend und an dieselben mannigfaltige und reichlich verzweigte Collateralen abgebend. (Fig. 9, e.)

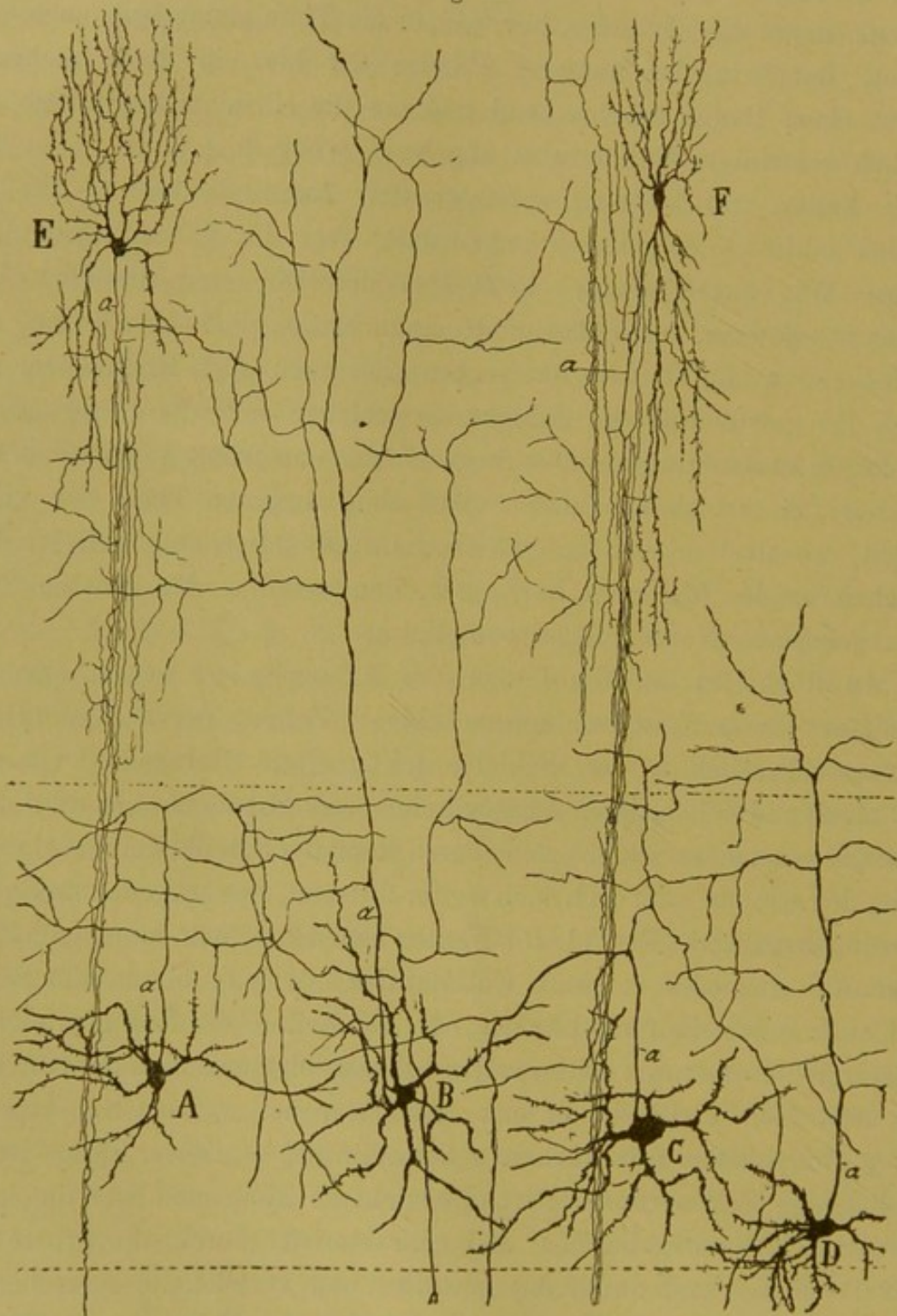
2. Zellen mit kurzem aufsteigenden Axencylinder. — Sie sind ziemlich zahlreich und liegen ungeordnet über die ganze Schicht verbreitet. Wie aus Fig. 11, *A*, *B*, *C* ersichtlich, sind dieselben beim Menschen eiförmig, ohne bestimmte Lagerichtung; die Dendriten, zart, varikös und wenig stachlig, erstrecken sich nach allen Richtungen, ohne jedoch für gewöhnlich die Schicht, in welcher sich die Ursprungszelle befindet, zu überschreiten. Der Axencylinder entspringt gewöhnlich oben und steigt in fast gerader Linie nach dem äusseren Theil der vierten Schicht, woselbst er sich in eine reiche Endverzweigung auflöst, deren Aestchen, in der Mehrzahl horizontal, den zwischen den grossen Sternzellen gelegenen Nervenplexus compliciren.

Mit Rücksicht auf die Länge des Axencylinders lassen sich zwei Varietäten dieses Zelltypus unterscheiden: Zellen, deren Axencylinder sich ausschliesslich in der Schicht der grossen Sternzellen verzweigt (Fig. 11, *A*) und Zellen, deren Axencylinder nach Abgabe zweier oder dreier Collateralen an diese Schicht, den oberen Rand der Schicht der mittelgrossen Pyramiden erreicht oder sich noch weiter fortsetzt, eine ausgedehnte Endverzweigung erzeugend. (Fig. 11, *B*.) Ferner beobachtet man an einigen Zellen dieser Art eine oder mehrere Collateralen, welche bis in die Schicht der kleinen Sternzellen hinabsteigen. In der Zelle *C* der Fig. 11 steigt eine Collaterale bis fast zum unteren Rand dieser letztgenannten Schicht hinab und setzt sich vielleicht in eine Markfaser der weissen Substanz fort.

3. Sternzellen mit kurzem Axencylinder. — Dieser Typus ist hier durch einige Zellen repräsentirt, die nicht so klein sind wie die in den anderen Schichten gelegenen und charakterisirt durch die grosse Zahl ihrer Dendriten und durch das gewellte und verwickelte Aussehen der letzteren, welches an die Protoplasmafortsätze der Zellen der Bulbärolive erinnert. Der sehr feine Axencylinder löst sich nahe seinem Ursprung in eine gedrängte Endverzweigung von geringer Ausdehnung auf.

4. Mittelgrosse Pyramiden. — An einigen Stellen der Sehrinde

Fig. 11.



Zellen der Schrinde eines 15 tågigen Kindes (vierte Schicht).

A, Zelle, deren Axencylinder sich oben in der vierten Schicht vertheilt; B, Zelle, deren Axencylinder sich in der dritten und vierten Schicht vertheilt; C, Zelle, welche Nervenäste in die dritte, vierte und fünfte Schicht abgibt; D, Zelle, deren aufsteigender Axencylinder sich in der vierten und an der Grenze der dritten Schicht vertheilt; E, F, kleine doppeltgebüschelte Zellen der Schicht der mittelgrossen Pyramiden; a, Axencylinder.

und besonders in dem äusseren Theil der vierten Schicht trifft man diese und jene dislocirte Pyramidenzelle, deren radiärer, im Allgemeinen im Vergleich zu dem der homonymen Zellen zarter Schaft bis in die Molekularschicht steigt; die basilaren Dendriten verlaufen mehr oder weniger horizontal und was den Axencylinder anbelangt, so verliert er sich nach Abgabe einer Collaterale an die nächstfolgende Schicht in der weissen Substanz (Fig. 9, C).

V.

SCHICHT DER KLEINEN STERNZELLEN.

Diese den Körnern der Autoren entsprechende Schicht erscheint an Nissl-Präparaten von einer Menge kleiner Kerne gebildet; dieselben sind dichtgedrängt und gewöhnlich zu unregelmässigen oder vertikalen Plejaden oder Inseln angeordnet, welche durch radiäre Bündel von Nervenfasern oder die zu Zellen daruntergelegener Schichten gehörigen Dendritenschäfte von einander getrennt sind. Der Protoplasmarand, welcher diese Kerne umgiebt, ist zart und kaum wahrnehmbar; doch kommen auch Zellen mit reichlicherem Protoplasma vor, welche, hinsichtlich ihrer Grösse und Sternform, mit den Zellen mittleren Volumens der vorhergehenden Schicht verglichen werden können.

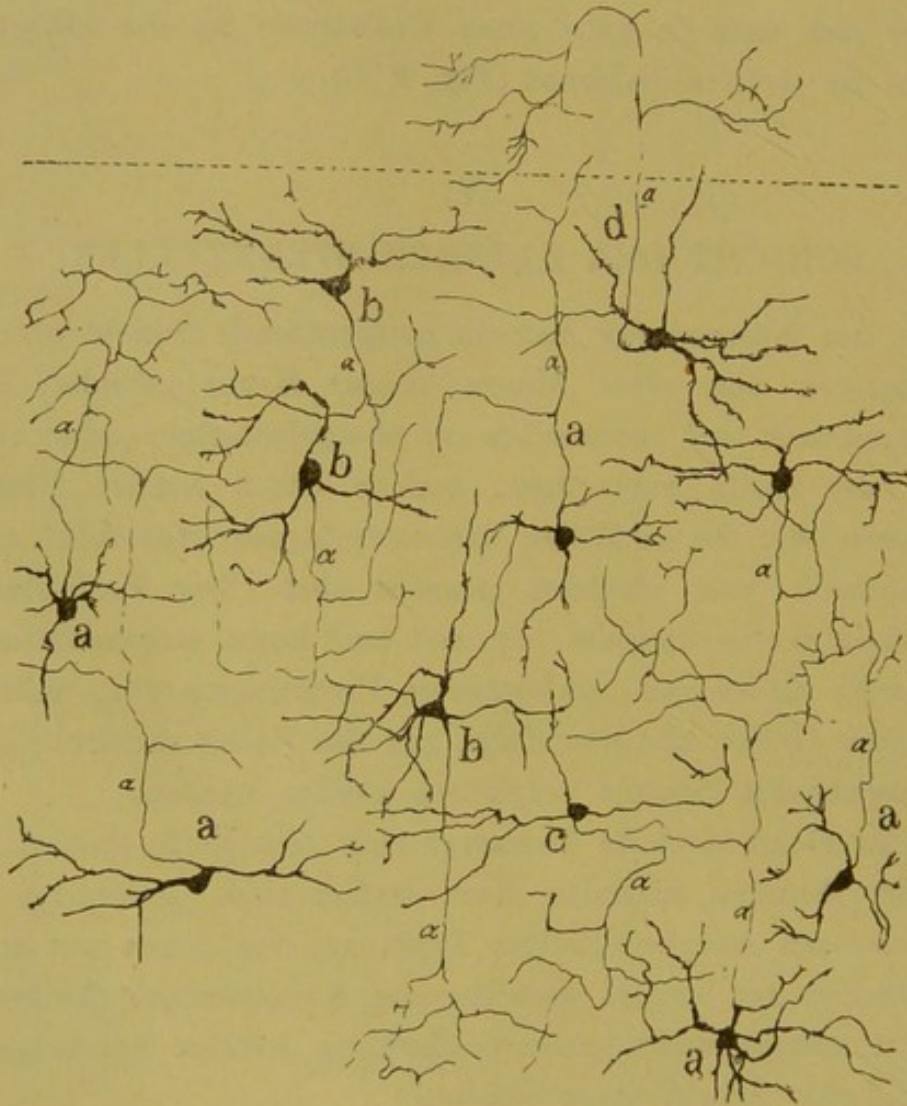
Mit der Golgi-Methode überzeugt man sich leicht davon, dass die Körner der Autoren wirkliche Nervenzellen sind. Allerdings gehören sie verschiedenen morphologischen Typen an, von denen wir erwähnen: Die Sternzellen mit langem absteigendem Axencylinder; die Sternzellen mit kurzem aufsteigendem Axencylinder; die kleinen Spinnzellen mit kurzem und sehr feinem Axencylinder.

Sternzellen mit langem Axencylinder. — Sie bilden die Mehrzahl der in der fünften Schicht vorhandenen Zellen und ähneln erheblich denen der vierten, von welchen sie sich nur durch ihren geringeren Umfang und die Zartheit und Spärlichkeit der Verzweigungen ihrer Dendriten unterscheiden. Zuweilen trifft man jedoch auch Zellen von der Grösse derjenigen der vorhergehenden Schicht, wie aus dem der Rinde eines erwachsenen Menschen entnommenen Präparat in Fig. 10 ersichtlich.

Die mittelgrossen und kleinen Zellen sind gewöhnlich polygonal

oder auch eiförmig, mit drei, vier oder mehreren zarten, divergierenden Fortsätzen versehen, welche sich in dieser Schicht selbst verzweigen und in geringer Entfernung enden; die grossen sind oft spindel- oder halb-

Fig. 12.



Kleine Zellen mit kurzem, in der Schicht der kleinen Sternzellen mässig verzweigtem Axencylinder.
a, Zellen mit feinem aufsteigendem Axencylinder; *b*, *c*, Zellen mit absteigendem Axencylinder; *d*, etwas grössere Zelle, deren Axencylinder sich in der vierten Schicht vertheilt; *a*, Axencylinder.

mondförmig und haben lange starke Dendriten, die vorzugsweise in horizontaler Richtung verlaufen (Fig. 9, *f*).

Der Axencylinder verhält sich im Wesentlichen so wie bei den Sternzellen der vorhergehenden Schicht; er entspringt aus dem unteren

Theil des Körpers oder aus einem Dendriten, wendet sich nach unten, verdünnt sich bei der Annäherung an die sechste Schicht beträchtlich und tritt schliesslich in die weisse Substanz ein, in welcher er sich in eine feine oder mittelstarke Markfaser fortsetzt. Oft macht er zuerst einen Bogen oberhalb der Zelle, um nachher in die Tiefe zu dringen.

Der aus dem Anfangsstück des Axencylinders entsprossenen Collateralen giebt es drei, vier oder noch mehr; sie sind dick und können in manchen Fällen als die eigentliche Endigung des Nervenfortsatzes betrachtet werden. Einige von ihnen entspringen im Niveau der sechsten Zone, wenden sich alsdann zurück und beschreiben einen Bogen in der fünften, in der sie sich vertheilen; andere, welche aus dem Anfangsstück des Axencylinders hervorgehen, ziehen zurück bis in die vierte Schicht, in diejenige der grossen Sternzellen; alle diese Fasern gehen in der fünften Schicht eine complicirte Verzweigung ein und bilden einen dichten Plexus, dessen Trabekeln vorwiegend in horizontaler Richtung verlaufen.

Senden alle Sternzellen, die kleinen, mittleren und grossen, ihren Axencylinder in die weisse Substanz?

In der Sehrinde des Erwachsenen bestätigt es sich in der That, dass der Axencylinder der grossen Mehrzahl der Sternzellen, auch derjenigen mittlerer Grösse, nach Bildung einer complicirten Collateralverzweigung, einen mehr oder weniger feinen Ast in die weisse Substanz sendet; doch ist zu bemerken, dass sich dies bei den kleineren Zellen der Sehrinde eines 5, 15 und 20 tägigen Kindes nicht nachweisen lässt. Wie man in Fig. 12, *a*, *b*, *c* sehen kann, giebt es kleine Sternzellen, deren sehr feiner Nervenfortsatz in der fünften Schicht ab- oder aufsteigt und sich nach kurzem Verlauf theilt; seine successiv in den verschiedenen Ebenen der Schicht gespaltenen und verdünnten Aeste scheinen frei zu enden, ohne irgend eine Fortsetzung zu erfahren, welche die Grenzen der Schicht überschritte (Fig. 12). Mit Rücksicht hierauf könnte man annehmen, dass es sich hier um Zellen mit kurzem Axencylinder handelt, charakterisirt durch die Spärlichkeit, Glattheit und Zartheit ihrer Dendriten; jedoch lässt sich bei einer so feinen und labyrinthartigen Structur wie die der kleinen Sternzellen ein Irrthum kaum mit Sicherheit ausschliessen und man könnte auch annehmen, dass, bei der Dünneheit des

Endstücks des Axencylinders im Vergleich zu der Stärke der Initialcollateralen diese, zufolge mangelhafter Imprägnirung oder Entwicklung desselben uns die einzige Nervenfortsatz-Verzweigung zu sein scheinen; ein Irrthum, der um so leichter möglich ist, als bei vielen kleinen Sternzellen das Endstück des Axencylinders nicht immer in gerader, sondern mehr weniger schräger Linie verläuft und durch seine grossen Biegungen die Verfolgung seines Verlaufs erschwert, was namentlich dann der Fall, wenn sich der Nervenfaserverplexus der fünften Zone deutlich imprägnirt hat. Auf alle Fälle und mit aller unter solchen Umständen nothwendigen Reserve neigen wir zu der Annahme, wenn auch nicht sämtliche, so doch die Mehrzahl der in Fig. 12 (*a, b, c*) demonstirten kleinen Zellen für solche mit kurzem Axencylinder zu halten, dessen Richtung eine sehr verschiedene ist und der, zum Unterschied von demjenigen der Zellen, welche wir noch beschreiben werden, die fünfte Zone nicht verlässt. Man kann sie als Zellen mit kurzem Axencylinder und wenigen Dendriten bezeichnen.

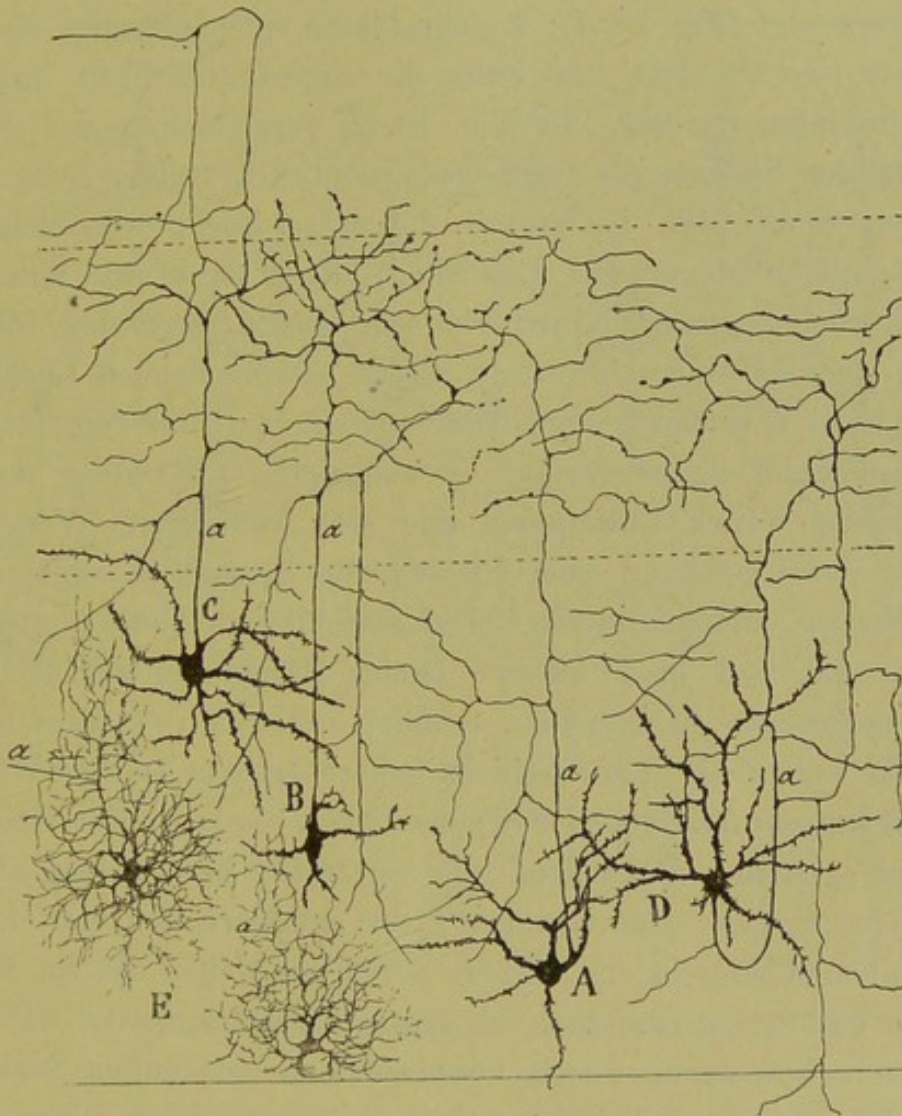
Zellen mit aufsteigendem Axencylinder. — So nennen wir gewisse Spindelzellen bei der Katze und dem Hunde, eiförmige oder Sternzellen beim Menschen, deren Axencylinder, oben von dem Zell-Körper entsprossen, vertikal in die Schicht der grossen Sternzellen zieht, woselbst er mit einer horizontalen, lockeren und sehr ausgedehnten Verzweigung endet (Fig. 13, *A, B*).

In seinem aufsteigenden Verlauf sendet er auch Collateralen in die fünfte Schicht; in einigen Fällen, siehe Fig. 13, *B*, wendet sich der Axencylinder zurück nach der vierten Schicht und steigt erst dann hinab in die fünfte, in welcher er sich vertheilt; dabei giebt er in seinem bogenförmigen Verlauf zahlreiche Collateralen an die Schicht der grossen Sternzellen ab. Bei einigen Zellen endlich kann die in der vierten Schicht befindliche Endverzweigung einige aufsteigende Aestchen zwischen die mittelgrossen Pyramiden senden (Fig. 13, *C*). Kurzum: das Verhalten der Collateralen und der Endverzweigung des Axencylinders veranlasst uns diese Zellen als eine Abart von Zellen mit kurzem Axencylinder zu betrachten, durch welche vornehmlich der Strom der vierten und fünften Schicht zugeführt wird.

Die Dendriten dieser Zellen sind wenig zahlreich, ziehen nach allen

Richtungen, wenn auch meist in aufsteigender und sie wie der Körper zeigen die Eigenthümlichkeit, zahlreiche Dornen oder zottige Anhängsel

Fig. 13.



Zellen mit aufsteigendem Axencylinder der fünften Schicht der Sehrinde. 15 tages Kind.

A, B, Zellen, deren Axencylinder sich in der Schicht der grossen Sternzellen vertheilt; *C*, Zellen, deren Axencylinder ausserdem Aeste an die Schicht der mittelgrossen Pyramiden abgiebt; *D*, Zelle, deren anfangs bogenförmiger Axencylinder Aeste in die vierte, fünfte und sechste Schicht abgiebt; *E*, sehr kleine Zellen mit kurzem aufsteigenden Axencylinder; *a*, Axencylinder.

zu besitzen. Dieses zottige Aussehen lässt sie auf den ersten Blick von den mittelgrossen oder kleinen Sternzellen unterscheiden, deren Körper und Dendriten glatt oder fast glatt sind.

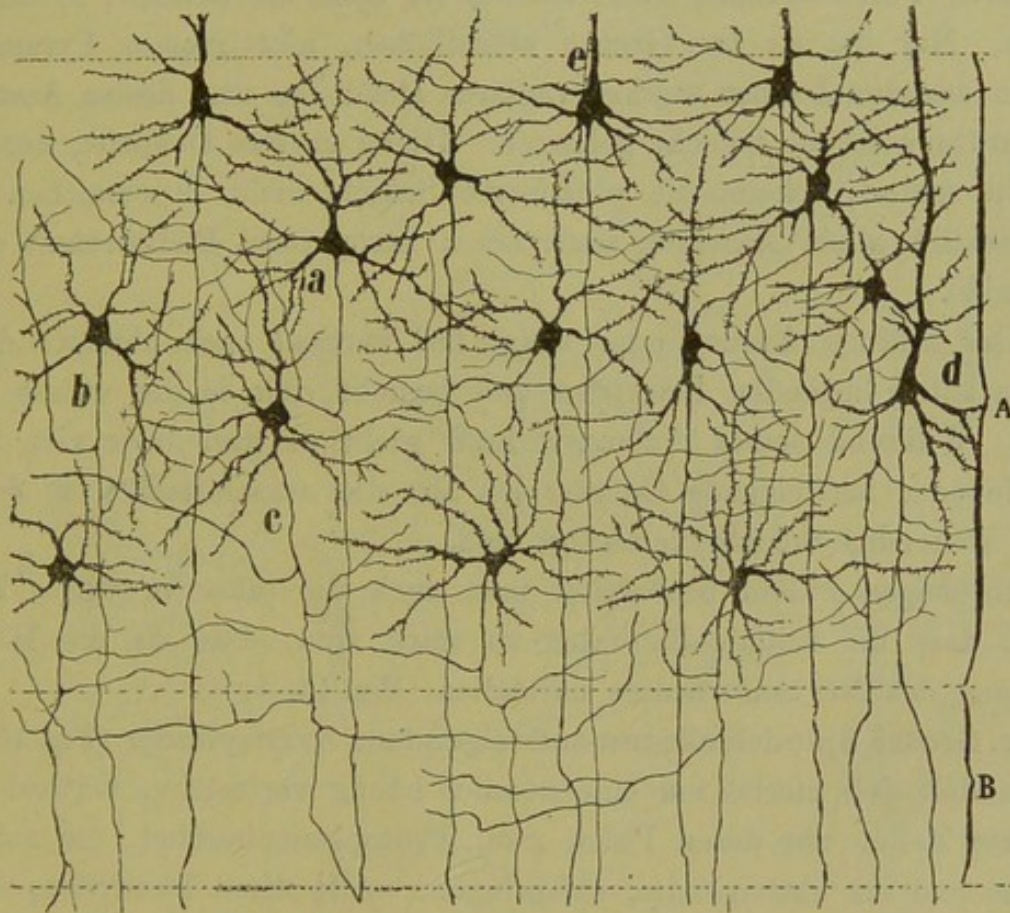
Sternzellen mit kurzem Axencylinder. — Es lassen sich morphologisch zwei Typen unterscheiden: 1. mittelgrosse Zellen mit zahlreichen, varikösen divergirenden Dendriten und einem feinen aufsteigenden, absteigenden und horizontalen Axencylinder, der sich locker in der fünften Schicht verzweigt (Fig. 10, *J*); 2. sehr kleine spinnenförmige Zellen, so klein, dass nur Objektiv 1,30 Zeiss die Eigenthümlichkeit ihrer Fortsätze aufzuklären vermag. In Fig. 13, *E* reproduciren wir 2 Zellen dieser letzteren Spezies, die der Sehsphäre eines 15 tägigen Neugeborenen entnommen sind. Man beobachtet die ausserordentliche Zartheit und die beträchtliche Menge der Dendriten, deren Aeste wie eine Schnur feinsten Körnchen aussehen und ein sehr dichtes Netzwerk bilden, in dem sich die den eingeschlossenen Zellen entsprechenden Löcher deutlich markiren. Was den Axencylinder anlangt, so ist er von einer unvergleichlichen Feinheit; er verläuft in aufsteigender Richtung und bildet in nicht sehr weiter Entfernung eine sehr complicirte Verzweigung, welche in der Umgebung einer Plejade von Sternzellen angeordnet ist. Die erwähnten spinnenförmigen Zellen sind über die ganze fünfte Schicht verbreitet und sind nach unseren letzten Präparaten aus dem Gehirn eines Neugeborenen zu urtheilen, ziemlich zahlreich. — Alles in Allem können wir sagen: die fünfte Schicht beherbergt eine enorme Menge von Zellen mit kurzem Axencylinder (Typus dicker, variköser Fortsätze, Typus zarter und spärlicher Dendriten, welcher früher beschrieben ist, arachnoider Typus, grosser sternförmiger Typus mit nach der vierten Schicht aufsteigendem Axencylinder), mittelst deren ein weites System von Verbindungen etablirt ist, zwischen den Opticusfasern einerseits, welche, wie wir später sehen werden, sich vorwiegend in der fünften Schicht vertheilen, und den Sternzellen mit langem Axencylinder dieser und der vierten Schicht andererseits.

Schicht der Sternzellen bei anderen Säugethieren mit Windungshirn. — Durch wohlgelungene Imprägnirungen vermochten wir im Gehirn der 15 — 30 Tage alten Katze und eines ebenso alten Hundes die Existenz einer sehr ausgedehnten Schicht von Körnern oder Sternzellen zu bestätigen; dieselbe liegt unter den mittelgrossen Pyramiden und lässt nicht die beiden Schichten der grossen und kleinen Zellen wie beim Menschen unterscheiden; die verschiedenen Zellen erscheinen durch-

einander gemengt, sowohl in Nissl- wie an Golgipräparaten, und man kann nur sagen, dass die grösseren in der äusseren Hälfte oder den äusseren zwei Dritteln der Schicht etwas zahlreicher sind.

Die folgenden Arten vermochten wir auseinander zu halten:

Fig. 14.



Sternzellen der Sehregion einer 25 tägigen Katze.

A, Sternzellenschicht (vierte und fünfte beim Menschen); B, Schicht der Riesenpyramiden; a, b, c, Sternzellen mit langem absteigenden Axencylinder; d, e, mittelgrosse, mit Sternzellen vermengte Pyramiden.

1. Sternzellen von mittlerem oder grossem Umfang. — (Fig. 14, a, b.) Man trifft sie in der ganzen Schicht an, etwas zahlreicher jedoch in der Nähe der mittelgrossen Pyramiden. Ihre Vertheilung scheint in den verschiedenen Regionen der Sehrinde keine gleichmässige zu sein; es giebt Stellen, wo sie eine dichte und regelmässige Schicht bilden, welche von den genannten Pyramiden bis zu der Zone der Riesenpyramiden reicht, während an anderen Orten derselben Windung die

Pyramiden einen grossen Theil des Gebiets der Sternzellen einnehmen und diese selbst auf unzusammenhängende und unregelmässige Plejaden reducirt sind.

Die Sternzellen besitzen zahlreiche lange und zottige Dendriten, die sich nach allen Richtungen, jedoch vorzugsweise horizontal erstrecken; mit ihren Verzweigungen überschreiten sie nicht die Schicht, in der sie liegen. Nur die an der Grenze befindlichen, mittelgrossen Pyramiden senden manchmal einen starken radiären Dendriten aus, dessen Aeste in die darübergerlegene Schicht gelangen. Dieser äussere Dendrite, der sich alsbald spaltet, scheint die plexiforme Schicht nicht zu erreichen und repräsentirt allem Anschein nach einen atrophirten Radiärschaft einer Pyramide.

Der kräftige Axencylinder steigt fast vertical nach abwärts durch die darunter liegenden Schichten und begiebt sich in die weisse Substanz. Während seines Anfangsverlaufs giebt er drei oder vier horizontale oder aufsteigende Collateralen ab, die ausschliesslich in der in Rede stehenden Schicht verzweigt sind.

In einigen Fällen beobachtet man auch die schon erwähnte Thatsache, dass die Initialcollateralen so stark sind, dass sie die Hauptendigung des Nervenfortsatzes darstellen (Fig. 14, *b, c*).

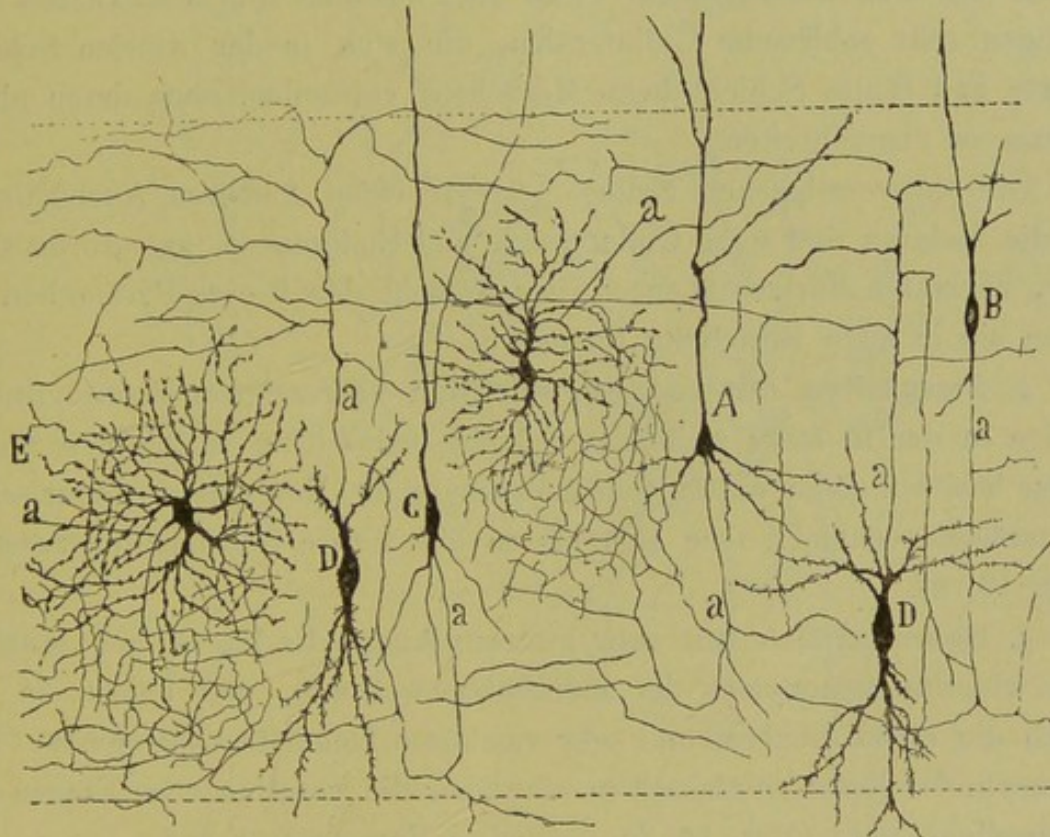
2. **Grosse Spindelzelle mit aufsteigendem Axencylinder** (Fig. 15, *D*). Es handelt sich hierbei um eine ziemlich häufig vertretene, vertical verlängerte Zelle, aus deren Polen zwei Protoplasmabüschel, ein aufsteigendes und ein absteigendes, entspringen: Alle diese Dendriten, sowie der Körper, erscheinen mit Dornen besetzt, ähnlich wie die homonymen Zellen des Menschen (die Zellen mit aufsteigendem Axencylinder der Schicht der kleinen Sternzellen).

Der Axencylinder ist ziemlich dick, entspringt aus dem Körper oder aus einem aufsteigenden Dendriten, zieht nach der oberen Partie der Schicht und löst sich in eine weite Verzweigung auf, deren Hauptäste sehr lang und horizontal sind und an vielen Punkten an die Sternzellen herantreten.

3. **Kleine Spindelzelle oder Pyramide mit kurzem Axencylinder.** Man findet sie in der ganzen Schicht der Sternzellen, doch bevorzugt sie die untere Hälfte derselben. Ihr geringer Umfang und ihre grosse

Menge verleihen insbesondere der vierten Schicht der Rinde der Katze und des Hundes, wenn sie mit den gewöhnlichen Methoden untersucht wird, jenes Aussehen von kleinen Körnern, welches schon die Autoren erwähnt haben. In Fig. 15, *A, B, C* demonstrieren wir die typischsten dieser Zellen aus dem Gehirn einer 28 tägigen Katze. Wie man bei *C*

Fig. 15.



Verschiedene Zellen aus der Schicht der Sternzellen der Sehrinde der 28 tägigen Katze.

A, B, C, kleine Pyramiden und Spindelzellen mit bogenförmigem aufsteigenden Axencylinder; *D*, grosse Spindelzellen mit aufsteigendem Axencylinder; *E*, spinnenförmige Zellen mit kurzem Axencylinder; *a*, Axencylinder.

sieht, haben einige davon eine bipolare Gestalt mit langem äusserem Fortsatz und einem kürzeren und alsbald verzweigten, basilaren, aus welchem der Axencylinder entspringt, die Mehrzahl hat jedoch die Form kleiner Pyramiden, aus deren Basis verschiedene dünne und nicht lange absteigende Dendriten hervorgehen, während aus dem Scheitel ein zarter, bis in die erste oder plexiforme Schicht reichender Schaft sich erhebt. Der Axencylinder ist sehr dünn; er steigt erst eine kurze Strecke nach

abwärts und wendet sich in verschiedenen Niveaus der vierten Schicht in nach aussen concavem Bogen zurück, um sich in dieser Schicht zu verzweigen. Andere Axencylinder theilen sich, ohne den erwähnten Bogen zu beschreiben und die beiden Aeste wenden sich zurück und verzweigen sich in der erwähnten Weise. Dieses schien uns die häufigste Anordnung zu sein. Sowohl aus dem absteigenden Anfangsstück wie aus dem Bogen und dem aufsteigenden Theil oder aus dem doppelten Endast entspringen sehr zahlreiche Collateralen, die sich in der vierten Schicht (vierte und fünfte Schicht beim Menschen) vertheilen, ohne deren obere Grenze zu überschreiten.

Die tiefer gelegenen Zellen besitzen einen kürzeren Axencylinder als die anderen und seine Collateralen und Endigungen, ausserordentlich lang, verlaufen horizontal nach der Schicht der Riesen-Pyramiden, zu denen sie in enge Beziehung treten.

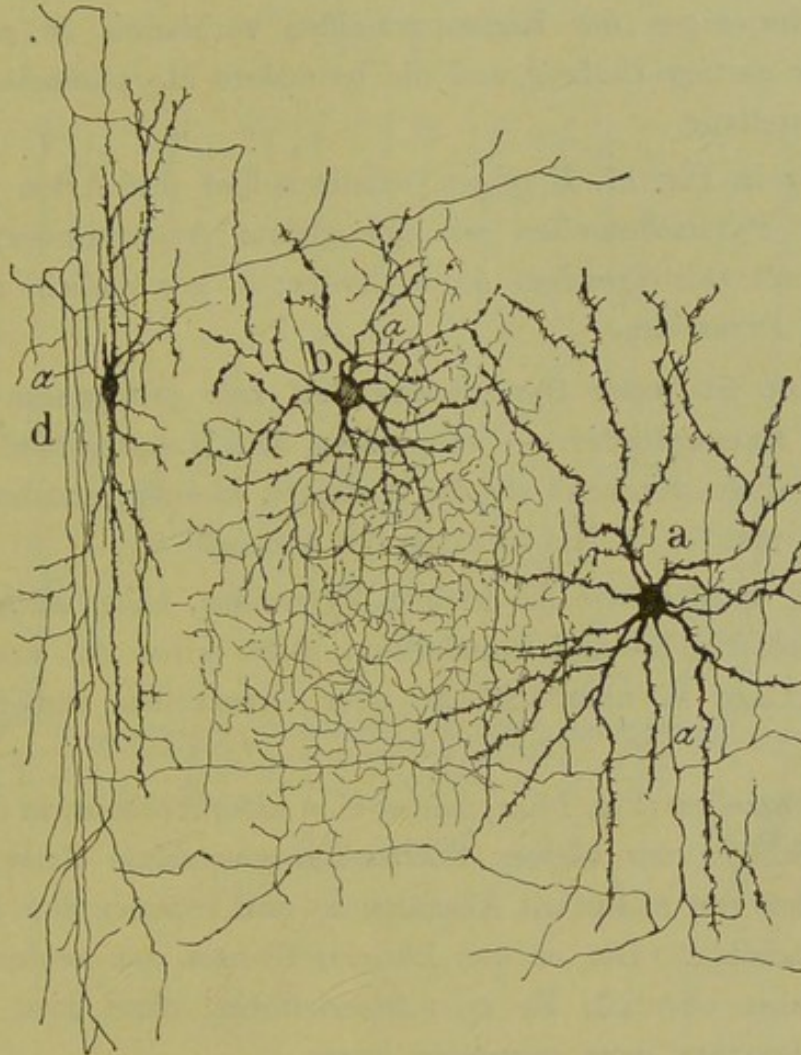
4. Sternzellen mit kurzem, reichlich verzweigtem Axencylinder. Einige in der in Rede stehenden Schicht befindliche, mittelgrosse Sternzellen besitzen einen absteigenden Axencylinder, der sich in dieser selbst zu verästeln scheint, ohne sich bis in die weisse Substanz fortzusetzen (Fig. 16, *a*).

5. Spinnenzellen mit sehr kurzem Axencylinder. — Sie verhalten sich wie die homonymen der menschlichen Rinde, von denen sie nur durch die etwas dickeren und sehr varikösen Dendriten abweichen. Der Axencylinder löst sich alsbald in eine über die verschiedenen Etagen der Sternzellenschicht (Fig. 16, *b*) vertheilte Verzweigung auf.

6. Mittelgrosse oder grosse Pyramiden vom gewöhnlichen Typus. — Solche Zellen pflegen nie zu fehlen, selbst nicht in den besser differenzirten Schichten der Sehrinde; sie sind unregelmässig zwischen den Sternzellen zerstreut und an der Länge des Radiärschafts, der Richtung und dem Verhalten des Axencylinders leicht zu erkennen. Ihre Gegenwart und auffallend leichte Färbbarkeit machen es in manchen Fällen schwer, Lage und Grenze der vierten Schicht zu bestimmen, namentlich dann, wenn, wie es oft vorkommt, die erwähnten Sternzellen das Chromsilber nicht festhalten. Die Pyramiden sind an der äusseren Seite der Spitze des Occipitallappens zahlreicher, ein Grund, warum man zum Studium der Sehrinde immer die innere Seite dieses Lappens

wählen muss, woselbst die Schicht der Sternzellen am meisten ausgeprägt ist.

Fig. 16.



Zellen mit kurzem Axencylinder der Schicht der Sternzellen der Schrinde der 28 tägigen Katze.

a, grosse Sternzelle mit absteigendem, in dem unteren Theil der vierten Schicht (vierten und fünften beim Menschen) verzweigtem Axencylinder; *b*, kleine Spinnenzelle mit dicht verzweigtem Axencylinder; *d*, Spindelzelle mit in Faserbündeln sich verzweigendem Axencylinder.

VI.

SCHICHT DER KLEINEN PYRAMIDEN MIT AUFSTEIGENDEM AXENCYLINDER.

Unter der Schicht der kleinen Sternzellen findet man bei Anwendung der Nissl'schen Methode einen Streifen von netzförmigem Aus-

sehen, nicht sehr reich an Zellen, die um so spärlicher sind, je näher sie an der Reihe der Riesenpyramiden liegen. Obgleich sich die sechste Schicht nach unten schwer abgrenzen lässt, da sie allmähliche Uebergänge mit derjenigen der Riesenpyramiden verbinden, so rechtfertigen dennoch der geringe Umfang und die besondere Morphologie der Zellen ihre Sonderstellung.

Wie wir in Fig. 17, *B* zeigen, existiren hier drei Arten von Zellen: 1. Ei- oder Pyramidenzellen mit gebogenem Axencylinder; 2. grosse Sternzellen mit aufsteigendem Axencylinder; 3. gewöhnliche mittelgrosse oder grosse Pyramiden.

1. **Kleine Ei- oder Pyramidenzellen mit gebogenem und aufsteigendem Axencylinder.** — Sie bilden den Hauptbestandtheil dieser Schicht und ihnen verdankt sie das Aussehen kleiner zerstreut liegender Körner, wie man es in Nissl-Präparaten beobachtet.

Sie sind so klein wie die kleinen Pyramiden, haben auch deren Gestalt, obgleich die Ei- und Spindelform nicht selten ist; man kann sie nach ihrer Lage in oberflächliche oder Grenzzellen und tiefe unterscheiden.

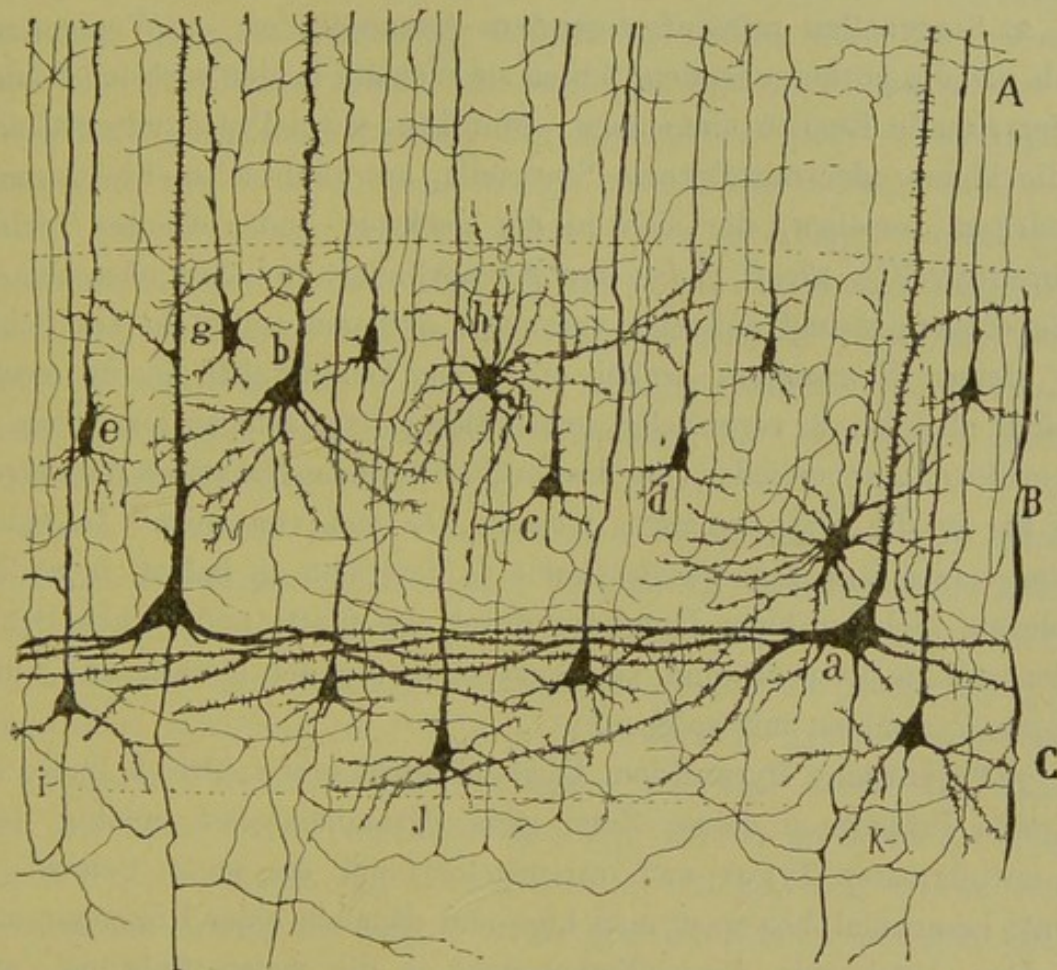
Die Grenzzellen (Fig. 17, *c*) bilden eine unterbrochene, in den unteren Rand der Schicht der kleinen Sternzellen eingefaltete Reihe, sind die voluminösesten von allen (mit Ausnahmen) und kommen dem Pyramidentypus am nächsten. Die in den übrigen Ebenen der sechsten Schicht gelegenen haben ebenfalls Ei- oder Spindelform, ohne dass sie jedoch den Pyramidentypus ganz vermissen lassen.

Alle diese oberflächlichen und tiefen Zellen zeigen dieselben Eigenthümlichkeiten: Der Umfang ist gering; aus dem äusseren Theil des Körpers entspringt ein bis in die erste Schicht sich erstreckender Radiärschaft, welcher kurze, in der sechsten Zone vertheilte Collateralen abgibt; aus der Basis gehen einige absteigende Dendriten hervor, welche die Grenzen der sechsten Schicht nicht überschreiten.

Der äusserst dünne Axencylinder zieht erst eine gewisse Strecke lang nach abwärts, macht dann einen nach oben concaven Bogen, verläuft dann gerade durch die fünfte und vierte Schicht und verliert sich in den oberflächlichen Schichten der Rinde, wo die extreme Zartheit der

Faser ihr weiteres Verhalten uns nicht erkennen liess. Für die sechste Schicht bestimmt, entspringen aus dem Bogen eine oder zwei absteigende oder schräge Collateralen, die sich wiederholt verzweigen, und zum Theil

Fig. 17.



Zellen der sechsten und siebenten Schicht der Schrinde eines 15 tågigen Kindes.

A, fünfte, B, sechste, C, siebente Schicht; a, Riesenpyramide; b, mittelgrosse Pyramide mit langem absteigendem Axencylinder; c, kleine Pyramide mit aufsteigendem bogenförmigen Axencylinder; d, Pyramide, deren Axencylinder zwei Bogen erzeugt; e, Pyramide, deren Axencylinder verschiedene aufsteigende Fasern aussendet; f, g, h, sternförmige Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der sich in der 5. und 6. Schicht verzweigt; i, j, k, Pyramidenzellen mit gebogenen aufsteigendem Axencylinder, der in der siebenten und achten Schicht verzweigt ist.

bis in die siebente Schicht vertheilen; gleiche Collateralen entspringen auch aus der aufsteigenden Portion des Bogens und verzweigen sich in der oberen Lage der sechsten Schicht.

Gelegentlich theilt sich der Axencylinder in seinem absteigenden

Verlauf und erzeugt zwei oder drei bogenförmige Aeste (Fig. 17, *d*), aus denen feine Collateralen nach der sechsten Schicht ziehen; diese Aeste scheinen sich wie die ungetheilten Axencylinder dieser Zellen zu verhalten, d. h. quer durch die darüberliegenden Schichten ziehend sich in der ersten Schicht zu verlieren.

2. **Sternzellen mit aufsteigendem Axencylinder.** — Weniger zahlreich als die vorhergehenden, fehlen sie niemals in der sechsten Schicht, in der sie alle Ebenen einnehmen. Man kann zwei Typen unterscheiden: 1. die kleine oder mittelgrosse Sternzelle, mit zahlreichen divergirenden Dendriten versehen, die sich in der sechsten und siebenten Schicht ausbreiten (Fig. 17, *f, g, h*); ihr Axencylinder, welcher oben aus der Zelle entspringt und aufsteigt, verzweigt sich und endigt in der Schicht der kleinen Sternzellen, wobei er einige Collateralen an die sechste Schicht abgibt; 2. vereinzelte grosse Sternzellen, arm an Dendriten, mit einem dicken Axencylinder, der die darüberliegenden Schichten durchkreuzt und bis in die erste gelangt, woselbst er sich verzweigt. In einigen Fällen schien der Axencylinder keine Collateralen zu haben, in anderen wiederum giebt er beim Durchzug durch die fünfte und sechste Schicht Seitenäste an diese ab und versorgt sogar die der kleinen und mittelgrossen Pyramiden mit solchen.

3. **Eigentliche Pyramiden.** Obgleich nicht sehr zahlreich, finden sich in guten Präparaten dieser Zone stets Pyramidenzellen, analog denen des mittelgrossen Typus und ordnungslos über die ganze Schicht zerstreut; manchmal begegnet man hier und da auch einer Riesenpyramide.

Der absteigende Axencylinder zieht in die weisse Substanz, nicht ohne Collateralen abzugeben, die in der siebenten Schicht vertheilt sind und der dicke Radiärschaft steigt bis in die erste Schicht und löst sich dort in ein Endbüschel auf.

VII.

SCHICHT DER RIESENPYRAMIDEN (MEYNERT'S SOLITÄR-ZELLEN).

Unter dem Plexus, welcher die kleinen Zellen mit bogenförmigem Axencylinder enthält, zeigen Nissl-Präparate einen nicht sehr breiten,

netzartigen Streifen, in dem sich einige grosse Zellen mit dreieckiger, ei- oder sternförmiger Schnittfläche befinden, deren sehr reichliches Protoplasma ganz deutliche Chromatinspindeln enthält. In der Anordnung dieser Zellen herrscht grosse Unregelmässigkeit; in der That können sie alle Ebenen der siebenten und sogar den unteren Rand der sechsten Schicht einnehmen. Meistens findet man sie aber im oberen Rand der siebenten, in der sie eine Reihe bilden, die an Nissl-Präparaten wegen des oft grossen Zwischenraums zwischen den Zellkörpern nicht so deutlich zu erkennen ist wie an denen nach Golgi, wo sie klar hervortreten.

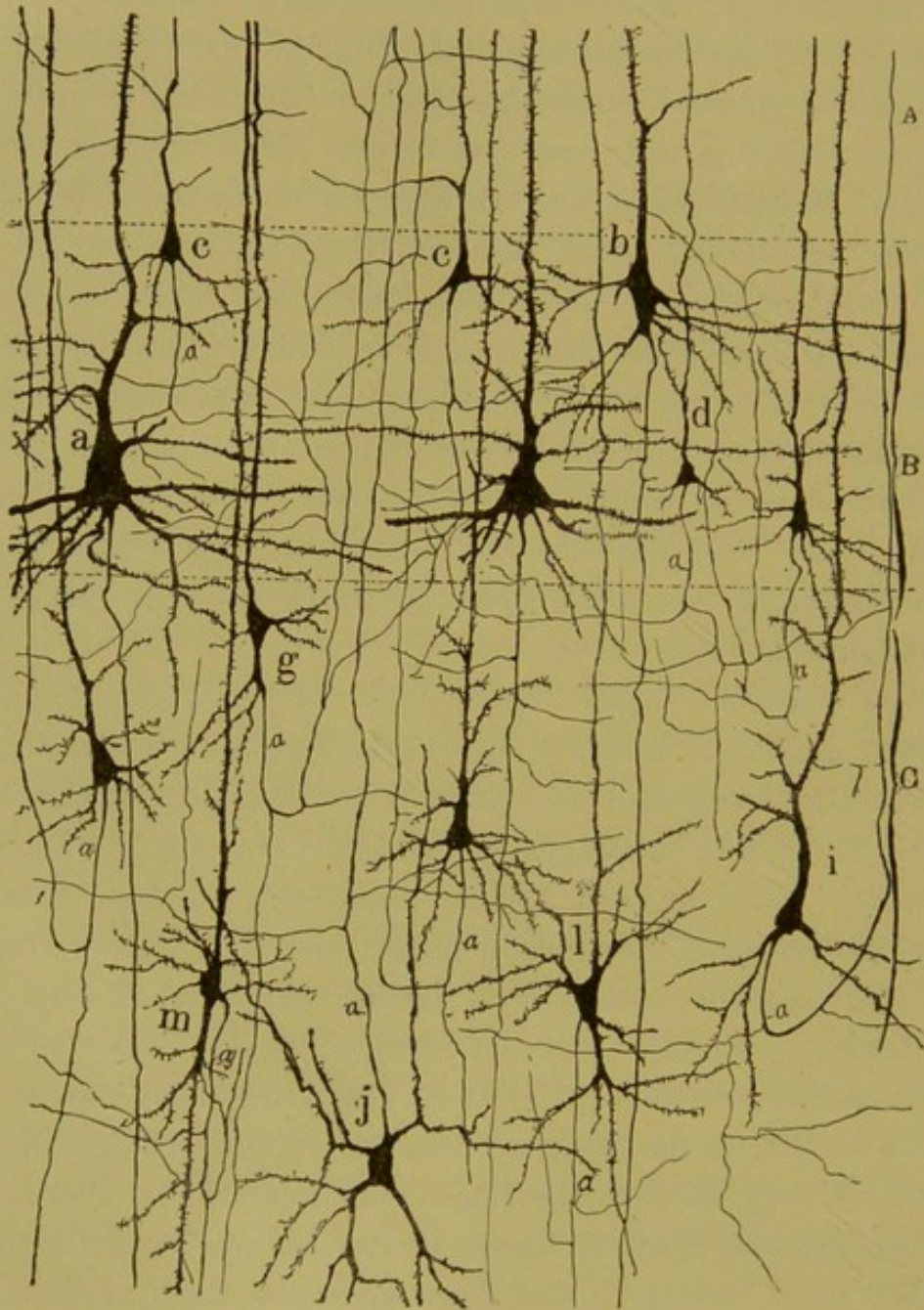
In den letztgenannten Präparaten treten überhaupt Grenzen und Eigenthümlichkeiten der siebenten Schicht viel deutlicher zu Tage. Man sieht sofort, dass die erwähnten Riesenzellen grosse, etwas modificirte Pyramiden sind, und dass der mehr weniger ausgedehnte Plexus, in welchem sie liegen, durch die quere Kreuzung der sehr langen Basilar-dendriten entsteht (Fig. 17).

Dieses Geflecht langer horizontaler Dendriten, mittelst dessen quer durch die Rinde hindurch eine Verbindung weit entfernter Riesenzellen stattfindet, bildet eine der charakteristischsten Erscheinungen der Seh-rinde und einen sehr wichtigen Anhaltspunkt für die Bestimmung der benachbarten Schichten und Zellen. Gewöhnlich haben die seitlichen und concaven Partien der Sehwindungen nur eine Reihe von Riesenzellen und daher nur einen Geflechtstreifen; jedoch im Niveau der convexen Partien verlieren die Riesenzellen an Dicke, was sie an Länge gewinnen und ordnen sie sich in zwei, drei oder mehr unregelmässigen Reihen an, wobei sich das sie umgebende Protoplasmageflecht entsprechend erweitert. Häufig ist auch die Lage und Gestalt dieses Plexus unregelmässig und wechselt er oft die Ebene in einer und derselben Rindengegend, namentlich beim Uebergang der Windungen von der Convexität zu den planen und concaven Theilen.

An jeder Pyramidenzelle sind drei Dinge zu beachten: der Radiärfortsatz, die Basilar-dendriten und der Axencylinder.

Der Radiärfortsatz ist verhältnissmässig zarter als an den Riesenpyramiden anderer Regionen der Rinde; er wendet sich, zuweilen nach einer bogenförmigen Krümmung, nach aussen, versieht die sechste Schicht mit Aesten, kreuzt ungetheilt die Schichten der Stern- und Pyramiden-

Fig. 18.



Tiefe Schichten der Sehrinde der 25tägigen Katze.

A, unterer Theil der Schicht der Sternzellen; B, Schicht der Riesenpyramiden; C, Schicht der mittelgrossen Pyramiden mit gebogenem Axencylinder; a, Riesenpyramiden; b, mittelgrosse Pyramiden mit absteigendem Axencylinder; c, d, Pyramiden mit absteigendem, bifurcirtem und in der Schicht der Riesenpyramiden verzweigtem Axencylinder; g, dreieckige Zelle mit gebogenem Axencylinder und absteigender Collaterale; i, Pyramide mit gebogenem aufsteigendem Axencylinder; l, dreieckige Zelle mit absteigendem Axencylinder; m, Spindelzelle mit absteigendem Axencylinder; l, j, Zellen der Schicht der spindelförmigen Elemente, die eine sternförmig und mit aufsteigendem Axencylinder, die andere dreieckig und mit absteigendem Axencylinder; a, Axencylinder.

zellen und gelangt zuletzt in die erste oder plexiforme Schicht, wo er ein ausgedehntes starkes Büschel bildet. Die Aeste dieses Büschels unterscheiden sich durch ihre Dicke von den den mittelgrossen und kleinen Pyramiden angehörigen und nehmen gewöhnlich den unteren Rand der ersten Schicht ein, wobei sie während langer Strecken horizontal verlaufen (Fig. 3, c).

Die Basilarfortsätze sind sehr zahlreich und dick; bei einigen Pyramiden sind sie noch stärker als der Radiärschaft selbst. Diese dicken Fortsätze sind so charakteristisch, dass man sie schon bei oberflächlicher Betrachtung von den homonymen Zellen jeder anderen Rindengegend unterscheiden kann; ihr Verlauf ist fast ausschliesslich horizontal, indem sie im Niveau der Riesenzellen parallele Bündel von Dendriten bilden, deren Länge häufig mehr als $\frac{3}{10}$ mm beträgt, zuweilen schienen sie uns sogar länger als der Radiärschaft zu sein. Diese horizontalen Dendriten sind stachlig und zottig und verzweigen sich zu wiederholten Malen, verbleiben aber dabei in der ursprünglichen Ebene.

Der Axencylinder entspringt aus dem Körper oder aus einem etwas aufsteigenden Basildendriten und zieht in die weisse Substanz hinab, wo er sich in eine dicke Markfaser fortsetzt. Im Verlauf durch die achte Schicht giebt er drei oder vier Collateralen ab, die durch eine lange Strecke horizontal verlaufen und sich öfter theilen. Einige dieser Zweige begeben sich in die siebente Schicht, woselbst sie sich mit dem Körper und den Dendriten homologer Pyramiden zu verbinden scheinen.

Die siebente Schicht oder die Schicht der Riesenpyramiden pflegt noch andere Pyramidenzellen dieser Art, wenn auch von geringerem Umfange, zu enthalten, ausserdem noch drei Zelltypen, nämlich: 1. Kleine Pyramidenzellen mit bogenförmigem Axencylinder; 2. Spindel- oder Sternzellen mit aufsteigendem Axencylinder und 3. Sternzellen mit kurzem, in der Schicht der Riesenpyramiden verzweigtem Axencylinder.

Kleine Pyramiden mit bogenförmigem Axencylinder. — Man trifft sie in der ganzen Zone der Riesenpyramiden und sie haben dieselbe Gestalt und dieselben Eigenthümlichkeiten wie die gleichnamigen Zellen der sechsten Schicht, d. h. der Radiärschaft reicht bis in die erste Schicht und der absteigende, bogenförmige Axencylinder läuft bis zur fünften oder vielleicht noch weiter zurück. Wie man in Fig. 17

J, K sieht, können sie statt eines zwei Bögen mit zwei aufsteigenden Fasern bilden, aus deren unterem Theil Collateralen entsprossen, welche sich in der siebenten oder achten Schicht verzweigen. Einige Axencylinder lösen sich jedoch in eine grössere Anzahl theils aufsteigender, theils absteigender Aeste auf; doch vermochten wir keine bis in die weisse Substanz zu verfolgen. Jedenfalls scheint die Mehrzahl der Nervenverzweigungen dieser kleinen Pyramiden bestimmt, mit den grossen Pyramiden der siebenten Zone in Contact zu treten.

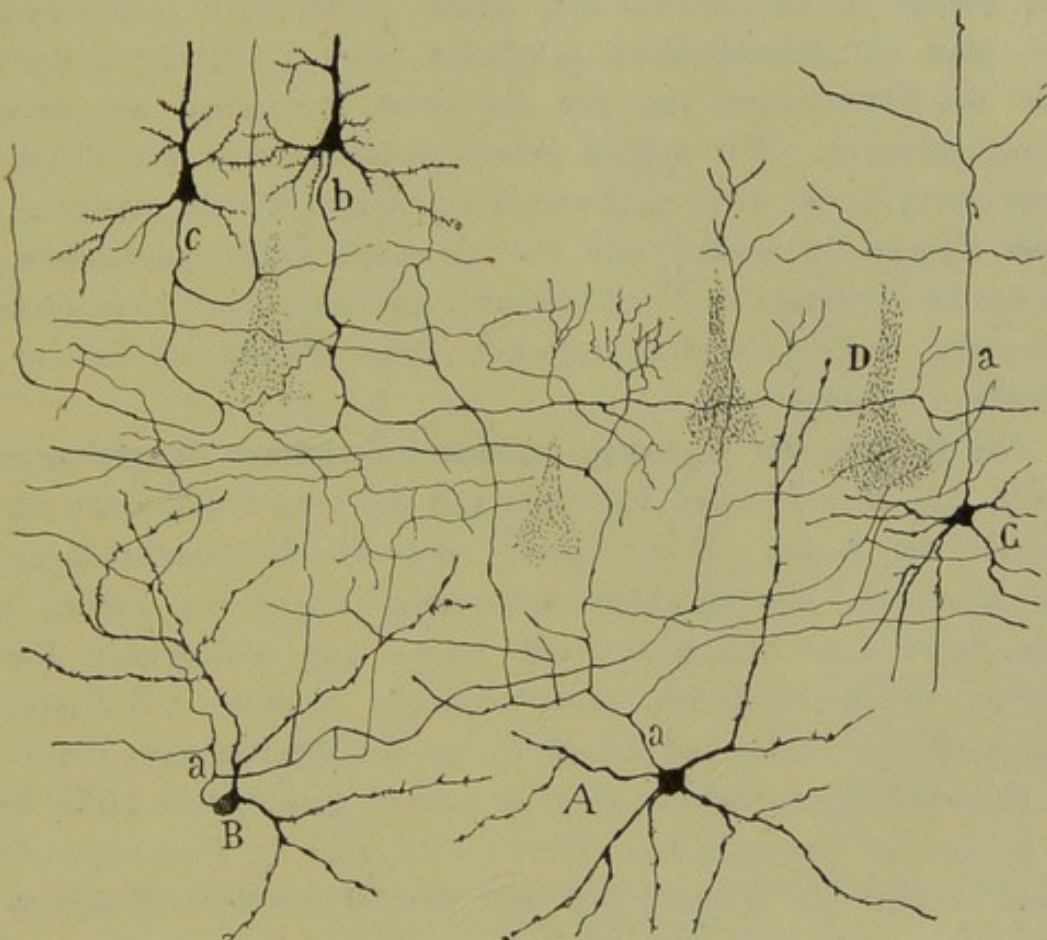
Sternzellen mit aufsteigendem Axencylinder. — Wenig zahlreich und von mittlerer Grösse, haben sie divergirende, in der siebenten Schicht vertheilte Dendriten und einen aufsteigenden Axencylinder, der die sechste Schicht kreuzt, an welche er Collateralen abgiebt, und sich fast bis in die erste oder plexiforme Zone erstreckt. Bei der Länge seines Verlaufs vermochten wir ihn nicht bis zu seinem Ende zu verfolgen.

Sternzellen mit kurzem, diffus verzweigten Axencylinder. — In der siebenten Schicht und öfter noch in der äusseren Partie der achten, liegen einige mittelgrosse Sternzellen, mit 4, 5 oder mehr langen, divergirenden Dendriten versehen, letztere zottig, varikös und häufig verästelt (Fig. 19, *A, B*). Der Axencylinder ist theils ein absteigender oder ein aufsteigender, jedoch verläuft er öfter schräg oder horizontal durch die siebente Schicht, wo er sich spaltet, und seine beiden Aeste lösen sich in eine Endverzweigung sehr langer, meist horizontaler Fäden auf, welche nach vielen Krümmungen sich endlich zwischen den Riesenzellen verzweigen, für welche sie speziell bestimmt sein dürften. In keinem einzigen Falle konnten wir einen nach der sechsten oder siebenten Schicht aufsteigenden Ast feststellen.

Die erwähnten Zellen, welche wir in Fig. 19 reproduciren, ähneln sowohl morphologisch wie hinsichtlich des Verhaltens des Axencylinders gewissen Zellen, welche wir in der motorischen Rinde des Neugeborenen gefunden haben. Doch bietet bei diesen (Fig. 20, *a*) der Axencylinder eine interessante Eigenthümlichkeit: seine Endverzweigung, aus sehr langen, horizontalen oder schrägen Aesten bestehend, erzeugt hier und dort Nester von feinen gewundenen Fäden; dieselben liegen in der Umgebung der Pyramiden oder Sternzellen und begrenzen vollkommen den Zelleib. Gelegentlich erstrecken sich diese pericellulären Geflechte

längs der Dendriten und kennzeichnen präcis die Richtung und den Umfang des Anfangstheils derselben. Man sieht also, dass die Hirnrinde ebenfalls ähnliche pericelluläre Nester enthält wie die von mir ²⁰⁾ an den Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns, im rothen und im Deiters'schen

Fig. 19.



A, B, Sternzellen mit aufsteigendem, in der Schicht der grossen Pyramiden verzweigtem Axencylinder;
 C, Zelle mit aufsteigendem, weit verzweigtem Axencylinder; D, Pyramide der siebenten Zone;
 a, Axencylinder; c und b, Axencylinder kleiner Pyramidenzellen der sechsten Schicht (20 tägiges Kind; Sehrinde).

Kern entdeckten und wie sie Held ²¹⁾ im Kern des Trapezkörpers und Lavilla ²²⁾ in der oberen accessorischen Olive beschrieben hat. Ferner wies ich ²³⁾ nach, dass gleiche Zellen unter der Schicht der grossen Pyramiden in der unteren Partie des Ammonshorns existiren (Sternzellen mit in der Umgebung der Körper der grossen Pyramiden verzweigtem Axencylinder).

Es finden sich also, um dies zu wiederholen, in der Umgrenzung

der Riesen- und mittelgrossen Pyramiden der siebenten Schicht der Sehrinde des erwachsenen Menschen und der (34tägigen) Katze ebendieselben Zellnester, wenn auch nicht so schön und dicht wie die der motorischen Region. Hält man diese Thatsache zusammen mit der anderen, dass in der Sehrhäre des Neugeborenen Sternzellen existiren, welche den diese Nester in der motorischen Rinde erzeugenden gleich sind, so muss man als wahrscheinlich annehmen, dass die Nester in der Sehrinde des Erwachsenen von den erwähnten Sternzellen der siebenten Schicht stammen. Wir müssen jedoch gestehen, dass wir diesen Zusammenhang direkt nicht nachweisen konnten, vielleicht deshalb, weil in der Epoche, in welcher sich die Sternzellen leicht imprägniren (Gehirn des 15 bis 20tägigen Neugeborenen), die Nester noch nicht genügend differenzirt sind. Jedenfalls erfordert dieser Punkt eine weitere und genauere Untersuchung.

Die Schicht der Riesenpyramiden bei anderen Säugethieren. — In Fig. 18, *B*, zeichneten wir diese und die benachbarte Zone aus der Sehrinde der Katze. Man bemerkt, dass die Riesenpyramiden, wie beim Menschen, eine ziemlich regelmässige Anordnung haben; nicht selten findet man Reihen von mit langen und horizontalen Basilar-dendriten versehenen Zellen, doch erreichen dieselben bei Katze und Hund nicht die Dicke und Länge wie in der menschlichen Rinde.

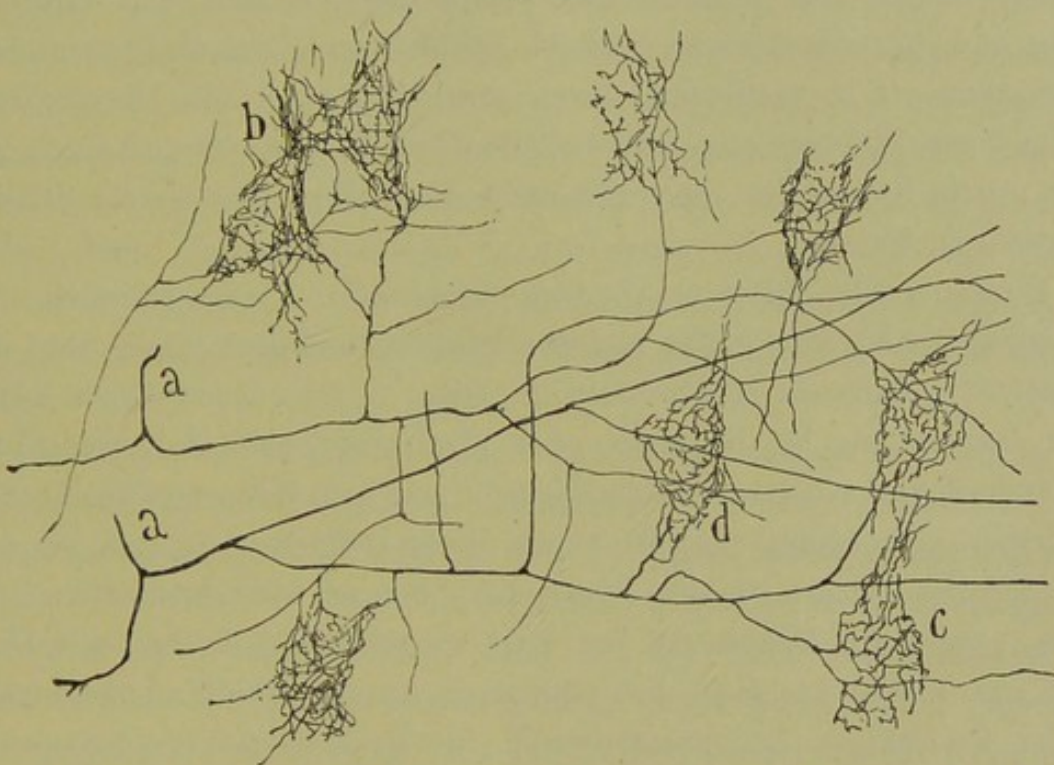
Innerhalb dieser Schicht giebt es ausserdem zahlreiche kleine Zellen mit gebogenem Axencylinder. Die Fig. 18 zeigt die Haupttypen dieser Zellen, welche im Wesentlichen mit den früher beim Menschen beschriebenen zusammenfallen. Der Axencylinder löst sich in 2, 3, 4 oder noch mehr gebogenen Endfasern auf, von denen die meisten in der Schicht der Riesenzellen selbst sich zu verzweigen scheinen. Es fehlen auch nicht aufsteigende bogenförmige Axencylinder oder Collateralen, welche in der unteren Ebene der Sternzellen vertheilt sind, noch absteigende aus den Bögen entspringende Collateralen, welche sich in die darunterliegende Schicht, d. i. die der mittelgrossen Pyramiden mit bogenförmigem Axencylinder (achte Schicht beim Menschen) begeben.

Der sternförmige Typus mit kurzem, Endnester erzeugendem Axencylinder existirt bei der Katze, ebenso wie die pericellulären Körbe; doch ist der Verlauf der Aestchen der Endverzweigung so complicirt,

dass wir den Uebergang von ihnen zu den Nestern nicht zu verfolgen vermochten.

Bei der Katze und dem Hunde findet man ebenfalls in der Schicht der Riesenpyramiden einige Spindel- oder Sternzellen mit aufsteigendem Axencylinder, welcher in die Zone der Sternzellen oder vielleicht noch weiter zieht.

Fig. 20.



Pericelluläre Verzweigungen der Schicht der mittelgrossen und tiefen Riesenpyramiden der motorischen Rinde des 25tägigen Kindes.

a, Axencylinder, in lange horizontale Aeste getheilt; *b*, *c*, *d*, pericelluläre Körbe.

Aus diesem Allem ergibt sich: die Coincidenz der Struktur der Rinde beim Menschen und bei den gyrencephalen Säugethieren ist eine fast vollständige bezüglich der Morphologie der Zellen, nur variirt die Zahl und die Art der Vertheilung derselben. So sind die kleinen Zellen mit gebogenem Axencylinder, welche beim Menschen eine besondere Schicht unter derjenigen der kleinen Sternzellen bilden, bei der Katze sowohl über die Zone der Sternzellen wie die der Riesenzellen zerstreut. Es fehlt daher eine wahre sechste Schicht, wie man auch keine fünfte (die der kleinen Sternzellen) anerkennen kann.

VIII.

SCHICHT DER MITTELGROSSEN PYRAMIDENZELLEN MIT
BOGENFÖRMIGEM AXENCYLINDER.

In Nissl-Präparaten betrachtet, erscheint diese Schicht gegen die siebente und neunte genau abgegrenzt, von welchen sie sich durch ihren extremen Reichthum an Zellen und den fast gänzlichen Mangel an interstitiellen Plexus unterscheidet. Die ersteren sind von mittlerer Grösse und pyramidenförmig, obgleich Spindel- und Dreiecksformen nicht fehlen, und oft in vertikalen, durch parallele Bündel von Nervenfasern geschiedenen Plejaden angeordnet. Die Nissl-Methode fördert auch gewisse grosse Sternzellen, unregelmässig über die ganze achte Schicht zerstreut, zu Tage.

Wie aus Fig. 18 *C* zu ersehen, wiegen die Pyramidenzellen, die hier grösser sind als die der sechsten Schicht, und dreieckigen vor; die Spindelzellen trifft am man seltensten. Diese verschiedenen Typen haben einen langen, bis in die erste oder plexiforme Schicht verlängerten Radiärschaft und seitliche und absteigende, aus dem Körper entspringende Dendriten. Anordnung und Richtung dieser Dendriten variiren bei den verschiedenen Typen: bei den Pyramiden, dem am häufigsten vertretenen Typus, sendet der Körper an der Basis verschiedene divergirende Dendriten aus, welche aus zwei, drei oder mehr Anfangsschäften entspringen; bei den dreieckigen Zellen existiren 2, die Protoplasmaäste erzeugende Schäfte, ein lateraler und ein absteigender (Fig. 18, *l, g*); bei den Spindelzellen ist das Anfangsstück kräftig und absteigend, zieht in die neunte Schicht und sendet im spitzen Winkel mehrere schräge Dendriten aus.

Das eigentliche Charakteristische aber der Mehrzahl der Zellen der achten Schicht liegt im Axencylinder, welcher, gewöhnlich aus dem unteren Theil des Körpers hervorgehend und eine Strecke lang absteigend alsbald einen Bogen mit äusserer Concavität beschreibt und sich in die Schicht der grossen Sternzellen begiebt, woselbst er sich theilt und eine Endverzweigung sehr langer horizontaler Aeste bildet (Fig. 18, *i, g*). In seinem Verlauf giebt er an die achte wie an die siebente Schicht Collateralen ab.

Mit Rücksicht auf das Verhalten der Aeste des bogenförmigen Axencylinders hat man zwei Zelltypen zu unterscheiden: 1. Zellen, deren gebogener Axencylinder gar keine oder nur kurze, zwischen den Zellen der achten Schicht sich verzweigende Collateralen (Fig. 18, *i*) auszusenden scheint; 2. solche, aus deren Bogen eine lange absteigende Collaterale hervorgeht, die bis in die weisse Substanz reicht und sich dort wahrscheinlich in eine Nervenfasern fortsetzt (Fig. 18, *g*).

Die Zellen, deren Axencylinder sich direkt in die weisse Substanz begiebt, müssen in der menschlichen Rinde, falls sie überhaupt existiren, sehr spärlich sein; in der Sehrinde der Katze jedoch, wo der erwähnte Typus mit bogenförmigem Axencylinder weniger zahlreich vertreten ist, vermochten wir hier und da eine Spindel- oder dreieckige Zelle anzutreffen, deren Nervenfortsatz bis in die weisse Substanz verfolgt werden kann (Fig. 18, *m*, *l*). Die Collateralen dieser Zellen sind aufsteigend und dünn und scheinen sich in der achten und neunten Schicht zu vertheilen.

Wir wollen hinzufügen, dass die achte Schicht, wenn auch in geringer Zahl, noch die folgenden Zellen enthält: 1. Riesensternzellen mit divergirenden zottigen Dendriten und kräftigem aufsteigendem Axencylinder, welcher die erste Schicht erreicht, nachdem er unterwegs an die achte und fünfte Schicht (Fig. 18, *J*) Collateralen abgegeben; 2. Sternzellen mit kurzem Axencylinder, theils kleine, dem Spinnentypus angehörig, theils grosse mit in der Nachbarschaft der Ursprungszelle diffus vertheiltem Axencylinder. Letztere, die man auch in anderen Gegenden der Sehrinde antrifft, sind nichts anderes als die bekannten sensiblen Zellen Golgi's, die dieser Gelehrte ebenso wie Mondino, Martinotti und ich selbst in verschiedenen Gebieten der typischen Rinde gesehen haben.

IX.

SCHICHT DER SPINDEL- UND TRIANGELZELLEN.

Diese Zone entspricht der achten Schicht Meynert's und derjenigen der tiefen polymorphen Zellen Schlapp's und ist charakterisirt durch das Ueberwiegen der Markfaserbündel und die Armuth an Nervenzellen, welche sich zu interfasciculären, längsgestellten Serien anordnen. Die

Mehrzahl der Zellen dieser Schicht hat Spindel- oder längliche Eiform. Aus der äusseren Partie des Körpers entspringt ein starker, oft um seinen Ursprung gekrümmter Schaft, der sich nach aussen wendet und die achte und siebente Schicht kreuzt; er macht so viele Windungen und wechselt die Ebene so oft, dass es meistens unmöglich ist, ihn weiter als bis in die sechste Schicht zu verfolgen. Bei der Katze jedoch, bei der die Entfernungen geringer sind, konnten wir bei einigen mehr aussen gelegenen Zellen der neunten Schicht constatiren, dass jener Schaft ziemlich erheblich verdünnt bis in die erste Zone reichte und es dürfte dasselbe wohl bei allen Zellen dieser Schicht statthaben. Aus der unteren Partie des Körpers gehen, bald ein absteigender zwischen den Markfaserbündeln verzweigter Schaft, bald zwei oder drei zarte und divergirende Dendriten hervor.

Die Triangelzellen besitzen einen grossen und sehr langen rädären Dendriten, welcher in die darüberliegenden Schichten zieht, und einen anderen absteigenden, fast ebenso langen, der zwischen den Bündeln der weissen Substanz verzweigt ist, sowie verschiedene vom Körper entspringende seitliche, unter welchen ein transversaler kurzer Schaft besonders hervortritt, welcher sich alsbald in schräge, aufsteigende oder absteigende Dendriten auflöst.

Die in der Nähe der weissen Substanz, in dem Niveau der Conca- vität der Windungen gelegenen Zellen zeigen in Form und Richtung grosse Verschiedenheit. Gewöhnlich trifft man ei- oder spindelförmige Zellen, die sich zu langen polaren, der Ebene der weissen Substanz parallelen Dendriten ausrecken; einige von diesen gelangen nach grossen Umwegen in die darüber liegenden Schichten und enden wahrscheinlich in der plexiformen.

Schliesslich besitzt die weisse Substanz auch eine grosse Zahl von länglichen, spindelförmigen Zellen, welche, arm an Basildendriten, mit einem sehr langen Radiärschaft versehen sind, dessen Verbleib wir nicht näher bestimmen konnten.

Was das Verhalten des Axencylinders anlangt, so stimmen darin alle die erwähnten Zellen überein. Er entspringt aus dem unteren Theil des Körpers oder einem dicken Basaldendriten (bei den Spindel- und Triangelzellen) und zieht direkt in die weisse Substanz, wo er sich

in eine Markfaser fortsetzt. Auf seinem Anfangsverlauf giebt er zwei, drei oder noch mehr Collateralen ab, welche sich gewöhnlich nach rückwärts wenden und sich in der neunten Schicht oder in dem unteren Theil der achten verzweigen. Bei den zur weissen Substanz (den concaven Partien der Windungen) parallelen Spindelzellen verläuft er oft in der Richtung der polaren Dendriten und folgt der Ebene der genannten Substanz, an deren Grenze er mehrere Bögen beschreibt, bis er sich radiär wendet und in eine Markfaser fortsetzt.

Endlich, wenn auch selten, enthält die neunte Schicht auch Zellen mit aufsteigendem, gewöhnlich bogenförmigem Axencylinder, hier und da eine Zelle mit einem kurzen.

WEISSE SUBSTANZ.

Bei genauer Untersuchung der Fasern der weissen Substanz findet man, dass die Mehrzahl, zum Unterschiede von anderen Rindengegenden, mittleres oder geringes Kaliber besitzt; doch giebt es zwei Klassen dicker Fasern, nämlich 1. die, welche die Fortsetzung des Axencylinders der Riesenpyramiden bilden, 2. gewisse etwas zahlreichere Endfasern, welche in der vierten und fünften Schicht verzweigt sind (Opticusfasern).

Aus der weissen Substanz gehen Collateralen hervor, welche sich in der grauen vertheilen und dort auf eine noch unbekannte Art enden.

Uebrigens fördert die Ehrlich'sche Methode auch in der weissen Substanz der Katze und des Hundes (Sehrinde) nicht nur Collateralen, sondern auch Bifurkationen dicker Markfasern hervor, deren Aeste divergirend in die graue Substanz eintreten. Da wo diese Aeste aus der Markfaser hervorgehen, bietet letztere constant eine Einschnürung, wie ich dies bereits früher angegeben habe. ²⁴⁾

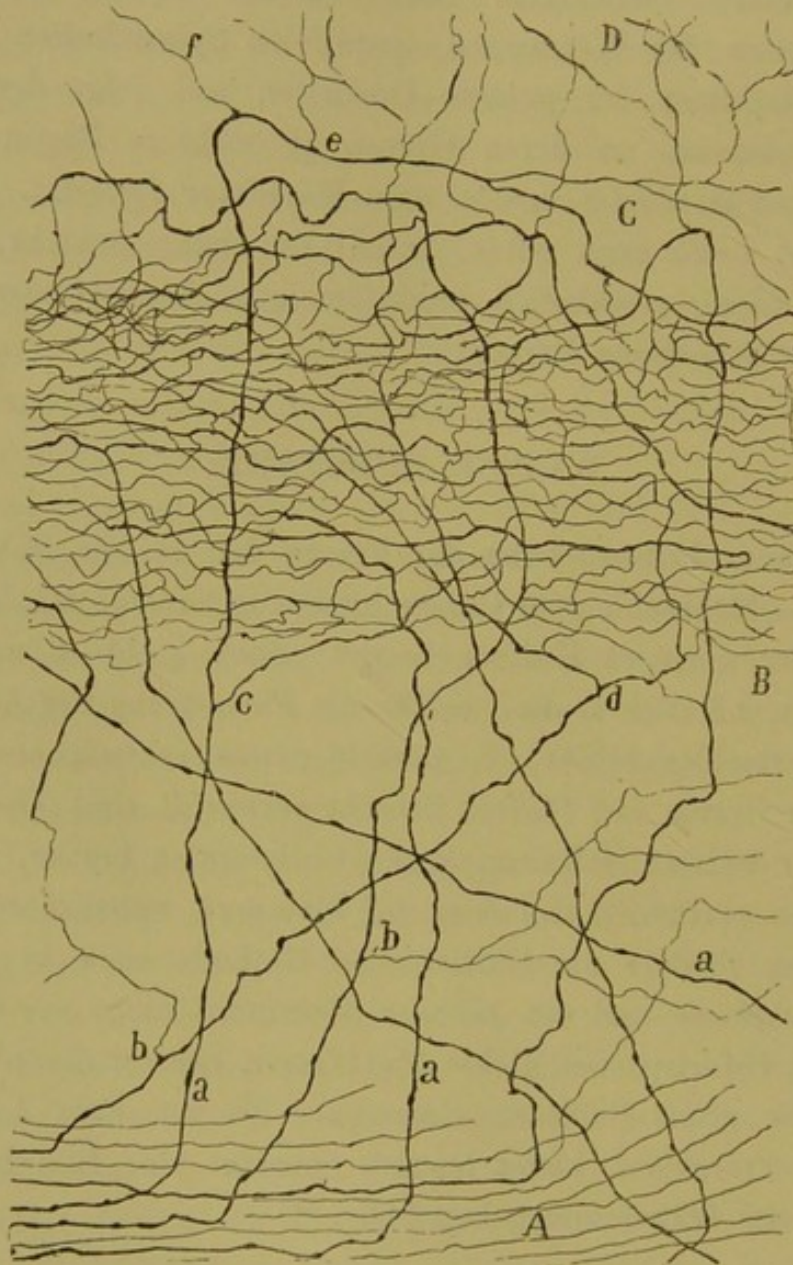
NERVENPLEXUS DER GRAUEN SUBSTANZ.

In Schnitten aus der menschlichen Sehrinde, welche nach Weigert-Pal gefärbt sind, entdeckt man, durch alle Schichten der grauen Substanz hindurch, von Marktuben verschiedener Dicke gebildete Nervenplexus.

Die sie zusammensetzenden Fasern haben verschiedene Richtungen,

aus der man oft auf den Ursprung schliessen kann. So repräsentiren die in verticalen Bündeln von der weissen Substanz bis in die Schicht

Fig. 21.



Dicke Fasern, aus der weissen Substanz kommend und sich im Gennari'schen Streifen verzweigend.
Gehirn eines dreitägigen Kindes.

A, weisse Substanz; B, Schicht der kleinen Sternzellen; C, bogenförmige Fasern und vierte Schicht;
D, Grenze der Schicht der mittelgrossen Pyramiden; a, Anfangsstück der Faser; b, Collaterale
nach den tiefen Schichten; c, nach den oberen Schichten aufsteigende Collaterale.

der mittelgrossen Pyramiden sich erstreckenden Tuben Axencylinder kleiner, mittelgrosser und Riesenpyramiden, sowie solche von Sternzellen

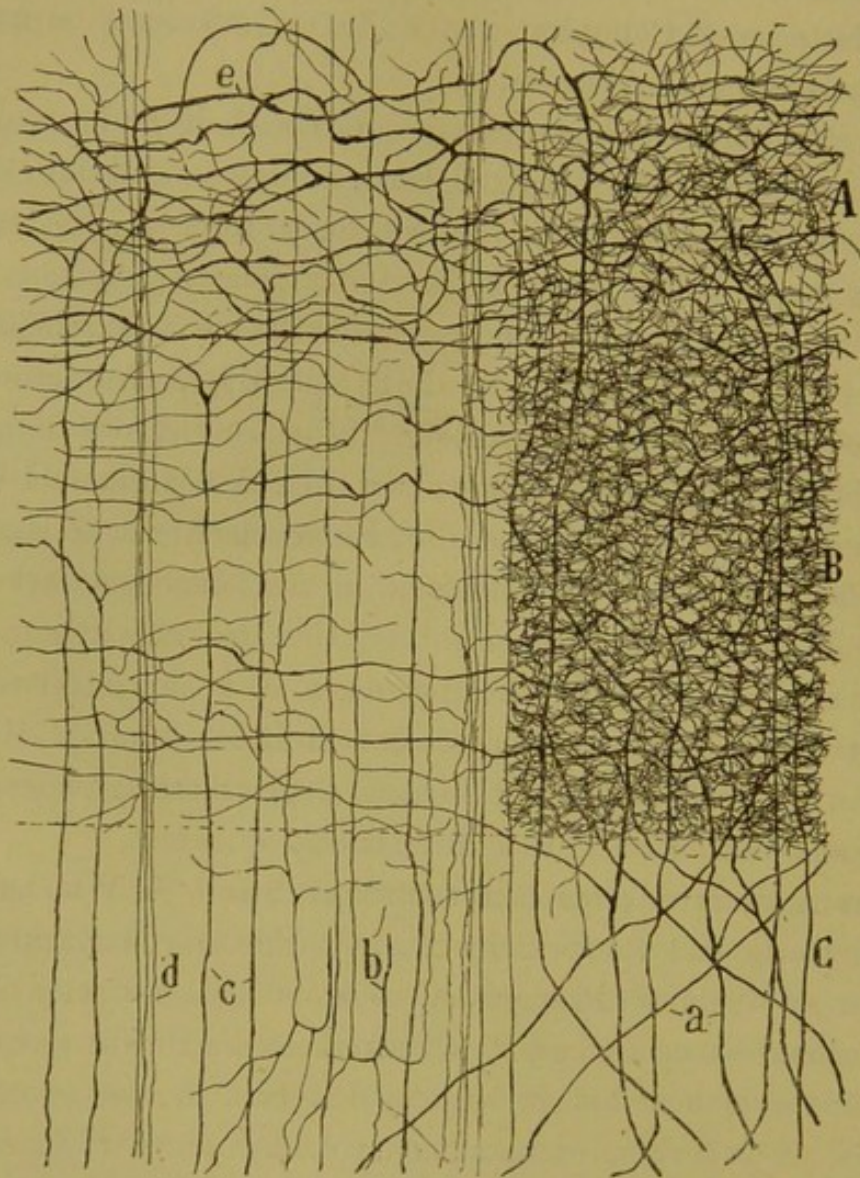
der vierten und fünften Schicht. Dagegen sind die meisten der horizontalen und schrägen, durch die verschiedenen Rindenschichten verstreuten Fasern nichts Anderes (abgesehen von den durch die vierte und fünfte Schicht ziehenden) als Collateralen von Pyramidenaxencylindern und Endäste oder Collateralen von Zellen mit kurzem aufsteigendem oder absteigendem Axencylinder.

Die markhaltigen Nervenplexus der Hirnrinde sind von den Autoren, besonders von Kölliker, Kaes und Botazzi, welche sich der Weigert'schen Methode bedienen, vortrefflich beschrieben worden. Indess fördert die letztere nur einen sehr kleinen Theil der Fasern der grauen Substanz zu Tage; denn die Mehrzahl derselben besitzt keine Markscheide. Schon in meiner Arbeit vom Jahre 1892 habe ich die Aufmerksamkeit auf den ungewöhnlichen Reichthum dieser Plexus und die Mannigfaltigkeit der sie bildenden Fasern gelenkt; wir wollen das damals Gesagte hier nicht wiederholen, zumal uns die Frage nach der Zusammensetzung dieser Plexus der grauen Substanz in der nächsten Arbeit über die motorische Rinde beschäftigen soll. Hier wollen wir nur den für die Sehrinde charakteristischen Plexus studiren, d. h. den im Niveau der vierten und fünften Schicht befindlichen, dessen Reichthum an Markfasern so bedeutend ist, dass er einen mit blossem Auge erkennbaren weissen Streifen (den Gennari'schen oder Vicq d'Azyr'schen) bildet.

Plexus opticus oder Gennari'scher Streif. — Wir haben gesehen, dass die vierte und fünfte Schicht einen Plexus von Markfasern enthält, den man an Weigert-Präparaten erkennt; indess lässt sich die eigentliche Zusammensetzung und Reichhaltigkeit dieses Plexus nur an Chromsilberpräparaten beurtheilen, welche dem Gehirn des neugeborenen oder wenige Tage alten Kindes entnommen sind. An guten Präparaten dieser Art beobachtet man im Niveau der fünften und vierten Schicht einen sehr dichten Filz von Fasern, welcher durch seine Dichtheit von allen übrigen Plexus der grauen Substanz absticht und in welchem die den Sternzellen entsprechenden Löcher deutlich zu erkennen sind. Da die Zellen dieser beiden Schichten verschieden gross sind, so hat auch der sie umgebende interstitielle Nervenplexus ein verschiedenes Aussehen; im Niveau der grossen Sternzellen ist das Dessin sehr locker und gewöhnlich aus dickeren Fäden gebildet, welche relativ beträchtliche

Zwischenräume lassen, während in der fünften Schicht das Geflecht sehr dicht ist, sehr feine Fibrillen enthält und viel kleinere Löcher frei lässt.

Fig. 22.



Nervenplexus der vierten und fünften Schicht der Schrinde des 20 tägigen Kindes.

A, vierte Schicht; B, fünfte Schicht; C, sechste Schicht; a, Opticusfasern; b, Axencylinder von Zellen der sechsten Schicht; c, aufsteigende Axencylinder von Pyramidenzellen der achten Schicht; d, Bündel von Axencylindern mittelgrosser und kleiner Pyramiden; e, Bogen von Opticusfasern mit aufsteigenden Collateralen.

Welches sind die Bestandtheile dieses Plexus? Die genaue Analyse von hunderten von Schnitten, in denen er sehr deutlich imprägnirt war, führte mich zur Aufstellung folgender fünf Arten von Nervenfasern:

1. Opticusfasern; 2. aufsteigende Fasern von Neuronen der darunter liegenden Schichten; 3. Nervencollateralen der Sternzellen; 4. Bündel von Axencylindern darüber befindlicher Pyramiden; 5. Endverzweigungen von autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder.

Opticusfasern. — Mit diesem Namen bezeichnen wir gewisse kräftige, aus der weissen Substanz kommende und in der Schicht der grossen und kleinen Sternzellen verzweigte Marktuben. Diesen Fasern, welche durch ihre Zahl und Stärke über die in der vierten und fünften Schicht verzweigten überwiegen, verdankt die intermediäre Region der Rinde das erwähnte Aussehen eines weissen Streifen.

Es dürfte schwer halten, in der Sehrinde eines 15 bis 30 tägigen Kindes die von diesen starken oder optischen Markfasern gebildete Verzweigung von der durch die übrigen Nervenfasern erzeugten zu unterscheiden, da sich zu dieser Epoche häufig und gleichzeitig alle den Gennari'schen Streifen bildenden Faktoren imprägniren; indess gestattet das frühzeitige Auftreten der Opticusfasern uns, sie leicht zu erkennen. Dieselben erscheinen schon beim achtmonatlichen menschlichen Fötus und besonders unmittelbar nach der Geburt ausgebildet, zu einer Zeit, in welcher die übrigen Bestandtheile des Plexus noch nicht ganz differenzirt sind oder zum Chromsilber keine Affinität besitzen. Deshalb gewinnt man nicht selten Präparate, wie das in Fig. 21, wo nur die aus der Markstrahlung des Opticus stammenden Fasern gefärbt sind.

Man erkennt diese Fasern an mehreren Merkmalen: an ihrer Stärke, die bedeutender ist als die des Axencylinders der grossen und mittleren Pyramiden; an ihrem mehr oder weniger schrägen Verlauf, der manchmal durch Windungen und Richtungswechsel innerhalb der neunten, achten, siebenten und sechsten Schicht complicirt ist; an den spitzwinkligen Dichotomien nebst der Bildung von aufsteigenden, für die vierte und fünfte Zone bestimmten Aesten. In der Schicht der kleinen Sternzellen angelangt, bieten die Opticusfasern ein zweifaches Verhalten: die einen biegen plötzlich in irgend einer Ebene dieser Zone um, durchlaufen horizontal sehr lange Strecken und spalten sich dann zu wiederholten Malen; die anderen gelangen bis an den oberen Rand der vierten Schicht, machen eine Krümmung und zuweilen einen nach unten concaven Bogen und ziehen in horizontalen Windungen längs des äusseren Randes der

genannten Schicht oder durch diese selbst; nach diesen vielen Umwegen verlieren sie sich in dem Plexus, welcher die grossen Sternzellen umgiebt.

Diese Bögen steigen manchmal bis in die Schicht der mittelgrossen Pyramiden hinauf, zwischen denen sie weite Undulationen machen, um dann wieder in die vierte Zone hinabzutreten. Zuweilen spaltet sich die Markfaser am Rande der vierten oder fünften Schicht und bildet gleiche oder verschieden grosse Aeste, bald von derselben Richtung, bald von entgegengesetzter.

Die von den Opticusfasern abgegebenen Aeste sind sehr zahlreich. Beim Durchkreuzen der tiefen Schichten (siebente, achte, neunte) entspringen häufig im spitzen Winkel eine oder zwei Collateralen (Fig. 21, *b*), welche sich wahrscheinlich in eben diesen Zonen verzweigen; in manchen Fällen indess ziehen diese Collateralen wie das Ursprungsstück nach oben und dringen, in einiger Entfernung von diesen, in die Schicht der kleinen Sternzellen. Zuweilen endlich beobachtet man, dass die Opticusfaser, bis dahin ungetheilt, sich unterhalb der fünften Schicht halbt oder in zwei ungleiche, im Geflecht derselben verzweigte Aeste spaltet.

Aus der oberen bogenförmigen Partie der am äusseren Rande der vierten Schicht angelangten Fasern entspringen oft eine oder zwei aufsteigende und schräge Collateralen, welche die Zone der mittleren Pyramiden erreichen und sich in ihr verzweigen, zum Theil vielleicht bis in die zweite und dritte Schicht vordringen (Fig. 21, *c*).

Die Mehrzahl jedoch der aus den Opticusfasern stammenden Collateralen entspringt aus dem horizontalen Stück derselben, innerhalb der vierten und fünften Zone; diese, sich in verschiedenen Winkeln abzweigend und nach allen Richtungen, vorwiegend aber parallel der Rinde verlaufend, erleiden eine wiederholte Verästelung und bilden in den genannten Schichten einen sehr dichten Nervenplexus, in dessen Löchern die Sternzellen liegen. Bei weitem die meisten der aus den Opticusfasern hervorgehenden Aeste vertheilen sich also in den Schichten der Sternzellen und man muss folglich diese Schichten als den Hauptort der grauen Substanz bezeichnen, in welchem sich das optische Bild projicirt und an dem die optische Empfindung vor sich geht. Jede Opticusfaser verbindet sich, nicht mit einer, sondern mit

sehr vielen kleinen und grossen, in genügend von einander getrennten corticalen Radien gelegenen Sternzellen, wodurch wiederum das Gesetz der Stromschwellung bestätigt wird, das bei den Neuronen der Empfindungsbahnen ganz specielle Geltung zu haben scheint.²⁵⁾

Die genaue Untersuchung der Rinde eines neugeborenen Kindes lässt auch das Vorhandensein einiger aus dem Plexus opticus entsprungener Nervencollateralen erkennen, welche nach oben steigen und sich in der Schicht der mittleren und kleinen Pyramiden verzweigen. In zwei oder drei Fällen waren diese Seitenäste, aus horizontalen Fasern des Gennari'schen Streifs hervorgehend, sehr kräftig und setzten sich bis in die erste Zone fort, wo sie nach kurzem horizontalen Verlauf endeten. In jedem Falle indess stellen diese aufsteigenden Fasern, welche für andere Schichten bestimmt sind, ein im Verhältniss zu der ausserordentlichen Menge der in der Zone der Sternzellen vertheilten und endenden Opticusfasern unbedeutendes Contingent dar.

Gehen nun die erwähnten Fasern wirklich aus den primären optischen Centren hervor? Könnten sie nicht auch intracerebrale Associationsfasern sein? Man muss zugeben, dass es heute noch unmöglich ist, den vollständigen Nachweis für die Herkunft jener Fasern aus dem Sehnerven zu erbringen, jedoch sprechen folgende gewichtige Thatsachen dafür, dass die dicken, im Gennari'schen Plexus verzweigten Fasern diesen letzteren Ursprung haben.

1. Die Sternzellen der vierten und fünften Schicht erscheinen sehr atrophirt, im Vergleich zu den normalen sowohl bei Menschen wie bei den Thieren, welche lange Zeit blind gewesen waren. Cramer²⁶⁾ hat dies auch in der Fissura calcarina eines einäugigen Menschen beobachtet. Diese Atrophie dürfte sich durch das Aufhören oder die erhebliche Verminderung (bei einseitiger Blindheit) der durch die secundären optischen Bahnen zugeführten Lichterregung erklären lassen, wobei wir unter den secundären Bahnen die aus den primären optischen Centren, dem Ort der Endigung und Verzweigung der Netzhautfasern, entspringenden Fasern verstehen.

2. Die von der weissen Substanz nach dem Gennari'schen Streifen ziehenden Fasern sind viel dicker als die Associationsfasern und selbst die Axencylinder der Riesenpyramiden, wenigstens beim neugeborenen

und mehrtägigen Kinde. Dieser Umstand spricht für den extracorticalen Ursprung derselben.

3. Die Axencylinder der im Corpus geniculatum externum und Pulvinar, den Ursprungssitzen der centralen optischen Bahn, befindlichen Zellen sind gewöhnlich sehr stark; desgleichen, wenn auch nicht so sehr, die der Zellen des vorderen Vierhügels.

4. Die Existenz der dicken zuführenden Fasern (nach Kölliker die Cajal'schen Fasern), welche ich²⁷⁾ zuerst in der sensiblen-motorischen Rinde entdeckt habe, scheint eine Eigenthümlichkeit der sensorischen Sphären des Gehirns zu bilden. Wenigstens vermochten wir sie in dem von Flechsig als Associationscentren bezeichneten Windungen nicht zu finden.

5. Die dicken, aus Riesenzellen der psychomotorischen Region stammenden Fasern gelangen niemals in andere Gehirnlappen, sondern steigen quer durch das Corpus striatum hinab, um die Pyramidenbahn zu bilden. Am Gehirn des Mäusefötus lässt sich dies leicht nachweisen.

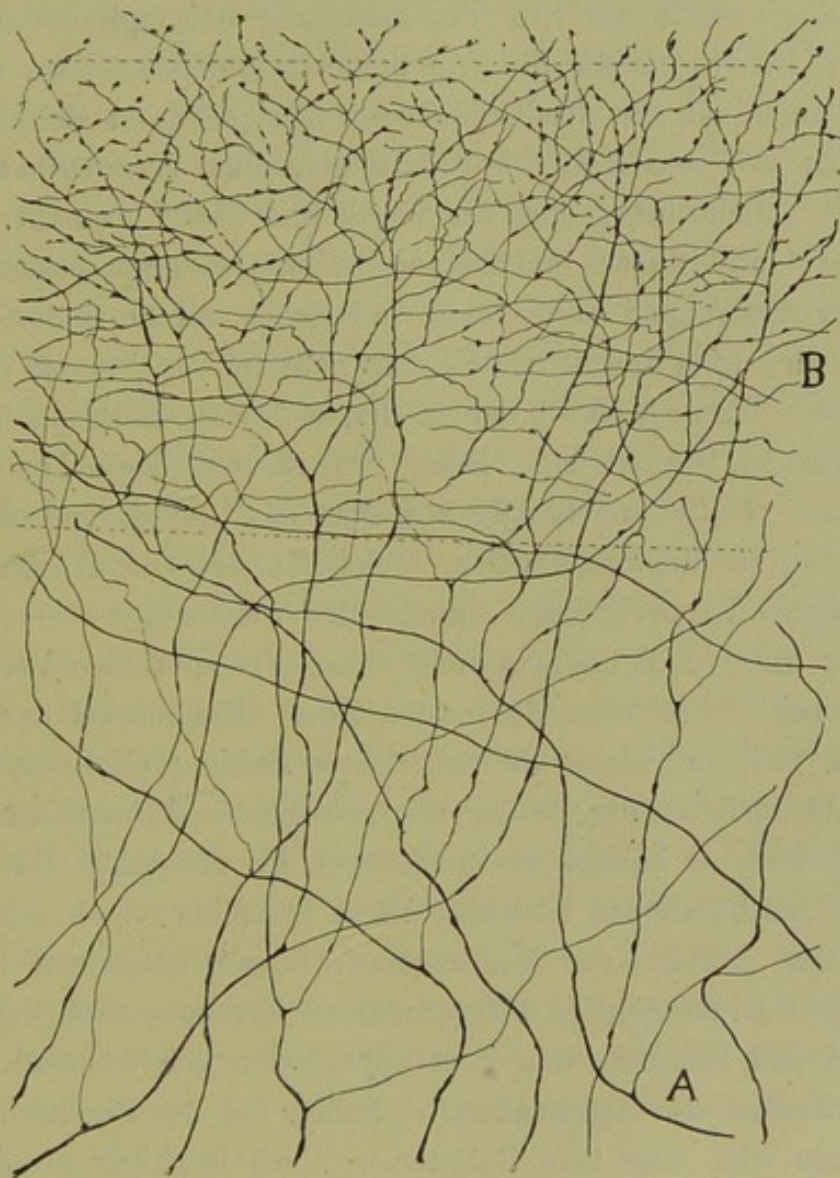
6. Die Physiologie und Anatomie lehren übereinstimmend, dass die Sehregion einen beträchtlichen Theil von Opticusfasern aufnehmen muss; es ist daher natürlich, als solche diese unzählbaren dicken, über die Schicht der Sternzellen vertheilten Fasern zu betrachten, zumal die dichten Geflechte, welche durch sie erzeugt werden, den besonderen, fast specifischen Bestandtheil der Sehsphäre darstellen.

7. In Anbetracht des dynamischen Schemas über die Centren der Association und Projection und vorausgesetzt, dass die Centren der Projection oder der Empfindung nicht das Substrat der Gedanken, sondern nur der Empfindungen darstellen, muss man annehmen, dass die Mehrzahl der Associationsfasern der Sehrinde von Leitern im zuführenden statt im zuführenden Sinne gebildet wird. Wir leugnen nicht das Vorhandensein von Fasern, die der optischen Leitung fern stehen und die aus anderen corticalen Bezirken (centrifugale oder hemmende Associationsfasern Flechsig's) kommen, aber wir behaupten, dass sie in der Sehsphäre weniger zahlreich sind als in anderen Hirngebieten, und dass daher der grössere Theil der in jene eintretenden Marktuben vom Opticus stammen müssen.

Die Opticusfasern und der Gennari'sche Streif sind sehr deutlich

in der Sehsphäre der einige Tage alten Katze. Wie aus Fig. 23, *B*, ersichtlich, spalten sich viele von ihnen und senden im spitzen Winkel

Fig. 23.



Opticusfasern der Schrinde der fünftägigen Katze.

A, Fasern, aus der weissen Substanz kommend, mit Bifurkationen; *B*, Nervenplexus des Opticus in der Schicht der Sternzellen (vierte und fünfte beim Menschen).

Collateralen aus, theils nicht fern von der weissen Substanz, theils in den tiefen Schichten; sie gelangen in diejenige der Sternzellen, wo sie mit einer lockereren Verzweigung als die beim Menschen beschriebene

enden. Viele Markfasern steigen schräg hinauf in den oberen Theil der genannten Schicht und lösen sich in Büschel von varikösen Aesten auf, von denen einige sich bis in die Schicht der mittelgrossen Pyramiden erstrecken. Alles in Allem, bei der Katze ist die Schicht der Sternzellen ebenfalls der Sitz der Endigung der Opticus- oder dicken zuleitenden Fasern; sogar die von ihnen in tieferen Zonen abgehenden Aeste schienen uns für den Contact mit den genannten Zellen bestimmt.

Fasern aus den Zellen mit aufsteigendem Axencylinder. — Aus Fig. 22, *B*, ersieht man, dass die vierte und fünfte Schicht neben dem Plexus der Opticusfasern noch einen anderen zarteren besitzt, der von den Endverzweigungen zahlreicher gebogener Axencylinder der Pyramiden der siebenten und achten Schicht gebildet wird, sowie von anderen aufsteigenden Axencylindern der in der sechsten, siebenten und achten Zone gelegenen Sternzellen. Beim erwachsenen Menschen färbt sich dieser Plexus relativ unabhängig von dem des Opticus und man bemerkt darin ab und zu dichtere Partien, welche in der Umgebung von Sternzellen gelegene Verzweigungen darzustellen scheinen.

Da es uns jedoch nicht gelungen ist, die speziellen Verbindungen, welche sowohl im Niveau der ersten Zone (Endbüschel des Schaftes), wie in der sechsten, siebenten und achten Schicht (Zellkörper und absteigende Dendriten) die Zellen mit gebogenem Axencylinder besitzen, zu demonstrieren, so können wir auch über die physiologische Bedeutung dieser so eigenthümlichen Elemente nicht urtheilen; doch lässt sich vermuthen, dass, mittelst der Nervenverzweigungen derselben, irgend eine in der ersten Rindenschicht aufgenommene Erregung nach der Zone der Sternzellen und selbst zu den Riesenpyramiden geleitet wird.

Collateralen der Sternzellen. — Schon bei der Beschreibung dieser Zellen sahen wir, dass ihre Collateralen, oft kräftiger als der Schaft, sich in der vierten und fünften Schicht verzweigen und einen complicirten Plexus langer, meist horizontaler Bälkchen bilden. In Uebereinstimmung mit dem Gesetz der dynamischen Polarisation des Neurone, müssen wir annehmen, dass diese Collateralen den Zweck haben, anderen benachbarten Sternzellen einen Theil des vom Körper und den Dendriten aufgenommenen Stroms zuzuführen; jedoch wollen wir gestehen, dass der Umstand, dass bei den Sternzellen die initialen Collateralen oft

stärker sind als der Axencylinder, der Theorie ernste Schwierigkeiten und Zweifel bereitet.

Ebenso herrscht noch tiefes Dunkel über die Rolle, welche die Nervenverzweigungen der Zelle mit kurzem Axencylinder, welche sich in der vierten und fünften Schicht befindet, spielen. Stellen diese Zellen eine nothwendige Verbindung her zwischen den Opticusfasern und den Sternzellen mit langem Axencylinder? In diesem Falle könnte man sie als Erzeuger von Nervenenergie betrachten, ebenso wie die zur Erhöhung der elektrischen Stromspannung bestimmten Akkumulatoren, als dazu bestimmt, starke optische Reflexe in der Rinde zu erzeugen, und die Eintragung des Sinnesbildes in anderen Sphären des Gehirns zu erleichtern. Auch Monakow²⁸⁾ zeichnet in seinen Schematas der Sehbahnen in die Nerven-Protoplastmaverbindung der primären optischen Centren eingeschaltete Zellen mit kurzem Axencylinder (Fortpflanzungs- oder Einschaltungszellen), aber seine Zeichnungen entsprechen nicht der Wirklichkeit, denn wie zuerst mein Bruder nachwies²⁹⁾ und ich und Kölliker später bestätigte, berühren im vorderen Vierhügel und Corpus geniculatum externum die Opticusverzweigungen unmittelbar den Körper und die Dendriten grosser Zellen mit langem Axencylinder. Jedenfalls, und trotzdem unsere jüngsten Beobachtungen eine gründliche Lösung dieser Frage noch nicht zulassen, müssen wir erklären, dass wir der Ansicht nicht abgeneigt sind, wonach die zahlreichen Zellen mit kurzem Axencylinder der vierten und fünften Schicht als erste Verbindungsstelle der Opticusfasern gelten. Von diesen Zellen dürfte sich die optische Erregung, an Intensität mehr oder weniger zunehmend, auf verschiedene Elemente, hauptsächlich aber auf die grossen und mittleren Sternzellen verbreiten, mit denen der Axencylinder jener Zellen in innigen Contact gelangt.

Schaft-Bündel von Pyramiden und anderen Zellen mit gebogenem Axencylinder. — Da diese Dendriten die vierte und fünfte Schicht kreuzen, wo sich hauptsächlich die Opticusfasern vertheilen, ist es natürlich anzunehmen, dass die Pyramiden ebenfalls fähig sind, die optische Erregung aufzunehmen und sie vielleicht zu den, die Reflexbewegungen der Augen regulirenden Nervencentren zuzuführen.

Das periphere Büschel könnte auch noch andere, vielleicht aus

Associationsfasern (Flechsig's Hemmungsfasern) kommende Ströme empfangen.

Die übrigen Nervenplexus der Sehrinde haben wir noch nicht genügend durchforscht. Wir glauben jedoch, dass, mit geringen Unterschieden, diese Plexus (Plexus der Molekularschicht, der kleinen und mittleren Pyramiden, der Zone der Riesenzellen etc.) aus denselben Faktoren bestehen, wie die entsprechenden der übrigen Regionen. Von ihnen werden wir bei dem Studium der motorischen und anderer Sphären der grauen Substanz des menschlichen Gehirns sprechen. Nur das wollen wir hier vorwegnehmen, dass die erste oder plexiforme Schicht, sowie diejenige der Pyramiden Verzweigungen zu enthalten scheinen, welche aus direkt aus der weissen Substanz kommenden und zarteren Fasern als es die des Opticus sind, stammen. Vielleicht gehören diese Markfasern zu den von Flechsig centrifugale Associationsfasern genannten, d. h. zu den in den Associationscentren entstandenen, welche den Zweck haben, auf die Sinnessphären im mässigen Sinne zu wirken. Eher als die Empfindung mässigende, wie Flechsig will, möchten wir sie als tonisirende oder dynamogene ansprechen, eine Eigenschaft, die vielleicht mit dem Vorgang des Aufmerkens und der Regulirung der zur Erinnerung nothwendigen physikalisch-chemischen Prozesse in Verbindung steht. Doch ist dies natürlich alles nur Hypothese. Uebrigens spricht zu Gunsten der associativen Natur der in der ersten Schicht endenden Fasern eine analoge Thatsache, die schon vor einiger Zeit von mir nachgewiesen worden ist. Sie besteht darin, dass man in der grauen Rinde der inneren Fläche des Gehirns der Maus und des Kaninchens, in welcher Gegend die Kürze der Entfernungen die Verfolgung der Fasern erleichtert, häufig Markfasern antrifft, welche von dem bogenförmigen antero-posterioren Associationsbündel losgetrennt und in der ersten Schicht vertheilt sind, in der sie grosse Strecken zurücklegen.

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS.

Wenn nun auch unsere Studien über die Sehrinde des Menschen noch nicht beendet sind und speziell Angaben über die Strukturverhältnisse anderer mit der Funktion des Sehens mehr oder weniger

in Zusammenhang stehender Gebiete bisher fehlen, so lassen sich doch aus den gewonnenen Resultaten folgende Schlussfolgerungen ableiten:

1. Die Sehregion, und namentlich die Fissura calcarina und deren Umgebung besitzen eine besondere, von derjenigen der übrigen Rinde sehr verschiedene Struktur, wodurch meine früheren Arbeiten über die Sehrinde des Kaninchens 1892 und die kürzlich von Flechsig und anderen ausgesprochenen Behauptungen bestätigt werden.

2. Der anatomische Ausdruck dieser Struktur ist folgender: Das Vorhandensein von Sternzellen mit langem, absteigendem Axencylinder in der, der Körnerschicht anderer Rindensphären entsprechenden Zone; die Bildung eines dichten Plexus von Opticusfasern (Gennari'scher Streifen), der mit diesen Zellen in Contact steht; die Existenz von besonderen, aus Zellen mit gebogenem, aufsteigendem Axencylinder zusammengesetzten Schichten (sechste und achte) und die schon von Vielen erwähnte geringe Zahl von Riesen- und auch mittelgrossen Pyramidenzellen.

3. Da die Schichten der kleinen und grossen Sternzellen den Hauptsitz der Endigung der Opticusfasern repräsentiren, muss man annehmen, dass sie auch der Ort der optischen Empfindung sind.

4. In gleicher Weise erscheint die Vermuthung natürlich, dass die hauptsächlichste oder commemorative optische Erregung, d. h. die dazu bestimmte, in der Gestalt von Erinnerungen oder latenten optischen Bildern in der Associationsrinde registriert zu werden, in den Axencyclindern der Sternzellen verläuft. Nach der Theorie des binocularen Sehens muss jede corticale Sehsphäre Fasern von identischen Punkten beider Netzhäute aufnehmen; daher wird eine Sternzelle mit rechts- und linksseitigen optischen Verzweigungen in Verbindung treten; ungeachtet dessen, dass, wie ich in meiner Studie über das Chiasma mitgetheilt habe, diese doppelte Verbindung nur in den primären optischen Centren stattfinden könnte.

5. Es ist wahrscheinlich, dass die Riesenpyramidenzellen und ihre Axencylinder die motorisch-optische oder optische Reflex-Bahn darstellen, welche, wegen der Existenz anderer motorischer Sehcentren in der motorischen Region und wegen des geringen Volumens der von ihnen beherrschten Muskeln, in der Occipitalrinde eine geringe Ent-

wicklung erreichten. Diese optische Reflexbahn würde die conjugirten Bewegungen der Augäpfel, der Augenlider und des Pupillarmuskels erklären, Bewegungen, welche nach den physiologischen Untersuchungen von Schaffer, Unverricht, Danillo, Munk u. a. durch die Erregung der Occipitalrinde erzeugt werden. Diese optisch-motorischen, bilateral wirkenden Fasern steigen, nach Munk und Flechsig, in der Gratiolet'schen Markstrahlung hinab (thalamo-corticales Bündel von Flechsig) und enden (vielleicht indirekt) in den motorischen Centren der Vierhügel und sogar in denen der Medulla oblongata und des Rückenmarks (Bewegungen des Halses und Kopfes, entsprechend den corticalen optischen Empfindungen).

6. Da jede Pyramide in der vierten und fünften Schicht mit dem Plexus opticus und in der ersten wahrscheinlich mit Associationsfasern in Verbindung tritt, so ist anzunehmen, dass die in ihnen stattfindenden Entladungen zweierlei Ursprung haben, einmal optische Erregungen sind, alsdann aus den Associationscentren stammen.

7. Die sehr zahlreichen Zellen mit kurzem Axencylinder der centralen Schichten der Sehrinde könnten zwei Aufgaben haben: Die Energie des optischen Reizes zu steigern und denselben den in verschiedenen Schichten und Rindenradien befindlichen Pyramiden und Sternzellen zuzuführen.

8. In der Sehrinde und den übrigen Rindenregionen giebt es gemeinsame Strukturbestandtheile, die trotz der lokalisirten Funktionen und entsprechenden anatomischen Anpassungen wenig oder garnicht modificirt sind: solche sind die erste oder plexiforme Schicht, constant aus denselben Zellen und Nervenfasern zusammengesetzt, sowie die Schichten der kleinen und mittleren Pyramiden und die der Spindel- oder polymorphen Zellen, Schichten, welchen der gleiche Bauplan zu Grunde liegt. Man darf daher behaupten, dass dieses gemeinsame anatomische Substrat in der ganzen Rinde die gleiche Funktion ausübt.

Wenn wir mit Sicherheit nachweisen können, dass die Molekularschicht die Endverzweigungen der intercorticalen Associationsfasern empfängt (und wir sahen bereits, dass Anzeichen dafür existiren), so könnten wir einem jeden der beiden Bestandtheile oder Mechanismen des Baues der Sinnesrinde eine besondere Bedeutung beimessen: der

spezifische Faktor (Sternzellen), der vorwiegende Ort der Endigung der Sinnesfasern, wäre der anatomische Sitz der Empfindung; und der gemeinsame Bestandtheil (Molekularschicht, kleine und grosse Pyramiden etc.) würde den motorisch-ideellen Mechanismus repräsentiren, d. h. den Ort, wo der spezielle motorische Impuls (Bewegung der Augen, des Kopfes etc.) zu Stande kommt, der in der plexiformen Schicht durch die Thätigkeit der motorisch-ideellen, aus den Associationscentren stammenden Fasern vermittelt wird. Neben diesen motorisch-ideellen Fasern könnten noch die die Empfindung mässigen, von denen Flechsig spricht, existiren.

ALLGEMEINER AUSBLICK AUF DEN BAU DER ÜBRIGEN SINNESSPHÄREN DER RINDE.

Ogleich unsere Studien über die Hör-, Riech-, motorische und Associationsrinde noch nicht beendet sind, so wollen wir doch schon hier einige Angaben machen, die sich zu den vorstehenden Ausführungen in Beziehung bringen lassen.

1. Nicht nur die Sehrinde, sondern auch die übrigen Sinnessphären der Rinde besitzen Eigenthümlichkeiten, an denen sie an guten Chromsilberpräparaten auf den ersten Blick erkennbar sind. Z. B. die Rinde des Lobus limbicus oder Riechrinde charakterisirt sich, wie C. Calleja³⁰⁾ nachgewiesen und Kölliker³¹⁾ und ich bestätigt haben, durch die grosse Dicke der Molekularschicht, wo sich selten die Sinnesfasern (die aus der äusseren Wurzel des Nervus olfactorius kommenden) vertheilen; durch das Fehlen der kleinen Pyramiden, an deren Stelle sich grosse dreieckige und Spindelzellen finden; durch das Aussehen einer herabsteigenden Quaste oder Büschel, welches die Dendriten der mittelgrossen und Riesenpyramiden etc. bieten. Die Hörrinde erkennt man an der Existenz grosser horizontaler Spindel- oder Triangelzellen, die über die mittleren Rindenschichten zerstreut sind; an der ausserordentlichen Zahl und beträchtlichen Zartheit der doppeltgebüschelten Zellen, welche mit einem pinselförmig verzweigten Axencylinder versehen sind; an der Zartheit der Fasern des sensoriiellen Plexus in der Schicht der Körner oder kleinen Zellen. Endlich, die Bewegungsrinde: an ihrer grossen

Breite; an der beträchtlichen Stärke der plexiformen Schicht; an der ausserordentlichen Menge der mittelgrossen und Riesenpyramiden, an dem Vorhandensein eines in der Zone der Körner sehr concentrirten und sich in die der Riesen- und mittleren Pyramiden erstreckenden sensoriiellen Plexus, dessen Markfasern sehr kräftig sind, in schräger Richtung verlaufen und zahlreiche Dichotomien erzeugen.

2. Die Associationsrinde wie die motorische und akustische besteht aus sechs Schichten: 1. die plexiforme; 2. die der kleinen Pyramiden; 3. grosse Pyramiden; 4. Körner oder kleine Pyramiden, mit kleinen Sternzellen vermengt; 5. tiefe, mittelgrosse und Riesenpyramiden; 6. Spindel- und polymorphe Zelle. In der Riechrinde fehlt die Zone der Körner, doch lassen sich die übrigen Schichten unterscheiden.

3. Die sogen. Körnerschicht ist in der Associations- wie in der Projections- oder Sinnesrinde der Hauptsitz der Vertheilung der aus den übrigen Centren stammenden Fasern. Gemäss der Gegenwart dieser intermediären Schicht bleiben die grossen Pyramiden in zwei Schichten getrennt, eine supragranulare, im Allgemeinen sehr reich an voluminösen Zellen, und eine subgranulare, an diesen ärmere, aber mehr mittelgrosse Pyramiden besitzend. Oft erreichen die Riesenzellen einen noch grösseren Umfang in der subgranularen Zone (fünfte Schicht), ein Umstand, den man namentlich in der Associationsrinde (vordere Stirn- und hintere Scheitelgegend) oft antrifft, wo sie sich zu concentrischen, durch starke, horizontale Dendriten vereinigten Reihen anordnen, die an die typische Anordnung der Sehrinde erinnern.

Diese Körnerschicht birgt zwei Arten von kleinen Zellen: 1. kleine Pyramidenzellen mit langem, absteigendem Axencylinder; letzterer mit dicken, oft bogenförmigen und rückläufigen Initialcollateralen versehen; 2. Stern- oder Spindelzellen mit kurzem Axencylinder. Unter letzteren lassen sich mehrere Typen unterscheiden, nämlich: a) Spindel- und Sternzellen, zottig, mit kurzem, aufsteigendem Axencylinder, der in den verschiedenen Ebenen der vierten Schicht verzweigt ist und sogar in den benachbarten der dritten; b) Spindel- und Sternzellen, deren Axencylinder sich nach der ersten Schicht zurückwendet; c) Sternzellen mit starkem, aufsteigendem Axencylinder, der sich alsbald in sehr lange und dicke horizontale und schräge Aeste spaltet (diese Zellen liegen

auch in der fünften Schicht oder derjenigen der tiefen Riesenpyramiden; d) sehr kleine, spinnenförmige Zellen mit sehr kurzem, dünnem, in der vierten Schicht verzweigtem Axencylinder. Kurz: die vierte Zone besteht aus einer ausserordentlichen Anzahl von Zellen mit kurzem Axencylinder, der gewöhnlich ein aufsteigender ist, wodurch die primäre oder secundäre Sinneserregung (secundär vielleicht in den Associationscentren) sich einer Menge in verschiedenen Schichten und Radien gelegener Zellen mittheilen kann. Wir bemerken, dass fast alle diese Zellen der Körnerschicht der motorischen und Associationsrinde ihre mehr oder weniger modificirten Repräsentanten in der Schicht der kleinen Sternzellen der Sehrinde haben, mit dem Unterschied, dass in dieser die genannte Körnerschicht in drei oder vier Unterabtheilungen gesondert und durch das Auftreten der Sternzellen mit langem, absteigendem Axencylinder complicirt ist.

Literaturverzeichniss.

1) Th. Meynert: Der Bau der Grosshirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten. Vierteljahrsschrift für Psychiatrie. 1872. Siehe auch den Artikel: Vom Gehirn der Säugethiere, des Handbuchs der Gewebelehre von S. Stricker. Bd. II, 1872. Leipzig, und Hugenin: Allgemeine Pathologie der Krankheiten des Nervensystems. Anat. Einleitung. Zürich, 1873, woselbst die Ansichten Meynerts wiedergegeben sind.

2) W. Krause: Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover, 1876.

3) Schwalbe: Lehrbuch der Neurologie. Erlangen, 1881.

4) Betz: Centralblatt f. d. mediz. Wissenschaften. 1881, Nr. 11—13.

5) Golgi: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervioso. Mailand, 1886.

6) C. Hammarberg: Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie (nach dem Tode des Verf. von Prof. E. Henschen publicirt). Upsala, 1895.

7) S. R. Cajal: Estructura del asta de Ammon etc. — II. Estructura de la corteza occipital inferior de los pequeños mamíferos. Trabajos leídos ante la Sociedad Española de Historia natural en la sesión del 5 de Abril de 1893. Anal. de la Sociedad esp. de Hist. nat. Tomo XXII, 1893.

8) S. R. Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. T VII, 1. fasc. 1891.

9) F. Botazzi: Intorno alle cortecce cerebrali specialmente intorno alle fibre nervose intracorticali dei vertebrati. 1893.

10) S. Ramón Cajal: Beitrag zum Studium der Medulla oblongata etc. Deutsch von I. Bresler. Leipzig. 1896, pag. 132.

11) M. Schlapp: Der Zellenbau der Grosshirnrinde des Affen Macacus Gynomolgus. Arch. f. Psychiatrie, Bd. 30, H. 2.

12) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2. Band. Leipzig, 1896.

13) S. Ramón Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, T. VII, 1891.

— Textura de las circunvoluciones cerebrales en los mamíferos inferiores, 10 Diciembre 1890. Barcelona.

— Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro, 20 Diciembre 1890.

- El azul de metileno en los centros nerviosos. Revista trimestral micrográfica, tomo I, 1896.
- Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. Revista trimestral micrográfica, tomo II, 1897.
- 14) G. Retzius: Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. Biol. Unters. Neue Folge. Bd. V, 1893.
- Weitere Beiträge zur Kenntniss der Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde des Menschen. Biol. Unters., Neue Folge, 1894.
- 15) K. Veratti: Ueber einige Struktureigenthümlichkeiten der Hirnrinde bei den Säugethieren. Anat. Anzeiger, Nr. 14, 1897.
- 16) K. Schaffer: Zur feineren Struktur der Hirnrinde und über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 48, Tom. IV, 1897.
- 17) Cl. Sala: La corteza cerebral de las aves. Barcelona 1893.
- 18) P. R. Cajal: Estructura del encéfalo del camaleon. Rev. trim. micrográf. Tomo I, 1896.
- 19) S. R. Cajal: Revista ibero-americana de Ciencias Médicas, Marzo 1899.
- 20) S. R. Cajal: Beitrag zum Studium der Medulla oblongata etc. Deutsch von I. Bresler. Leipzig, 1896.
- 21) H. Held: Die centralen Bahnen des Nervus acusticus bei der Katze.
— Die centrale Gehörleitung. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1891 u. 1893.
- 22) I. Lavilla: Algunos detalles concernientes a la oliva superior y focos acústicos. Rev. trim. microgr. Tom. III, 1898.
- 23) S. R. Cajal: Estructura del asta de Ammon y fascia dentata etc. Anal. de la Sociedad esp. de Historia Nat. Tom. XXII, 1893, p. 68.
- 24) S. R. Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. Rev. trim. micrográf. Tomo I, 1896.
- 25) S. R. Cajal: Algunas conjeturas sobre el mecanismo anatómico de la idea-ción, asociación y atención etc. Madrid, 1895.
- 26) A. Cramer: Beitrag zur Kenntniss der Optikuskreuzung etc. Wiesbaden, 1898.
- 27) S. R. Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, 1892.
- 28) Monakow: Experimentelle u. path.-anatom. Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Psych. XXI, 1889.
- 29) P. Ramón y Cajal: Investigaciones de Histología comparada en los centros ópticos etc. Zaragoza, 1890.
- 30) C. Calleja: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.
- 31) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. 2. Bd. 1896, p. 723.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

STUDIEN
ÜBER DIE
HIRNRINDE DES MENSCHEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

DR. J. BRESLER

OBERARZT DER PROV.-HEIL- UND PFLEGE-ANSTALT FREIBURG I. SCHL.

2. HEFT: DIE BEWEGUNGSRINDE.

MIT 31 ABBILDUNGEN



LEIPZIG,
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH.
1900.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

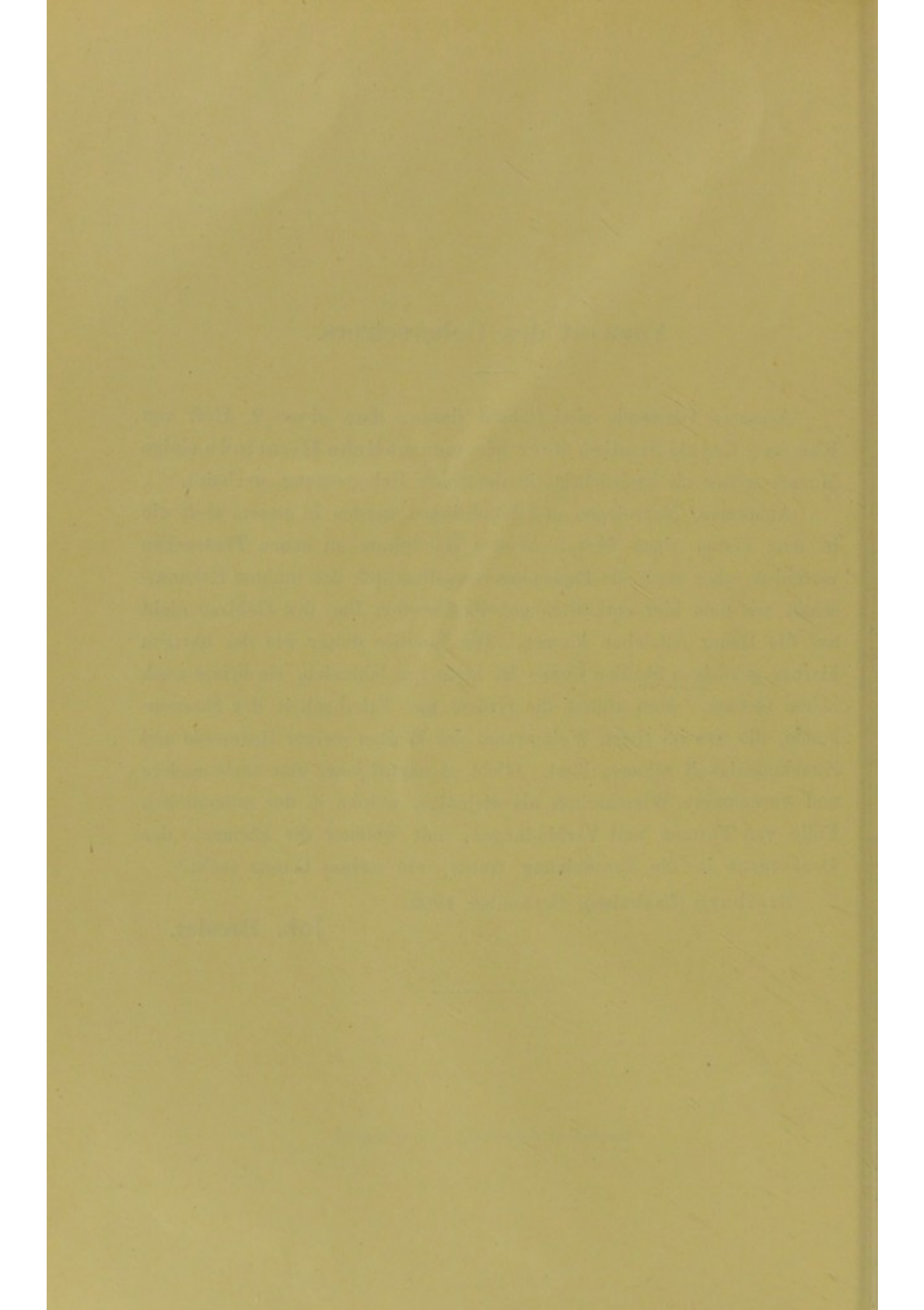
Vorwort des Uebersetzers.

Aeussere Umstände sind Schuld daran, dass dieses 2. Heft von Ramón y Cajals Studien über die menschliche Hirnrinde einige Monate später als beabsichtigt in deutscher Uebersetzung erscheint.

Anatomen, Neurologen und Physiologen werden in diesem Heft wie in dem ersten einen überraschenden Reichthum an neuen Thatsachen vorfinden; aber auch die Psychologen werden sich der innigen Bekanntschaft mit dem hier enthüllten geheimnissvollen Bau des Gehirns nicht auf die Dauer entziehen können. Die Lectüre dieser wie der übrigen hierher gehörigen Studien Cajals ist nicht nur lehrreich, sie bringt auch hohen Genuss. Man rühmt die Grösse und Erhabenheit der Sternenkunde, die uns im tiefen Weltenraum das Walten ewiger Harmonie und Zweckmässigkeit schauen lässt. Giebt es nächst jener eine anziehendere und vornehmere Wissenschaft als diejenige, welche in der unendlichen Fülle von Formen und Verbindungen, mit welcher die Elemente des Denkkorgans in die Erscheinung treten, ein ewiges Gesetz sucht?

Freiburg (Schlesien), September 1900.

Joh. Bresler.



Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
Historisches über die Structur der motorischen Rinde	5
Structurtypus der hinteren Centralwindung	11
Structurtypus der vorderen Centralwindung	14
Plexiforme Schicht	20
Zweite Schicht oder Schicht der kleinen Pyramiden	41
Schicht der mittelgrossen Pyramiden	49
Schicht der äusseren grossen Pyramiden	49
Schicht der kleinen Pyramiden und Sternzellen	54
Körner der vorderen Centralwindung	61
Schicht der tiefen grossen Pyramiden	71
Schicht der mittelgrossen Pyramiden und dreieckigen Zellen	75
Fasern und Nervengeflechte der motorischen Rinde	79
Schlussätze	108
Literaturverzeichniss	110

EINLEITUNG.

Man darf wohl behaupten, dass keine Gegend der Hirnrinde, beim Menschen wie beim Thier, sorgfältiger studirt worden ist als die motorische. Diese Bevorzugung erklärt sich daraus, dass von allen localisirten Funktionen des Gehirns diejenige der willkürlichen Bewegung zuerst und am genauesten bestimmt worden ist. Im Allgemeinen muss auf diesem schwierigen Gebiete der Biologie der Physiologe dem Anatomen vorarbeiten. Letzterem würde es unmöglich sein, die funktionelle Bedeutung einer gewissen Struktur zu deuten, wenn nicht die Physiologie ihn zuvor über die Thätigkeit des zu untersuchenden Organs aufklärte. Ist die Topographie einmal physiologisch festgestellt, so tappt die histologische Analyse nicht mehr im Dunkeln und ihre Aufgabe besteht dann nicht bloss in der Vervollkommnung der feineren Anatomie, sondern auch darin, die grobe Lokalisation genauer zu präcisiren, d. h. die Zellen und Fasern zu bestimmen, welche mit den die Kollektivarbeit des nervösen Organs ausmachenden Elementarfunktionen betraut sind.

Das Studium der Rindenfunktion hat sich in dieser Weise abgewickelt. Hitzig, Fritsch, Ferrier und andere bestimmten die Gegend der willkürlichen Bewegungen; Betz, Bewan Lewis etc. versuchten die Hauptrolle dieser Funktion gewissen Zellen zuzuschreiben, die sie für die Ausgangspunkte der motorischen Erregung hielten. Die Existenz solcher Zellen und anderer specifischer Strukturverhältnisse wird den Nachweis ermöglichen, welches beim Menschen und den höheren Säugetieren die eigentlich motorischen Sphären sind, und mit der Zeit, wenn die Analyse den Zusammenhang der Zellen des genannten Centrums unter sich klargelegt haben wird, wird dann auch der physikalisch-chemische

Mechanismus der willkürlichen Bewegungen zu Tage treten. Man ersieht daraus, dass die Erforschung der Gehirnthätigkeit erst dann Erfolg haben wird, wenn die Organphysiologie in eine Gewebsphysiologie sich umgewandelt hat, wenn das Studium der organischen Resultate durch dasjenige der elementaren Komponenten ersetzt ist.

Schon beim Beginn der vorliegenden Arbeit neigten wir zu der von allen Neurologen, welche sich der Histologie der Hirnwindungen widmeten, mehr oder weniger getheilten und kürzlich von Flechsig und Nissl überzeugungsvoll vorgetragenen Ansicht von der organischen Pluralität des Gehirns mit dem notwendigen Corollar, der Verschiedenheit der topographischen Struktur.

In der That, wenn die graue Hirnrinde ein Aggregat von Organen verschiedener Funktion ist, so muss eine jede der letzteren auch eine spezifische Struktur besitzen und zwar nach Maassgabe eines Planes, dessen Grundlinien für das ganze Gehirn die gleichen sind.

Es widerstrebt gänzlich der Vernunft, für die Associationscentren einen gleichen Bau anzunehmen wie für diejenigen der Empfindung, aber auch für die letzteren ist die anatomische Gleichheit sehr unwahrscheinlich: für die mit den chemischen Sinnesorganen in Verbindung stehenden (Geschmack und Geruch); für diejenigen, welche den wellenzählenden Organen (Gesicht und Gehör) zugehören, und für die, welche mit den Sinnesapparaten der Haut, der Schleimhaut und der Sehnen verknüpft sind, mit Apparaten, welche Temperatur- und Schmerzempfindungen vermitteln, nicht aber periodische Bewegungen sammeln.

Ich für meinen Theil bin ein entschiedener Anhänger der pluralistischen Lehre, die nicht nur auf die zwei Sphären der Empfindung und Verbindung anwendbar ist, sondern auch auf die funktionell verschiedenen Teile derselben. Bis jetzt hat sich die Forschung nach den erwähnten anatomischen Verschiedenheiten auf die Sinnescentren beschränkt; es wird aber nicht ausbleiben, dass man auch die anatomischen Besonderheiten jeder Associationszone kennen lernt. Aber damit hier die Analyse fruchtbar sein soll, muss der Histologe zur Führerin eine Physiologie wählen, die im Stande ist, die Ideen und Vorstellungen ähnlich wie die Empfindungen und Bewegungen zu localisiren.

Niemand wird bezweifeln, dass zwischen einer optischen Vorstellung und einer akustischen oder tactilen, als Bewusstseinserscheinung betrachtet, grosse Unterschiede bestehen, die nach meinem Dafürhalten nicht allein von der specifischen Beschaffenheit des peripheren Sinnesapparats abhängen, sondern auch von der eigenartigen Struktur der entsprechenden Empfindungs- und Associationscentren.

Sehen wir von den Associationscentren ab, so ist es höchst wahrscheinlich, dass innerhalb eines jeden sensorischen oder Projektionscentrums ebenfalls Zonen mit specifischen Gewebeeigenthümlichkeiten existiren, die ohne den allgemeinen Bauplan der speciellen Örtlichkeit zu verlassen, theils einer besonders empfindlichen Gegend der empfindenden Oberfläche, theils einer besonderen Qualität der Empfindung entsprechen.

Eine solche intrafocale topographische Verschiedenheit habe ich zu wiederholten Malen in der Sehrinde wie in der Bewegungs- und Riechrinde beobachtet. Diese Thatsache ist durchaus nicht neu — mit Bezug auf die motorische Sphäre haben schon mehrere Autoren, darunter Betz, vermerkt, dass die Riesenzellen nicht gleichmässig vertheilt sind, sondern vorzugsweise im oberen Theile dieser Region und vor der Rolando'schen Furche liegen. Die Widersprüche der Autoren in Betreff der Zahl der Schichten beruht ja m. E. darauf, dass Jeder eine andere Gegend der selben Sinnessphäre untersucht hat.

Meine diese intrafocalen Varietäten betreffenden Beobachtungen sind nicht ausreichend, um eine exacte Aufstellung davon zu geben. Für heute muss ich mich begnügen, einige Hauptzüge zu zeichnen, welche den Sinnesregionen, als anatomisch-physiologische Einheit betrachtet, eigenthümlich zu sein scheinen. Aber, wie man sehen wird, ist selbst bei dieser bescheidenen Einschränkung das Resultat unserer Arbeit noch sehr unvollkommen.

Es liegt dies gewiss weder an dem Mangel an Forschern noch an dem geringen Eifer der analytischen Bestrebungen, sondern an der Fehlerhaftigkeit der Methoden, die uns nur schwer zusammenfügbare Bruchstücke von anatomischen Befunden liefern. Die Weigert'sche Methode z. B. lehrt uns nur den Verlauf und die Lage der Markfasern, d. h. einen sehr kleinen Theil der Nervenfasern; die Nissl'sche beschränkt sich

auf die Darstellung der groben Form und Lage des Zellkörpers; die Ehrlich'sche, zwar etwas vollkommener, lässt sich beim Menschen nicht verwenden und, bei Thieren in Gebrauch gezogen, vermag sie nicht alle Zellen zu färben noch die Endverzweigungen zu imprägniren, überdies ist die Deutung der mittelst dieser Methode gemachten Befunde manchmal schwierig, woraus sich die Irrthümer erklären, die in den letzten Jahren von Dogiel, Meyer, Bethe und Nissl begangen worden sind. Die Golgi'sche Methode endlich, obgleich die genaueste, hat den Nachtheil, dass sie beim Gehirn des erwachsenen Menschen wenig brauchbar und ihre Anwendung auf Embryonen und neugeborene Thiere beschränkt bleibt, wobei man Gefahr läuft, vorübergehende Entwicklungszustände der Neurone für definitive zu halten. Nur wenn man alle diese Methoden und namentlich auch die letztere mit grosser Ausdauer und Geduld benützt, ist es möglich, in der Kenntniss der Rindenstructur vorwärts zu schreiten.

Das ist es, worauf wir in dieser Arbeit glaubten besonders Wert legen zu müssen; wenn wir darin, wie der Leser sehen wird, in einigen Punkten einige neue Einzelheiten mitgeteilt haben, so mussten wir leider viele wichtige Fragen der Textur und der Funktion der motorischen Hirnrinde unbeantwortet lassen.

Unsere Beobachtungen sind hauptsächlich bei dem Gehirn des neugeborenen, 15 Tage und bis zu 2 Monate alten Kindes gemacht, zu einer Epoche, in welcher die Chromsilber-Färbung sehr constant ist.

Wir bedienten uns dabei ganz frischer Gehirne, bei welchen noch keine Zersetzung eingetreten war. Man kann jedoch gute Färbungen auch von 24, ja sogar 36 Stunden alten Gehirnen gewinnen, sofern sich die Turgescenz der grauen Substanz erhalten hatte, was von der Krankheit abzuhängen scheint, die den Tod herbeigeführt hat, und zwar mehr als von dem zeitlichen Abstand der Sektion von dem Tode. Das, was sich zuerst verändert und seine Reaction einbüsst, ist gewöhnlich die erste oder plexiforme Schicht und zwar vornehmlich auf den hervorspringenden Partien der Windungen, die concaven Theile sowie die tiefen Schichten bewahren ihre Färbbarkeit viel länger.

Die nachfolgende Beschreibung*) bezieht sich fast ausschliesslich auf

*) Es ist meine Pflicht, dem Direktor und den Aerzten des hiesigen Findel-

die beiden Rolando'schen Windungen: die vordere und hintere Centralwindung. Die motorischen Theile der benachbarten Gegenden sind von mir nicht hinreichend untersucht worden.

Um unserem Studium eine breitere Basis zu geben, haben wir auch mit der Nissl-, Golgi- und Weigert'schen Methode dieselben Windungen beim Erwachsenen, sowie die motorische Sphäre einiger Säugethiere (Hund, Katze, Pferd, Kaninchen und Maus) genau studirt.

HISTORISCHES UEBER DIE STRUCTUR DER MOTORISCHEN RINDE.

Die erste genauere Beschreibung dieser Rindengegend beim Menschen verdanken wir Meynert¹⁾, welcher fast die ganze Rinde mit Ausnahme der Insel, der Spitze des Occipitallappens und des Ammonshorns, in fünf Schichten sonderte, nämlich: 1. die Schicht der spärlichen und kleinen Zellen; 2. die Schicht der kleinen, gedrängten Pyramiden; 3. die Schicht der grossen Pyramiden (Ammon'sche Formation); 4. die Schicht der kleinen und gedrängten Zellen (Körnerbildung) und 5. die Schicht der Spindelzellen.

Die Zeichnung, durch welche Meynert diese Eintheilung veranschaulicht, ist sehr deutlich; sie entspricht der dritten Stirnwindung. Es fehlen jedoch in ihr die tiefen Riesenzellen, die vielleicht seinem Scharfblick entgangen sind. Jedenfalls ist die Beschreibung Meynert's hinreichend exakt, selbst für den Fall, dass es zweifelhaft, ob sie auf die im eigentlichen Sinne motorische Gegend bezogen werden darf, und kann mit einigen Zusätzen auch für die Rolando'schen Windungen gelten.

Mit geringen Abweichungen sind die Meynert'schen Ideen von der Schichtenbildung der motorischen und der damals noch nicht unterschie-

hauses und speciell meinem verehrten Freunde Dr. Figueroa für die Bereitwilligkeit, mit der sie mir das zur Untersuchung nothwendige Material zur Verfügung gestellt haben, an dieser Stelle meinen besonderen Dank auszusprechen.

denen Associationszonen von Schwalbe, Krause, Henle, Obersteiner etc. aufgenommen und befestigt worden.

In der That ist unsere Kenntniss von der Structur der motorischen Gegend bis zu dem Erscheinen der Arbeit von Betz²⁾ nicht fortgeschritten, welcher als für diese Sphäre charakteristisch die Existenz einiger, sonst in der Rinde fehlender Riesenpyramiden im Niveau der vierten Schicht Meynert's bezeichnete. Diese Zellen, deren vorzugsweiser Sitz das Feld vor der Rolando'schen Furche ist, sollen motorische Funktion besitzen, ebenso wie die in dem hinteren Theil der Hemisphären befindlichen sensible oder sensorische. Auf diese Weise blieb das Gehirn auf zwei Pole, einen motorischen und einen sensiblen, reducirt, ähnlich der grauen Substanz des Rückenmarks, wo ebenfalls, nach Betz das Vorderhorn motorisch, das hintere sensibel ist.

Die erwähnten voluminösen Zellen wurden von Bevan Lewis³⁾ bestätigt, nach welchem sie in der motorischen Rinde die Granulaformation Meynert's ersetzen. In den übrigen Regionen des Gehirns fehlen die Betz'schen Zellen nicht absolut, sind aber sehr reducirt (ganglionic cells von Lewis) und liegen im Niveau der vierten Schicht oder unterhalb derselben.

Das Erscheinen einer neuen Methode und das Auftreten eines so scharfsinnigen Beobachters wie Golgi auf dem Felde der Forschung förderte in ganz bemerkenswerther Weise die Kenntniss von dem Bau der grauen Substanz. Wie bekannt, widmet Golgi⁴⁾ in seinem grundlegenden Werke ein besonderes Studium der Structur der motorischen Rinde (vorderen Centralwindung). In dieser Beschreibung theilt er die Rinde in drei Zonen, eine oberflächliche, mittlere und tiefe, nachdem er die Existenz dreier über die graue Substanz verstreuter Nervenzellentypen (Pyramiden-, Spindel- und kugelige Zellen) angegeben hat. Die beiden ersten Schichten sind aus Pyramidenzellen zusammengesetzt, die letzte aus kugeligen, polygonalen und unregelmässigen, nach verschiedenen Richtungen angeordneten. Die Zellen der mittleren und äusseren Schicht senden nach der Oberfläche einen Protoplasmaschaft, während die der tieferen Schicht im Allgemeinen nicht radiäre und niemals bis in das Stratum submeningeum verlängerte Fortsätze besitzen. Ueber das Verhalten der Axencylinder giebt Golgi wenig Aufschluss. Ab-

gesehen von den äusserst wichtigen Nervencollateralen sagt der Gelehrte von Pavia nur, dass der Axencylinder vieler Pyramiden sich bald in die weisse Substanz, bald an die Peripherie begiebt; aber weder aus dem Text noch den dazugehörigen Tafeln wird die Fortsetzung dieser Axencylinder in Markfasern der weissen Substanz ersichtlich. Was die besonderen Eigenthümlichkeiten der motorischen Rinde betrifft, so scheint Golgi, noch in der unicistischen Lehre befangen, sie zu leugnen, da er weder die Existenz von specifischen Riesenzellen (Betz'sche Zellen) noch die der kleinen Zellen von Meynert (vierte Schicht dieses Autors) bestätigt hat.

Zwischen der motorischen und der Occipitalrinde (obere Occipitalwindung, die wahrscheinlich dem Associationsgehirn entspricht) besteht kein weiterer Unterschied als das Vorhandensein einer grösseren Menge von kleinen kugeligen Zellen in der tiefen Schicht (unteres Drittel) dieser letzteren Gegend.

Aus der Prüfung der Zeichnungen, welche die Arbeit Golgi's illustriren, ergibt sich, dass der Aufmerksamkeit dieses Forschers, vielleicht infolge ungenügender Imprägnirung, die tieferen Schichten der grauen Substanz entgangen sind, namentlich die Zone der grossen, tiefen Pyramidenzellen und die der Spindelzellen (fünfte Schicht Meynert's). Nicht glücklicher war er in der Beobachtung der Zellen der vierten Schicht (kleine tiefe Pyramiden), obgleich dies vielleicht durch die bemerkenswerthe Verschiedenheit der Zahl bedingt ist, in der sich diese Zellen in bestimmten motorischen Gegenden finden.

Das ausnahmslose Interesse, dessen sich das Studium der Hirnrinde erfreut, und die stets befriedigenden Resultate, welche ich bei der histologischen Analyse des Rückenmarks und des Kleinhirns erzielt habe, führten mich 1890⁵⁾ dazu, die motorische Rinde der kleinen Säugethiere (Maus, Meerschweinchen und Kaninchen) zu untersuchen, mit der Absicht, die von Golgi in seinen fruchtbaren Forschungen gelassenen Lücken nach Möglichkeit auszufüllen, besonders mit Bezug auf den Verlauf und die Endigungsart des Axencylinders. Um der solchen Beobachtungen stets anhaftenden Schwierigkeiten besser Herr zu werden, wählte ich Föten von kleinen Säugethiern oder neugeborene Thiere. Das Ergebniss der damaligen Arbeiten war der Nachweis: 1. der Nervenzellen der Molecular-

schicht mit ihren verschiedenen Typen; 2. der Fortsetzung vieler Axencylinder von kleinen, mittelgrossen und grossen Pyramiden in Fasern der weissen Substanz; 3. der freien Endigung der Collateralen in der grauen Substanz; 4. der Bifurkation vieler Axencylinder beim Eintritt in die weisse Substanz; 5. des Ursprungs zahlreicher Balkenfasern; 6. des Eindringens der Pyramidenaxencylinder in das Corpus striatum; 7. der Existenz grober, centrifugaler, in der grauen Substanz verzweigter Fasern; 8. der büschelförmigen Anordnung, welche der Schaft der Pyramiden beim Eintritt in die Molecularschicht bietet; 9. der Existenz von Zellen mit aufsteigendem Axencylinder (ähnlich der sogenannten Martinottischen), deren Endverzweigung jedoch nicht bis in die Molecularschicht gelangt; 10. endlich der Morphologie und Entwicklung verschiedener Typen von Nerven- und Neurogliazellen etc.

Was die Zahl der Schichten anlangt, so setzte ich davon vier fest, nämlich: 1. die Molecularschicht; 2. die Schicht der kleinen; 3. die Schicht der grossen Pyramiden; 4. die Schicht der polymorphen Zellen. Doch ist nicht zu vergessen, dass wir bei den erwähnten Studien von der Rinde der glatthirnigen Säugethiere ausgingen; bei den gyrencephalen und besonders beim Menschen ist die Zahl der Schichten grösser.

Retzius⁶⁾ hatte das Verdienst, viele der erwähnten Befunde bei der menschlichen Rinde zu bestätigen und zu erweitern, indem er namentlich hinsichtlich der eigentlichen Zellen der ersten Schicht und der Anordnung und der Entwicklung der Neuroglia viele interessante Thatsachen zufügte.

Ogleich auf die specielleren Punkte der Structur der Rinde überhaupt bezüglich, müssen hier doch auch die späteren mit der Golgi'schen Methode ausgeführten Untersuchungen von C. Schaffer⁷⁾, Bevan Lewis⁸⁾ und Veratti⁹⁾ erwähnt werden, welche, wenigstens theilweise, die von Golgi, mir und Retzius entdeckten Thatsachen bestätigen.

A. Schaffer¹⁰⁾ acceptirt für die Rinde im Allgemeinen die Meynert'sche Eintheilung in fünf Schichten, mit der einzigen Abweichung, dass er die vierte oder Körnerschicht Schicht der polymorphen Zellen nennt, eine Bezeichnung, die Missverständnisse hervorrufen kann, da sie von mir, C. Schaffer und Schap für andere Schichten (die zweite und die letzte) verwendet worden ist.

Bezüglich der motorischen Rinde versichert Schaffer, die Ansichten von Betz und Bevan Lewis bestätigend, dass ihre Eigenthümlichkeit auf der Existenz grosser, zu Gruppen angeordneter Pyramiden beruhe, und copirt eine Zeichnung von Lewis, welche einen Schnitt der Bewegungsrinde darstellt, wobei die vierte oder Körnerschicht fehlt.

Hammarberg¹¹⁾, auf dessen wichtige Arbeit wir schon in unserer Studie über die Sehrinde hinwiesen, unterscheidet in der menschlichen Rinde einen sensiblen und einen motorischen Typus und versichert ferner, dass die motorische Rinde sich charakterisirt durch das Fehlen aller oder fast aller Körner oder der vierten Meynert'schen Schicht, die durch die Riesenzellen von Betz ersetzt ist. Gleichwohl (man betrachte Tafel No. 1, Zeichnung No. 2, welche der vorderen Centralwindung entspricht) stellt er einige Körner in der vierten Schicht Meynert's dar und verlegt sie über die Betz'schen Riesenzellen, so dass er eigentlich in der motorischen Rinde sechs Schichten annimmt, da er die fünfte Schicht Meynert's in zwei Schichten oder Ebenen theilt, eine oberflächliche, in der die Betz'schen Zellen liegen, und eine tiefe mit den Meynert'schen Spindelzellen. Dass die Körner auch in der motorischen Rinde existiren, wird, trotz seiner Zurückhaltung, auch von Hammarberg selbst an einer Stelle seines Werkes anerkannt. Kurz: Aus den Beschreibungen und Abbildungen Hammarberg's geht deutlich hervor, dass die Bewegungsrinde dieselben Schichten enthält wie die Associationsrinde, nämlich: 1. die moleculare; 2. die der kleinen Pyramiden; 3. die der grossen und mittelgrossen Pyramiden; 4. die der Körner; 5. die der Betz'schen Zellen und mittelgrossen Pyramiden; 6. die der Spindelzellen. Ausserdem scheint Hammarberg die früher mit der Golgi'schen Methode von diesem selbst, wie von Martinotti, mir und Retzius ausgeführten Untersuchungen nicht gekannt zu haben, da er sie weder anführt, noch versucht, die mit dieser Methode gewonnenen Resultate mit denjenigen zu vergleichen, die er beim Gebrauch von Nissl's Methylenblauverfahren gewonnen, dem einzigen Verfahren, welches der zu früh verstorbene schwedische Histologe angewandt hat.

Sehr beachtenswerth ist das, was in seiner Gewebelehre Kölliker¹²⁾ über die Structur der Hirnrinde beim Menschen und den Säugethieren schreibt. Er hat vorzugsweise die Methoden von Golgi und Weigert

benützt und zahlreiche der von Golgi, Martinotti, mir und Retzius entdeckten Thatsachen bestätigt sowie einige neue Details mitgeteilt, die wir gelegentlich erwähnen werden.

Kölliker nimmt für die Rinde im Allgemeinen eine Eintheilung in vier Schichten an, nämlich 1. die weisse, zellenarme; 2. die der kleinen Pyramiden; 3. die der grossen und mittelgrossen Pyramiden; 4. die der polymorphen Zellen. Indess giebt er, wie Hammarberg, auch die Existenz zweier anderer in einigen Gegenden des Gehirns zwischen die der grossen Pyramiden und die polymorphen Zellen eingeschalteten Schichten zu; diese sind: die vierte Schicht bezw. zweite der kleinen Pyramiden und die fünfte oder die Schicht der tiefen grossen und mittelgrossen Pyramiden. Diese beiden Zusatzschichten sieht man in einer Zeichnung, in der Kölliker einen nach Golgi gefärbten Schnitt einer Scheitelform darstellt. In der motorischen Gegend scheint er sie nicht erkannt zu haben. Auf die von Kölliker angegebenen Details der Zellen und Fasern werden wir im Laufe dieser Studie näher eingehen.

Wie Kölliker, theilt auch Edinger¹³⁾ die motorische Rinde des menschlichen Gehirns in vier Schichten ein: 1. Tangentialfasern; 2. Schicht der kleinen Pyramiden; 3. die der grossen Pyramiden; 4. die der kleinen Zellen (entsprechend derjenigen der polymorphen Zellen anderer Autoren). Mit letzterer umfasst Edinger Hammarberg's Schicht der Körner und die der tiefen und spindelförmigen Pyramiden. Jedenfalls reproducirt Edinger, wenn er sie auch nicht beschreibt, die vierte oder Körnerschicht in der Abbildung eines nach der Nissl'schen Methode gefärbten Windungsschnitts.

Schlapp¹⁴⁾, der sich unter Benutzung der Nissl'schen Methode mit dem vergleichenden Studium der Hirnrinde des Affen beschäftigt hat, erkennt an der motorischen Gegend dieses Thiers die folgenden Schichten: 1. die der Tangentialfasern; 2. die der äusseren polymorphen Zellen; 3. die der parapygnumorphen Pyramiden (mittelgrossen Pyramiden); 4. die der pygnumorphen Riesenpyramiden (grosse Pyramiden) und der tiefen polymorphen Zellen. Es fehlt also bei der Beschreibung dieses Forschers die Schicht der Körner und der tiefen Riesenzellen.

Endlich müssen wir — wenn sie sich auch nicht besonders auf die motorische Gegend, sondern auf die ganze Rinde beziehen oder die

Rindenstructur von speciellen Gesichtspunkten aus behandeln, — der Vollständigkeit halber die Arbeiten von Tuczeck¹⁵), Zacher¹⁶), Bechterew¹⁷), Vulpius¹⁸) und Kaes¹⁹) erwähnen, welche die Vertheilung und Entwicklung der Markfasern in der menschlichen Hirnrinde untersucht haben; ferner Botazzi²⁰), der dasselbe bei Gehirnen verschiedener Wirbelthierspezies gethan; Nissl²¹), der mit seiner Methode die Textur der verschiedenen Spezies von Rindenzellen durchforschte; Azoulay²²), der die Pyramidenzellen beim erwachsenen Menschen sehr gut beschrieben hat, van Gehuchten²³), der bei den Säugethieren viele der neuesten Beobachtungen bestätigt hat, Flechsig²⁴), Sax, Righetti, Déjerine und Siemerling²⁵), die auf Grund der Degenerationsmethode oder des Flechsig'schen Verfahrens der successiven Markbildung der Nervenfasern, Ursprung und Verlauf der Projektions- und Associationsfasern der verschiedenen Rindenterritorien bestimmten; Ballet und Faure²⁶), Dotto, Pusaterri²⁷) und Marinesco²⁸), die den Verlauf der Pyramidenbahn verfolgten mittelst der Gudden'schen Methode der Atrophie oder der Nissl'schen, die sich auf die der Durchschneidung der Axencylinder folgende Chromatolyse der Zellen stützt.

Wie schon Hammarberg erkannt hat, besitzen die motorischen Windungen nicht genau dieselbe Structur. Lässt man kleine örtliche Differenzen ausser Betracht, so kann man sagen, dass zwei anatomische Typen in der motorischen Rinde existiren: derjenige der hinteren Centralwindung und derjenige der vorderen Centralwindung.

STRUCTURTYPUS DER HINTEREN CENTRALWINDUNG.

Untersucht man einen Querschnitt dieser Windung beim Menschen nach voraufgegangener Nissl'scher Färbung, so unterscheidet man je nach der durchforschten Stelle mehr oder weniger deutlich die folgenden Schichten:

1. Plexiforme Schicht oder die der horizontalen Zellen.
2. Schicht der kleinen Pyramiden (oberflächliche polymorphe Zellen von Schaffer und Schap).

3. Schicht der mittelgrossen Pyramiden.
4. „ „ grossen äusseren Pyramiden.
5. „ „ kleinen Pyramiden und Sternzellen (vierte Schicht Meynert's oder Körnerbildung).
6. Schicht der tiefen Riesen- und mittelgrossen Pyramiden (Betz'sche Zellen, ganglionic cells von Lewis).
7. Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen.

An manchen Stellen der motorischen Rinde, namentlich im Niveau der hervorspringenden Partien der Windungen (Fig. 1) verbreitert sich die siebente Schicht beträchtlich und kann in zwei Unterschichten getheilt werden: eine oberflächliche, von mittelgrossen Pyramiden und dreieckigen Zellen (Fig. 1 Nr. 7) gebildet, und eine zellenärmere Tiefe, die aus vertikalen durch breite, radiäre Bündel von Nervenfasern getrennten Serien von spindelförmigen Zellen gebildet wird. So zeigt es Fig. 1, welche etwas schematisch einen Schnitt durch das mittlere Segment der hinteren Centralwindung eines dreissigjährigen Menschen darstellt; die letzten Zellen dieser Unterschicht setzen sich in der Axe der Windung bis in die weisse Substanz fort.

Die Menge der Zellen oder, was dasselbe ist, die relative Entwicklung des von den Nerven- und Protoplasmafortsätzen gebildeten Geflechts ist in jeder Schicht verschieden. Die Zusammendrängung von Zellen und die Armuth an Geflecht erreicht ihren höchsten Grad in der zweiten Schicht; diese Geflechte werden in der dritten stärker, nehmen aber nur in der vierten und sechsten Schicht eine grosse Ausdehnung an, indem die Zellen durch weite Zwischenräume getrennt sind.

In verticaler oder radiärer Richtung sind die Zellen viel weniger getrennt; sie bilden oft radiäre Reihen, die man schon in der zweiten Schicht erkennt, die aber von der vierten an deutlicher werden. An einigen Stellen sind die Pyramiden einander so nahe gerückt, dass sie wie im longitudinalen Contact befindlich erscheinen.

Der Reichthum an Schaltplexus ist eins der Characteristica des menschlichen Gehirns; bei der Katze, dem Kaninchen und der Maus sind die intercellulären Räume viel enger. Ferner bestehen diese interstitiellen Geflechte, wie wir später sehen werden, hauptsächlich aus Verzweigungen endogener und exogener Nervenfasern und aus Ver-

ästelungen zahlreicher Basilardendriten. Dieser letztere Umstand ist so wichtig, dass mit einigen Ausnahmen man behaupten darf: die transversale Trennung der Pyramiden einer Schicht steht im direkten Verhältniss zur Zahl, Länge und zu den Verzweigungen der Zellfortsätze. Und wie in Wirklichkeit die Länge der letzteren in Beziehung steht zum Volumen des Zellkörpers, so kann man auch behaupten, dass die Menge der intercellulären Geflechte direkt dem Durchmesser des Körpers der Zellen proportional ist. Dieses auf alle Nervencentren anwendbare Gesetz wäre absolut constant, wenn die graue Substanz ausschliesslich autochthone Elemente besässe; aber das Vorhandensein von exogenen Nervenplexus an zahlreichen Stellen derselben bedingt diese und jene Ausnahme; abgesehen davon, dass zufolge des Anwachsens der langen Axencylinder in der Nähe der weissen Substanz die intercellulären Räume der tiefen Schichten ebenfalls und zwar unabhängig vom Volumen der Zellkörper an Ausdehnung gewinnen.

Was die Art, wie sich die Zellen in den verschiedenen Radien der Windungen vertheilen, anlangt, so ist zu bemerken, dass alle Schichten, mit Ausnahme der ersten, an den convexen Partien an Dicke zunehmen, insbesondere die Schichten der grossen Pyramiden und der Spindeln. Man erkennt ferner, dass in diesen convexen Partien die transversalen Dimensionen der Pyramiden sich verringern, während im

Fig. 1.



Schnitt aus der hinteren Centralwindung; convexe Partie derselben. Nissl'sche Methode.

- 1, Plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, grosse äussere Pyramiden; 5, Schicht der kleinen Pyramiden und Sternzellen; 6, grosse tiefe Pyramiden; 7, Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen; 8, tiefe Partie dieser Schicht, die namentlich in den convexen Theilen der Mündung deutlich sichtbar ist.

Gegentheil in den seitlichen und concaven Partien diese Zellen an Umfang gewinnen und an Höhe abnehmen. Jedenfalls ist der Zellreichthum beträchtlicher in den convexen Theilen als in den planen und concaven.

Die beträchtliche Dicke der ersten Schicht im Grunde der Krümmungen ist wahrscheinlich durch geometrische und mechanische Verhältnisse bedingt, theils durch die convergirende Richtung der Pyramiden, deren Endbüschel wegen der Verschiedenheit der Radien zwischen dem oberflächlichen und tiefen Rande der Rinde sich auf ein beschränktes Feld der erwähnten Schicht concentriren, theils durch die im radiären Sinne stattfindende Compression, welche diese Concentration zu verursachen scheint, und mittelst deren die Büschel der Pyramiden an der Höhe das an Oberflächenausdehnung Verlorene gewinnen dürften. Diese Compression der grauen Substanz im Niveau der concaven Theile erklärt vielleicht, wie es Lugaro²⁹⁾ für die Kleinhirnwindungen behauptet, die leichte Verzögerung in der Entwicklung, wie sie die Pyramiden der concaven Partien bieten. Es ist überflüssig zu bemerken, dass die entgegengesetzten Verhältnisse (Verbreiterung der Rinde und gegensätzlicher Unterschied der Radien der begrenzenden Oberflächen) die Zartheit der plexiformen Schicht in den convexen Partien der Windungen erklären.

STRUCTURTYPUS DER VORDEREN CENTRALWINDUNG.

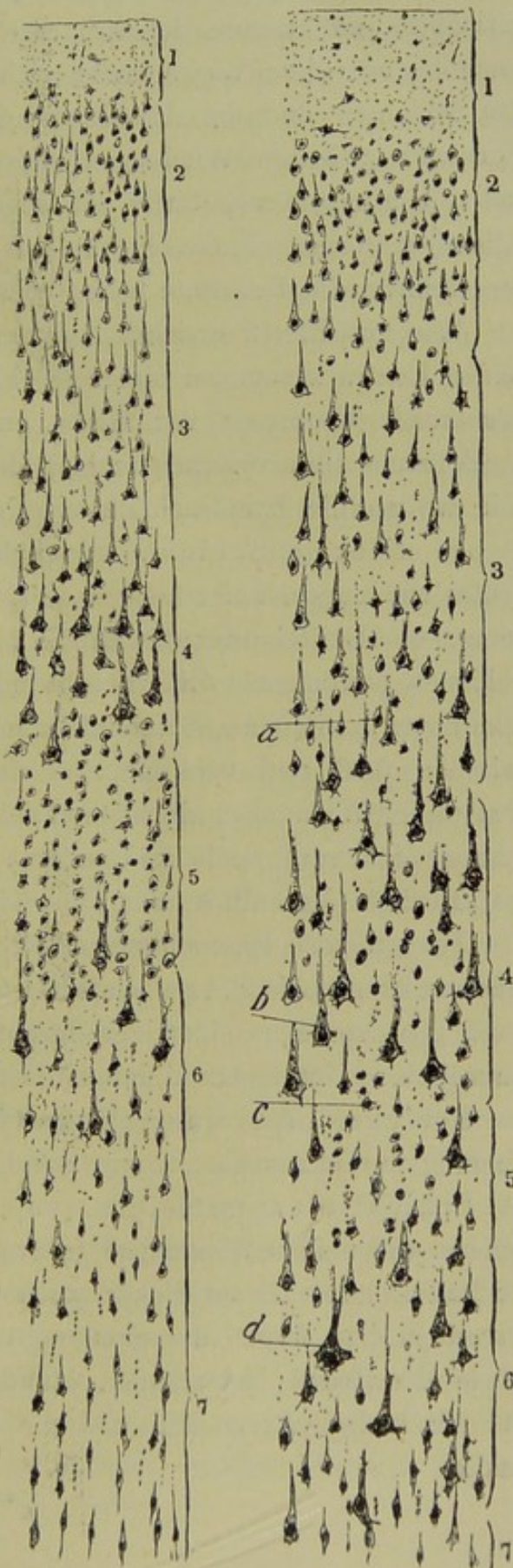
Die vordere Centralwindung, das hintere Ende der ersten und zweiten Stirnwindung, der obere Rand der Hemisphären (das obere Ende der vorderen Centralwindung und zum Theil der Lobulus paracentralis besitzen, wie schon gesagt, eine von der bei der hinteren Centralwindung oben geschilderten, hinreichend verschiedene Schichtenbildung. Das erklärt die grossen Differenzen, die wir bezüglich Zahl und Ausdehnung der Schichten bei den Beschreibungen der Autoren finden. In der That haben bei der Darstellung der gesammten Bewegungsrinde die Einen ihre Studien der hinteren Centralwindung, die Anderen diejenigen der vorderen zu Grunde gelegt, offenbar in dem Glauben, dass der Bau der Rinde in den übrigen Theilen der motorisch-sensiblen Sphäre keine bemerkenswerten Abweichungen erfährt.

So scheint z. B. Meynert, wenn er eine legitime Körnerschicht

annimmt, die hintere Centralwindung im Auge zu haben, während Golgi, Edinger, Kölliker und andere Autoren, welche diese Schicht nicht erwähnen, die vordere Centralwindung zur Grundlage ihrer Studien glaubten machen zu müssen. Ich selbst nahm an, dass beide Centralwindungen eine hinreichend analoge Structur besitzen, als ich meine ersten hauptsächlich von der erwähnten hinteren Centralwindung ausgehenden Studien über die menschliche Bewegungsrinde machte; als ich jedoch später sämtliche motorisch-sensiblen Felder der Rinde systematisch nach der Nissl'schen Methode untersuchte, überzeugte ich mich, dass die Rolando'sche Furche in Wirklichkeit zwei motorische Sphären von verschiedener Structur trennt, wenn auch nicht in dem Maasse, dass jeder Centralwindung ein besonderer anatomischer Bau zukäme.

Um diese Abweichungen in der Textur gebührend zu wür-

Fig. 2.



Bau der die Rolando'sche Spalte begrenzenden Windungen. (Nissl's Methode.)

Die Fig. rechts entspricht der vorderen Centralwindung, die Fig. links der hinteren.

- 1, plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, grosse oberflächliche Pyramiden; 5, kleine Sternzellen; 6, grosse tiefe Pyramiden; 7, Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

digen, ist es erforderlich, mit der Nissl'schen Methode von vorn nach hinten gerichtete umfassende Schnitte aus beiden Centralwindungen zu betrachten; auf diese Weise lassen sich in ihnen leicht die relative Dicke der Schichten und die Anordnung der Zellen vergleichen. Wenn der Vergleich zwischen Windungen angestellt wird, welche verschiedenen Individuen angehören, dürfte der Gegensatz weniger deutlich sein, jedenfalls aber werden die Geschlechts-, Alters- und Entwicklungsunterschiede der Gehirne die Resultate beeinträchtigen.

Wie aus Fig. 2 ersichtlich, wo wir einen transversalen Schnitt der beiden Centralwindungen einer 25jährigen Frau darstellen, gelangt der structurelle Gegensatz vor Allem an der Dicke und dem Grade der Ausdehnung einiger Zonen und an der Zahl der Zellen zum Ausdruck. Wir wollen die hauptsächlichsten Unterschiede schichtweise erläutern.

Plexiforme Schicht. Sie hat das gleiche Aussehen bei beiden Centralwindungen, nur ist sie in der vorderen erheblich dicker und kann sie um ein Drittel oder die Hälfte übertreffen. Die aus verschiedenen Gehirnen gewonnenen Ziffern schwanken (an den convexen Stellen der Windungen) zwischen 0,09 und 0,14 mm bei der hinteren Centralwindung und zwischen 0,18 und 0,24 mm bei der vorderen. An den seitlichen Theilen der Windungen nimmt die Dicke zu und im Grunde der Furchen kann sie sich verdoppeln und sogar verdreifachen, es bleibt aber immer das erwähnte Verhältniss der Dicke in beiden Windungen bestehen.

Die grössere Entwicklung dieser Schicht in der vorderen Centralwindung hängt, wie Bevan Lewis vermuthet hat, von dem beträchtlichen Contingent von Pyramiden der darunter liegenden Schichten ab, welche sämtlich in der ersten durch ein Endbüschel vertreten sind.

Schicht der kleinen Pyramiden. Sie ist in der vorderen Centralwindung nur etwas dicker, wie aus Fig. 2 ersichtlich.

Schicht der mittelgrossen Pyramiden. Bezüglich dieser weichen die beiden Windungen in zwei wichtigen Punkten von einander ab; im vorderen ist sie dicker, ja fast doppelt so dick, wie Fig. 2 zeigt; ausserdem sind wegen des grossen Reichthums an Schaltplexus die Abstände der Zellen bedeutender. In den tieferen Theilen dieser Schicht sind die kleinen Pyramiden und die kleinen Sternzellen reichlich vorhanden.

Schicht der grossen oberflächlichen Pyramiden. Auch sie ist in der vorderen Centralwindung im Vergleich zur hinteren dicker und erstreckt sich nach unten bis in das Niveau, wo in dieser die Schicht der tiefen grossen Pyramiden liegt. Zufolgedessen ist die Zahl der grossen oberflächlichen Pyramiden viel grösser in der ersteren als in der letzteren. Die ungleiche Entwicklung der Formation der mittleren und grossen Pyramiden in beiden Windungen wird am besten verständlich, wenn man die Dicke der vereinigten dritten und vierten Schicht misst; diese beträgt bis 1,25—1,40 mm in der vorderen Centralwindung, dagegen nur 0,70—0,80 mm in der hinteren.

Schicht der Körner. Sie ist in der vorderen Centralwindung nur rudimentär vorhanden, ja an einzelnen Stellen gar nicht zu erkennen. Es ist indess keineswegs zu verwundern, dass dies von Manchen unbemerkt geblieben ist, um so weniger als einige Reihen oder Inseln von grossen Pyramiden, welche in das eigentliche Gebiet der fünften Schicht eindringen, die letztere verdrängen und die vierte mit der sechsten verbinden. In Wirklichkeit aber, wenn auch an Zahl gering und nicht durchgehends zu einer transversalen Lage vereinigt, erscheinen die Körner immer inmitten der tiefen, grossen Pyramidenformation (vierte, fünfte und sechste Schicht) und lassen sich mit einer guten apochromatischen Linse erkennen sowohl an ihrer Kleinheit, {wie auch an der polygonalen und spindelförmigen Gestalt, die viele von ihnen haben. Zuweilen verschwindet die Körnerbildung an einzelnen Stellen und tritt an einer anderen in Form von rundlichen oder vertical verlängerten Inseln wieder auf. Diese Ungleichheiten der Körnerformation sind meines Erachtens zum Theil durch die Unregelmässigkeit der Lage der oberflächlichen Riesenpyramiden bedingt, die eine staffel- oder guirlandenförmige Linie bildend an einigen Punkten nach unten bis in die sechste Schicht reichen, an anderen dagegen in die Höhe ziehen und für die Anhäufung einiger Körner Raum lassen. An einigen Stellen der vorderen Centralwindung schien es mir, als wären die Körner theilweise oberhalb der grossen oberflächlichen Pyramiden angesiedelt. Jedenfalls ist es ausser Zweifel, dass die tiefere Ebene der Schicht der mittelgrossen Pyramiden zahlreiche kleine Zellen mit kurzem Axencylinder und mit den morphologischen Merkmalen der Körner enthält, obgleich sie fast

niemals eine wohlindividualisierte Schicht bilden. Auch Hammarberg hat darin kleine Pyramiden erblickt (seine „ganglionären Zellen“). Alle diese kleinen spärlich vorhandenen Zellen dürften daher zwei unregelmässige Streifen darstellen, die man durch die Bezeichnung äussere und innere Körnerbildung auseinanderhalten kann.

Was die hintere Centralwindung anlangt, so erscheint die Körnerschicht, wie früher erwähnt, gut entwickelt und zeigt sich constant in allen Ebenen derselben. Ihre Dicke ist jedoch nicht so beträchtlich wie die der homonymen Zone des Associationsgehirns. Im Gegensatz zu Hammarberg, der dem oberen Theil des Gyrus centralis posterior die Eigenschaften des vorderen zutheilt, glauben wir eine ganz gleichmässige Structur der ganzen hinteren Centralwindung beobachtet zu haben; so trifft man die Körner bis in der Nähe des Hemisphärenspalts an.

Schicht der tiefen Riesenpyramiden. Sie erreicht in der vorderen Centralwindung eine viel geringere Entwicklung als in der hinteren, wie man in Fig. 2 sieht. Im Allgemeinen besitzen die Pyramiden hier keinen so bedeutenden Umfang wie in der vierten Schicht; gleichwohl zeigt sich hier und da ein voluminöserer Typus, der wahrscheinlich den Betz'schen Riesenzellen entspricht, die Hammarberg ebenfalls in dieser Schicht darstellt (Fig. 2, d).

Die grösseren von mir in dieser Schicht angetroffenen Pyramiden liegen im Grunde und an den Rändern der Rolando'schen Spalte (vordere Centralwindung); ihr Umfang schwankte zwischen 35 und 45 μ . Die homologen Pyramiden der hinteren Centralwindung erreichten nur 24 bis 30 μ . Übrigens sind in diesem Gyrus die grössten Pyramiden nicht die der sechsten, sondern der vierten Schicht, in welcher wir einige von dem Umfang von 28 bis 32 μ fanden. Wie schon Betz bemerkt, nimmt der Umfang der Pyramiden in den vor der Rolando'schen Spalte gelegenen Gegenden zu; allerdings bestehen einige Ausnahmen, auf die wir bei der Abhandlung von der Associationsrinde näher eingehen werden.

Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen (polymorphe Zellen). Hier beobachtet man kaum Differenzen zwischen beiden Windungen; es schien mir indess, dass die Schicht in dem Gyrus centralis posterior stärker ist als im anterior. Dies wird bis zu einem

gewissen Punkte durch die entsprechend geringere Entwicklung der vier ersten Schichten jener Windung compensirt.

Grund und Wände der Rolando'schen Furche. Um die relative Ausdehnung einer jeden dieser beiden Structurtypen sowie ihrer Uebergänge zu erforschen, haben wir mit der Nissl'schen Methode die Wände und den Boden der Rolando'schen Furche untersucht; es ergab sich dabei, dass beide Windungen ihren eigenen Bau bis auf den Grund dieser Furche bewahren, in welcher eine die Verwischung der anatomischen Merkmale zeigende Uebergangsregion existirt. Neben ihrem ausserordentlichen Reichthum an ziemlich starkkalibrigen Gefässen, welche die Schnitte in ihrer ganzen Ausdehnung durchlöchern, charakterisirt sich diese Region durch die ausserordentliche Entwicklung der plexiformen Schicht. Beim Uebergang der vorderen in die hintere Centralwindung bemerkt man, dass die vierte Schicht, d. h. die der grossen oberflächlichen Pyramiden allmählich an Dicke zunimmt und dass die Körner, vorher zu deutlicher Schicht geordnet, sich zwischen diese grossen Pyramiden einschieben und den Charakter einer unabhängigen Formation verlieren. An den Stellen, wo die grossen Pyramiden der vierten Schicht Raum lassen, erscheinen die Körner wieder und bilden unregelmässige Inseln. Im Allgemeinen aber sind die kleinen sternförmigen Zellen über die ganze dritte, vierte und fünfte Schicht zerstreut mit einem gewissen Grad von Concentration unterhalb der Pyramiden der vierten Schicht, daselbst eine rudimentäre fünfte Schicht bildend. In der Nähe der erwähnten Uebergangsregion liegen die grössten Pyramiden der Rolando'schen Furche und vorderen Centralwindung. Eine Eigenthümlichkeit des Bodens dieser Furche ist der relative Reichthum an horizontalen, namentlich birnförmigen Zellen (Randzellen) in der plexiformen Schicht.

Wir gelangen nun zu der eingehenden Untersuchung der einzelnen Gehirnschichten und werden dabei die übereinstimmend mittelst der verschiedenen von uns benutzten Methoden, insbesondere der Golgi'schen, gewonnenen Resultate darlegen.

Diese Beschreibung wird für die beiden Centralwindungen eine gemeinsame sein; doch müssen wir erklären, dass die Mehrzahl der guten Chromsilberpräparate, welche dem Text zu Grunde

liegen, ebenso wie die Zeichnungen der vorderen Centralwindung entsprechen.

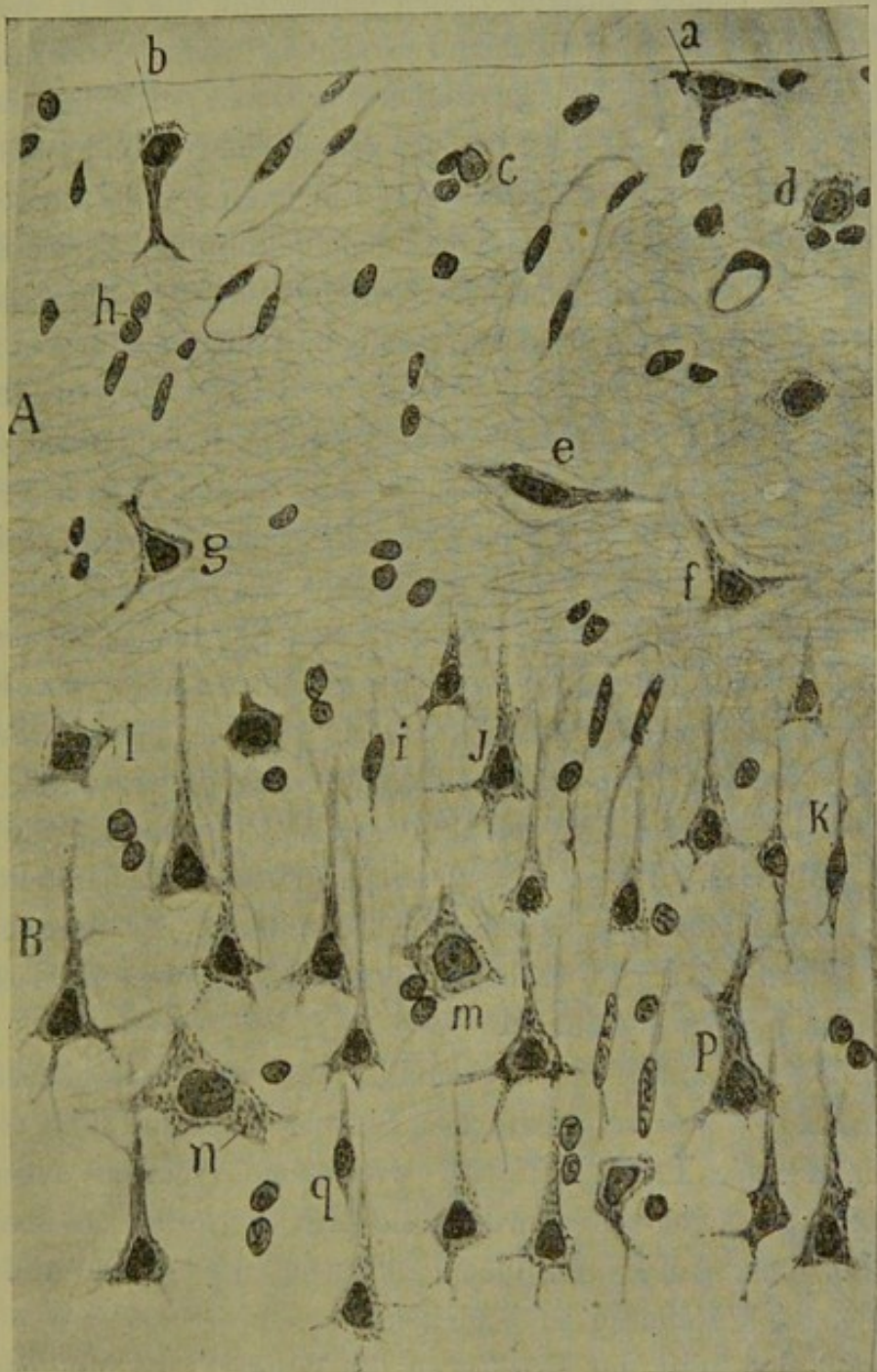
I. PLEXIFORME SCHICHT.

An der nach Hämatoxylin- oder Nissl-Färbung untersuchten Rinde eines erwachsenen Menschen erscheint sie wie alle an Nerven- und Dendritenverzweigungen reichen Formationen netzförmig und blass. Die Zellarmuth dieser Schicht wurde schon von Meynert erwähnt, der einige kleine Nervenzellen mit noch unaufgeklärten Eigenthümlichkeiten zu erkennen glaubte; jedoch gewährte zu seiner Zeit die Unvollkommenheit der Methoden keinen Aufschluss über die Morphologie dieser Zellen und Golgi betrachtete sie, unter Zustimmung vieler Autoren, als Neurogliazellen. Heute, wo man viel wertvollere Analysen angewandt hat, lässt sich nicht mehr bestreiten, dass in dieser Schicht neben zahlreichen Deiters'schen Zellen, wie sie Golgi gefunden, einige wirkliche Nervenzellen existiren, deren Hauptarten ich beschrieben habe.

In der That, es ist nicht correct, um die Nervenzellen zu unterscheiden, die Methoden von Golgi und Ehrlich heranzuziehen. In Nissl- oder Hämatoxylin-Präparaten beobachtet man in dem blassen Flechtwerk verstreut zwei Arten von Zellkörpern: kleine, blasse, ohne deutliche Fortsätze, mit einem Kern versehene, die Neurogliazellen entsprechen, und grössere, mit deutlichen Fortsätzen versehene, die einen voluminösen Kern besitzen und offenbar Nervenzellen repräsentiren.

Bei Benutzung des apochromatischen Objectivs 1,30 von Zeiss zeigen die Nervenzellen noch einige Structur-, Lage- und Formdifferenzen, die wir in Fig. 3 darstellen, wonach man drei Varietäten von Neuronen unterscheiden kann: 1. Kleine Zellen mit polygonalem Kern, arm an Protoplasma, ohne Chromatingranula und über die ganze Breite der plexiformen Schicht verbreitet, obwohl in der oberflächlichen Hälfte (Fig. 3, *c*, *d*) deutlicher. Diese Zellen, in deren Umgebung zuweilen zwei oder drei Neurogliakerne liegen, entsprechen wahrscheinlich unseren Zellen mit kurzem Axencylinder (mittelgrosse und kleine Typen). 2. Dreieckige oder birnenförmige, randständige, mit einem an Chromatingranulas reichen Protoplasma und verschiedenen Dendriten, von denen

Fig. 3.



Zellen der ersten und zweiten Schicht der vorderen Centralwindung; Nissl's Methode. Objektiv 1,30 Zeiss.

A, plexiforme Schicht; B, Schicht der kleinen Pyramiden; a, b, randständige, birnförmige oder dreieckige Zellen; c, d, kleine Zellen mit kurzem Axencylinder; e, f, g, horizontale Zellen; h, Neurogliazellen; i, q, k, spindelförmige oder doppelt gebüschelte Zellen; m, n, l, grosse Zellen mit kurzem Axencylinder; p, wirkliche Pyramiden. (In der Molecularschicht sind die in einem dreimal grösseren Felde sichtbaren Nervenzellen vereinigt worden.)

gewöhnlich einer absteigt (*a, b*). Diese sehr spärlichen Zellen — in Fig. 3 sind die beiden einzigen Zellen dargestellt, die es in dem untersuchten Schnitte gab — sind meines Erachtens nichts Anderes als die speciellen Randzellen (Cajal'sche Zellen von Retzius, Retzius'sche Zellen von Kölliker), welche Retzius bei der menschlichen Rinde beschrieben hat. 3. enthält die untere Hälfte oder die unteren zwei Drittel dieser Schicht gewisse ziemlich voluminöse, spindelförmige, dreieckige oder sternförmige Zellen (*g, e, f*), welche bestimmt unseren tiefer gelegenen horizontalen, spindelförmigen oder dreieckigen Zellen entsprechen (Specialzellen von Cajal und Retzius, welche in tieferen Ebenen der ersten Schicht gelegen sind). Der Kern dieser Zellen ist oval oder dreieckig und enthält ein geringes Chromatinnetz und ein oder zwei sehr deutliche Kernchen. In der Umgebung des Protoplasmas, das einige feine Chromatingranula enthält, weicht der Plexus etwas zurück.

Mit keiner dieser Nervenzellen darf man die kleinen, in der ersten Schicht verstreuten Neurogliazellen verwechseln. Ausser der Kleinheit des Kerns, ein hinreichend deutliches Merkmal der Deiters'schen Zelle, ist dieselbe, wie ich³⁰⁾ in einer anderen Arbeit zeigte, durch die Anordnung des Kernchromatins charakterisirt, welches anstatt wie bei den Neuronen centrale Haufen zu bilden, ein peripheres Netz darstellt, dessen optischer Durchschnitt, bei äquatorialer Einstellung, das Aussehen einer Nucleinmembran hat. Sie entbehrt ferner des grossen Nucleolus, der bei den Neuronen so gewöhnlich ist.

Die Nissl-Präparate lehren ebenfalls, dass die Neurogliazellen fast über die ganze Breite der plexiformen Schicht verstreut sind, nicht aber speciell unter der Pia concentrirt, wie einige Autoren angenommen haben (Fig. 3). Nicht selten ordnen sie sich in Serien zu dreien oder mehreren an, und einige von ihnen scheinen, wie schon Andriezen³¹⁾ beobachtete, die Capillaren zu begleiten.

Wendet man statt der Nissl'schen die Weigert'sche Methode an, so bemerkt man die markhaltigen Tangentialfasern, darunter einige von beträchtlichem Kaliber. Dies haben vor längerer Zeit schon Kölliker³²⁾, Exner³³⁾ und Andere mittelst der Kalium- und Osmiumsäure-Methode dargethan. In solchen Präparaten erscheint die plexiforme Schicht in drei Lagen getheilt: den submeningealen Rand, baar von Markfasern,

wie Martinotti³⁴) beobachtete, aber reich an Neurogliafasern; eine mittlere, dickere Lage, welche die starken horizontalen Markfasern enthält, und eine tiefe, stellenweise fast so dick wie die vorhergehende, aus spärlichen, zarten Markfasern bestehend, bei denen trotz unregelmässiger Anordnung die horizontale Richtung überwiegt. Wenn sich diese Markfasern nach unten zu einer besonderen Zone oder einer Lamelle vereinigen, entsteht der Bechterew'sche Streifen, den Kaes beschrieben hat. In der motorischen Rindensphäre schien uns derselbe zu fehlen oder sehr rudimentär zu sein.

Ueber den Ursprung aller dieser Fasern geben die Weigert'schen Präparate keinen befriedigenden Aufschluss. Vergleicht man jedoch die letzteren mit den nach Golgi gefärbten, so überzeugt man sich leicht, dass die dicken Tangentialfasern, wie ich in meiner ersten Arbeit über die Rinde zeigte und wie kürzlich Botazzi bestätigt hat, zu den horizontalen Zellen gehören, deren markhaltigen und auf grosse Entfernungen sich erstreckenden Axencylinder sie repräsentiren dürften. Es giebt allerdings Autoren, wie Kölliker, welche die Möglichkeit annehmen, dass diese dicken Markfasern aus den tiefen Gehirnschichten, ja sogar aus der weissen Substanz kommen; indess widerspricht dem die Thatsache, dass das Kaliber der aufsteigenden Fasern, sobald sie in der ersten Schicht angelangt, regelmässig geringer ist als das der stärkeren Tangentialmarkfasern. Wir fügen hinzu, dass die Ebene, in welcher die aufsteigenden oder Martinottischen Fasern sich horizontal wenden, fast immer tiefer liegt als die den starken horizontalen Fasern entsprechende.

Um in der Structuranalyse der plexiformen Schicht weiter zu kommen, muss man, wie schon bemerkt, auf die Chromsilbermethode zurückgreifen und mittelst derselben das Gehirn eines wenige Tage alten Kindes untersuchen. Alsdann lassen sich folgende Bestandtheile unterscheiden:

1. Die Büschel der Pyramidenzellen aller darunter liegenden Schichten, einschliesslich der von dem Radiärschaft der tieferen Zellen (Spindelzellen, siebente Schicht) gebildeten.
2. Das Endbüschel einiger Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten und dritten Schicht.

3. Die Dendriten und Axencylinder der autochthonen horizontalen Zellen.

4. Die Dendriten und Nervenfortsatzverzweigungen der ebenfalls autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder.

5. Die Endverzweigungen der aufsteigenden Martinotti'schen Fasern und der Markfasern der weissen Substanz.

6. Die Neurogliazellen.

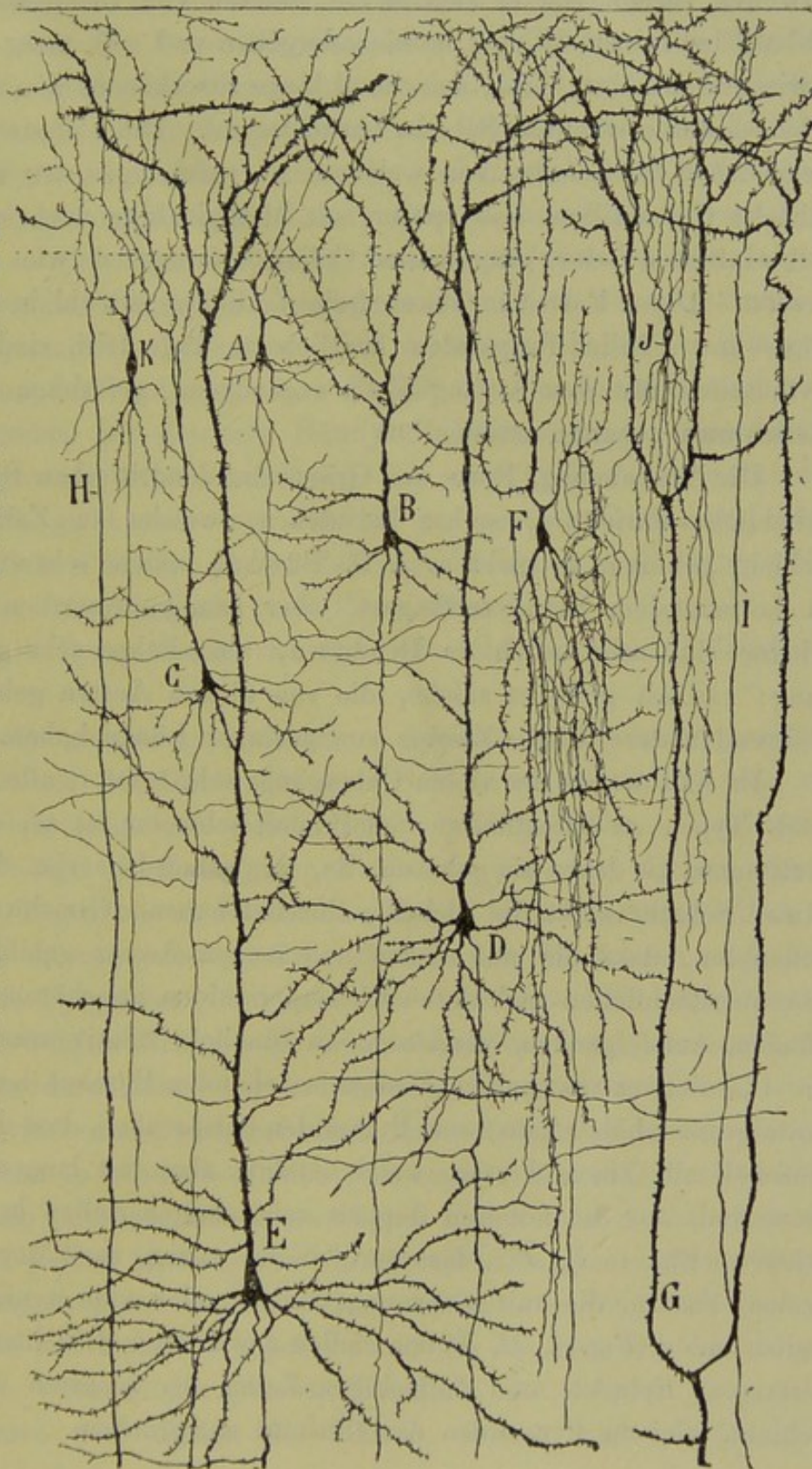
Endbüschel der Pyramiden. — Schon Golgi und Martinotti sahen in die plexiforme Schicht des Gehirns die Schäfte einiger Pyramiden eindringen und stellten in den ihren Arbeiten beigelegten Tafeln einige Verzweigungen derselben dar; doch habe erst ich*) bei Säugthieren und Retzius beim Menschen das eigentliche Verhalten des Endstücks des Schafts demonstrirt. Der letztere endet nicht mit verticalen, spitzen, an Gefässen oder Neuroglia haftenden Aestchen, wie

*) Kölliker und mancher andere Autor schreiben diese Entdeckung Retzius zu. In der That erfordert es die Gerechtigkeit anzuerkennen, dass wir diesem schwedischen Gelehrten die erste genaue Beschreibung und Darstellung des Endbüschels der Pyramiden beim Menschen verdanken. (Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugthieren. *Biologiska Föreningens Förhandlingar*. Bd. III Januar—März 1891, n^o 4—6); doch ist dies schon vor Retzius von mir bei kleinen Säugthieren beobachtet worden, wie die meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand beigelegte Zeichnung und zahlreiche Stellen im Text, wo eingehend die periphere Verzweigung des Schafts der Pyramiden abgehandelt wird, beweisen. (Die Struktur der Hirnwindungen bei den niederen Thieren. Vorläufige Mittheilung; mit 2 Zeichnungen. 30. November 1890.) Ich füge noch hinzu, dass ich in einer anderen Notiz (Ueber die Existenz von spezifischen Nervenzellen in der ersten Schicht der Gehirnwindungen, *Gazetta medica catalana*, 15. Dezember 1890), die in der ersten Schicht bestehenden Contactverhältnisse berührend, sagte: „Zu diesem Zwecke (um mit den Nervenendfasern in Verbindung zu treten) senden alle Pyramidenzellen in die erste Schicht einen Protoplasmaschaft, der sich reichlich zwischen den erwähnten Nervenfasern verzweigt und mit freien, mit Stacheln und Häkchen besetzten Aestchen enden.“ Auch an einer anderen Stelle ist von der Endauffaserung der Pyramiden die Rede; doch will ich bei diesem Punkte nicht länger verweilen und nur daran erinnern, dass Retzius selbst, von seiner Unparteilichkeit eine wenig Nachahmung findende Probe gebend, in seiner oben erwähnten Arbeit gesteht, dass die Form der Endverzweigung des Schafts „von mir so beobachtet worden ist wie er selbst sie beobachtet, wie aus einer kleinen Zeichnung meiner citirten Arbeit vom 30. November 1890 hervorgehe.“

Fig. 4.

Erste, zweite und dritte Schicht der vorderen Centralwindung des Gehirns eines einmonatigen Kindes.

A, B, C, kleine Pyramiden; D, E, mittelgrosse Pyramiden; F, doppelt gebüschelte Zelle, deren Axencylinder Endnester bilden; G, Protoplasmaschäfte, aus einer grossen Pyramide der vierten Schicht stammend; H, I, feine dendritische Schäfte von Zellen der sechsten und siebenten Schicht; J, kleine doppeltgebüschelte Zellen; K, Spindelzelle mit langem Axencylinder.



Golgi es glaubte, sondern, beim Eintritt in die plexiforme Schicht oder zuweilen vorher, löst er sich in ein Büschel von Dendriten auf, welche alsbald im spitzen Winkel auseinandergehen und sich mehr oder weniger horizontal wenden, dabei manchmal lange Strecken in den verschiedenen Ebenen der erwähnten Schicht zurücklegend. Die Contur dieser Aeste desgleichen des Schafts, von welchem sie entspringen, ist, wie ich zuerst mittelst Chromsilber und später mit Methylenblau nachgewiesen habe, mit einfachen oder gespaltenen Collateralfortsätzen wie mit Stacheln besetzt. Diese Fortsätze, deren freie Endigung sowohl in Golgi- als in Cox- und Ehrlich-Präparaten deutlich zu Tage tritt, sind von Hill³⁵⁾ irrthümlich für den Anfang eines ungenügend gefärbten, interstitiellen Reticulums gehalten worden.

Die Ausdehnung, Form und Grösse der dendritischen Büschel zeigten erhebliche Varietäten, selbst bei denen, welche zu Zellen derselben Schicht gehören, so giebt es z. B. Büschel, welche sehr ausgedehnt und in horizontalem Sinne verlängert, aber arm an Aestchen sind, andere wieder sind sehr reich an Dendriten, aber haben sehr geringen Umfang; endlich giebt es solche, die von dicken Aesten gebildet werden, während andere dünne Zweige von geringer Länge haben.

Es hält wegen der vielen Uebergänge sehr schwer, alle diese Formen nach Typen zu classificiren, und noch schwerer ist es, die Zellen zu bestimmen, zu denen sie gehören, da, wie schon bemerkt, die Pyramiden einer Schicht nicht die gleichen Büschel haben. Gleichwohl darf man behaupten, dass die aus dicken und langen Aesten gebildeten Büschel den oberflächlichen und tiefen Riesenpyramiden angehören, dass die aus dünnen, aufsteigenden, varikösen, an Stacheln relativ armen und bis an die Pia sich erstreckenden Aesten bestehenden Büschel den kleinen oder mittelgrossen höher gelegenen Pyramiden entsprechen, dass die gedrängten Büschel mit feinen Aesten, welche letztere aber mit langen Stacheln besetzt sind, auf die höheren doppelt gebüschelten Zellen bezogen werden müssen (Fig. 4, *F*, *I*); dass endlich die zarten, varikösen, an Stacheln armen Fasern, die mit einer ungetheilten oder sehr wenig verzweigten Spitze enden (Fig. 4, *H*, *J*) den Zellen der tieferen Schichten (pyramidenförmigen, Spindel- und dreieckigen Zellen der sechsten und siebenten Schicht, kleinen Pyramiden der fünften) entsprechen.

Was die Ebenen der plexiformen Schicht anlangt, welchen die Büschel der einzelnen Schichten der Pyramiden zugehören, so bemerkt Bevan Lewis, dass die Dendriten der kleinen Pyramidenzellen (Schicht der polygonalen Zellen bei diesem Autor) sich nach dem tiefsten Stockwerk dieser Schicht erstrecken, während die Büschel der mittelgrossen und grossen Pyramiden sich vorzugsweise weiter nach oben verbreiten. Meine beim Menschen gemachten Untersuchungen haben mich überzeugt, dass es dabei so viel Varianten giebt, dass es unmöglich ist, mit einiger Sicherheit besondere Lagen der plexiformen Schicht als einer bestimmten Schicht von Pyramidenzellen entsprechend zu unterscheiden. Das einzige, das sich behaupten lässt, ist, dass die Büschel der mittelgrossen und kleinen Pyramiden mit gewisser Häufigkeit höhere Ebenen einnehmen als die der grossen, eine Anordnung, die man auch in der Sehrinde beobachtet. Es giebt aber auch Büschel von grossen Pyramiden, die, wie man in dem Präparat sieht, das von Zeichnung 4 G dargestellt wird, sich über fast die ganze erste Zone verbreiten.

Werden alle Pyramiden in der ersten Schicht durch ein Endbüschel repräsentirt?

Schon Golgi glaubte zu beobachten, dass der Schaft der Pyramiden des tiefen Drittels der Rinde die erste Schicht nicht erreicht, und zu derselben Ansicht neigte ich selbst, Retzius und Kölliker. Gleichwohl hat das sorgfältige Studium guter Präparate aus dem Gehirn einer Katze von 15 Tagen bis zu einem Monate und selbst der menschlichen Rinde in den dünnen oder concaven Partien der Windungen mich belehrt, dass jede Pyramiden-, Spindel- oder dreieckige Zelle mit langem Axencylinder, welcher Schicht sie auch angehören mag, in der plexiformen Schicht durch eine oder mehrere Dendriten vertreten ist. Der Unterschied zwischen den oberflächlichen und tiefen Zellen besteht darin, dass die ersteren in genannte Schicht ein starkes Büschel, die letzteren nur einen wenig oder gar nicht verzweigten Faden senden. Das heisst, dass die tiefen Zellen (sechste und siebente Schicht) den grössten Theil ihres Sammelapparats an die mittleren und unteren Schichten (vierte, fünfte, sechste und siebente) abgeben; und für die erste nur ein zarter Fortsatz bleibt, während die grossen Pyramiden der sechsten Zone und die mittelgrossen und kleinen der vierten, dritten und zweiten ihre

cellulifugale Verzweigung vorwiegend in die plexiforme Schicht senden. Alle diese morphologischen Eigenthümlichkeiten und viele andere, die wir mit Bezug auf die Zellen mit kurzem Axencylinder noch zu erwähnen haben, lassen sich in folgende beide Hauptsätze zusammenfassen, deren allgemeine Gültigkeit nur sehr wenige Ausnahmen erleidet: 1. Die Neurone mit langem Axencylinder nehmen eine radiäre Richtung ein und senden eine Faser oder einen gebüschelten Schaft in die plexiforme Schicht; 2. die Neurone mit kurzem Axencylinder sind nicht radiär gerichtet und haben keinen für die genannte Schicht bestimmten Schaft oder Büschel.

Horizontale Zellen oder Specialzellen der ersten Schicht. Diese sonderbaren Zellen, von mir in der Rinde kleiner Säugethiere entdeckt und von Retzius beim menschlichen Gehirn bestätigt, finden sich auch in grosser Menge in der ganzen motorischen Rinde. Da wir sie schon in der Studie über die menschliche Sehrinde behandelt haben, so mögen hier nur einige Details hinzugefügt sein, die wir bei unseren letzten Untersuchungen beobachteten.

Zunächst haben wir hier die in einer früheren Arbeit³⁶⁾ schon ausgesprochene Ansicht bewahrheitet gefunden, dass die Mehrzahl der aufsteigenden, im rechten Winkel aus den Tangentialfasern entspringenden Aeste eine embryonale Anlage darstellen, welche in den der Geburt folgenden Tagen verschwindet oder sich umwandelt.

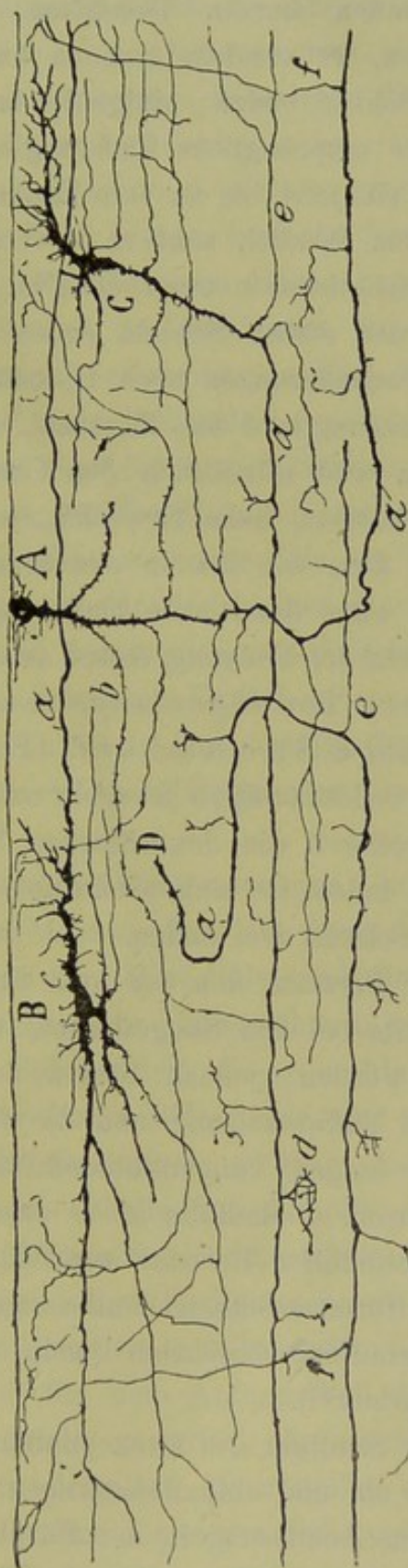
Fast gänzlich von diesen unzähligen verticalen, schlüsselförmigen Aestchen entblösst, gewähren die Specialzellen beim einmonatigen Kinde einen ganz anderen Anblick als beim Fötus, wie Fig. 5 zeigt, in der wir verschiedene Zellen dieser Species aus der vorderen Centralwindung darstellen. Bei den Fortsätzen lassen sich drei Kategorien unterscheiden: 1. kurze Dendriten, aus dem Körper oder den grossen Protoplasmaschäften entspringend und in kurzer Entfernung frei endigend (Fig. 5, *c*); 2. Tangentialfasern von ziemlicher Länge, bald aus dem Körper, bald aus einem absteigenden Protoplasmastumpf kommend, welche nach weitläufiger Verzweigung in den verschiedenen Ebenen der plexiformen Schicht, vorzugsweise aber im oberflächlichen Stockwerk, frei enden (Fig. 5, *b*); 3. eine starke Faser, welche bei den spindelförmigen oder dreieckigen tiefen Zellen aus einem Pole entspringt, bei den birnförmigen

oder randständigen die Fortsetzung des absteigenden Schafes bildet, und durch lange Strecken horizontal verläuft. Die beiden ersten Arten von Fortsätzen, die, in der Fötalzeit vorhanden, schon von Retzius gesehen und beschrieben wurden, gehören wahrscheinlich zu Dendriten, und das verbürgt auch der Umstand, dass sie in einem grossen Theile ihres Verlaufs mit einigen Fortsätzen oder Collateralstacheln besetzt sind. Die dritte Art, die kräftige, lange Faser stellt sicher den Axencylinder dar (Fig. 5, a).

Beim Fötus und neugeborenen Kinde ist die Bestimmung des Axencylinders fast unmöglich, weil alle Zellfortsätze ein glattes Aussehen und dieselbe Richtung haben und im rechten Winkel Aestchen abgeben, die unter der Pia enden. Die geringe Zahl der Zellen, die grosse Menge der Tangentialfasern sind ebenfalls ein Grund der Unklarheit.

In dem Masse als sich das Gehirn entwickelt, erleiden die horizontalen Zellen eine wichtige Veränderung, deren Verlauf folgender ist: Viele der

Fig. 5.



Einige horizontale Zellen der ersten Schicht der motorischen Rinde (vordere Centralwindung) eines über einen Monat alten Kindes.

A, Rand- oder birnförmige Zelle; B, bipolare Zelle; C, dreieckige Zelle; D, Axencylinder einer nicht gefärbten Zelle; e, starke Initialcollateralen; d, Äste, die in kurze, variköse Verzweigungen enden; b, tangentiale oder lange Dendriten; c, kurze Dendriten.

aufsteigenden kurzen Dendriten, welche unter der Pia endigten, atrophieren, verwandeln sich in kurze Fortsätze, die frei in der plexiformen Schicht enden; einige der langen horizontalen Dendriten scheinen, ohne ihre ursprüngliche Richtung zu verlieren, sich sehr zu verkürzen, da man sie jetzt bis an ihre Endäste verfolgen kann, welche nicht mehr in rechtem Winkel, sondern in verschiedenen Richtungen abgehen, auch nicht ausschliesslich unter der Pia, sondern in den verschiedenen Stockwerken der ersten Schicht enden (Fig. 5). Endlich giebt es bei all diesen Veränderungen noch Fortsätze, welche ihre Glattheit, ursprüngliche Richtung und das Merkmal, im rechten Winkel Aeste abzugeben, bewahren und allmählich den Charakter des Axencylinders annehmen. Dieser Fortsatz, beim Erwachsenen mit einer Markscheide umgeben, ist so lang, dass wir ihn in einzelnen Fällen 2 bis 4 mm weit verfolgen konnten, ohne damit sein Ende angetroffen zu haben. Wir sind daher gegenwärtig der Meinung, dass das eigentliche Merkmal des Axencylinders der Specialzellen seine enorme Länge und die über lange Strecken und trotz der Aussendung der Collateralen vollständige Bewahrung seiner Individualität ist. Hingegen verlieren die dendritischen Tangentialfasern alsbald ihre Individualität, indem sie sich wiederholt spitzwinklig spalten und in der plexiformen Schicht frei enden.

Der Fortsatz, den wir jetzt für einen Axencylinder halten, ist von mir bereits bei den Säugethieren, und von Retzius beim Menschen dargestellt worden; jedoch liessen der Mangel einer deutlichen morphologischen Differenzirung und die fast gleiche Länge des Axencylinders und der langen Tangentialdendriten beim Embryonalgehirn die Sache im Unklaren. Jedenfalls ist es zweifellos, dass Retzius in vielen Zellen den functionellen Fortsatz wirklich sah und als in die tieferen Ebenen der plexiformen Schicht hinabsteigend und später in horizontaler Richtung verlaufend beschrieb (siehe die Fig. 2, 3 und 4 der Tafel XV seiner Arbeit³⁷).

Das Studium des Axencylinders ist relativ leicht beim Gehirn eines ein- oder ein und einhalbmonatigen Kindes, dank einer in dieser Zeit eingetretenen Aenderung in der Färbbarkeit der Specialzellen. Statt dass sich wie in der Fötalzeit alle Fortsätze der horizontalen Zellen mit

Chromsilber färben, thun dies fast ausschliesslich die Axencylinder und ihre Collateralen, ein Umstand, der eine Differenzirung chemischer Natur zwischen beiden Faserarten voraussetzt. In solchen Präparaten bestätigt es sich, dass der Axencylinder gewöhnlich sehr stark ist, in manchen Fällen ist sein Durchmesser mehr als doppelt so gross als derjenige der dicksten Martinotti'schen Faser; man bemerkt ferner, dass sein Anfangstheil oft absteigt, häufig einen grossen Bogen beschreibend (Fig. 5, *D*), an dessen Curven ab und zu eine lange, in entgegengesetzter Richtung verlaufende Collaterale entspringt; endlich sieht man, dass der Hauptschaft, nachdem er sich horizontal gewendet, lange Strecken durchläuft, ohne jemals aus der plexiformen Schicht herabzu- steigen, in der er im Allgemeinen stets dieselbe Ebene einnimmt. Neben diesen dicken Axencylindern fehlt es nicht an zarten, die aus kleineren Horizontalzellen stammen. Alle diese grossen und kleinen Axencylinder durchkreuzen die verschiedenen Ebenen der plexiformen Schicht, jedoch scheinen die stärkeren sich in dem mittleren Drittel zu concentriren, eine Eigenthümlichkeit, die mit der Thatsache gut übereinstimmt, dass an dieser Stelle der ersten Schicht in Weigert-Präparaten die dicksten Markfasern sich finden.

Die erwähnten Axencylinder senden Collateralen aus; bei einigen sind sie sehr spärlich, zuweilen sieht man dann im Bereich von ein Zehntel Millimeter nur zwei oder drei Aestchen. Bei anderen sind sie zahlreicher, wie aus Fig. 5, *d* ersichtlich, und lassen sich in zwei Kategorien unterscheiden: 1. sehr kurze Collateralen, die im rechten Winkel entspringen und mittelst kurzzweigiger dicker Bifurcation oder mit einem kleinen Körbchen im pericellulären Raum endigen; 2. lange, bald recht-, bald spitzwinklig entspringend, welche theils auf-, theils absteigen, durch verschiedene Ebenen der plexiformen Schicht horizontal verlaufen und sich verschiedene Male verzweigen. Ihre Endigung vermochten wir nicht festzustellen. Unter diesen Collateralen sind besonders beachtenswerth die schon erwähnten, welche aus dem Anfangstheil des Axencylinders entsprossen (Fig. 5, *e*), welche zuweilen eine solche Stärke erreichen, dass sie Bifurcationsäste desselben darzustellen scheinen. Diese dicken Aeste schlagen fast immer eine derjenigen des Axencylinders entgegengesetzte Richtung ein. Schliesslich bieten einige dicke Axen-

cylinder auch lange absteigende Collateralen, welche bis an die Grenze der zweiten Schicht gelangen und sich zwischen den oberflächlichsten Pyramiden verzweigen.

Wie schon Retzius zeigte, verlaufen die langen Tangential- oder dendritischen Fasern des fötalen Gehirns nach verschiedenen Richtungen, allerdings immer innerhalb der ersten Schicht. Dasselbe ist mit den Axencylindern der Fall; jedoch glauben wir oft einen zu der allgemeinen Richtung der Windung senkrechten Verlauf bevorzugt gesehen zu haben. So gehen in den Centralwindungen die meisten Tangentialfasern von vorn nach hinten, die ganze Windung oder einen grossen Theil derselben bogenförmig umziehend. Die enorme Länge dieser Axencylinder lehrt uns, dass die horizontalen Zellen ein System äusserer Associationsfasern bilden, nicht nur zwischen getrennten Zonen einer, sondern auch benachbarter Windungen. Es ist auch möglich, dass viele der starken und sehr langen Markfasern, die wir mittelst der Ehrlich'schen Methode in der ersten Rindenschicht der erwachsenen Katze gefunden haben,³⁸⁾ Axencylinder von Horizontalzellen darstellen.

Was die morphologischen Typen der in der motorischen Rinde vorwiegenden Specialzellen anlangt, so sind es dieselben, die Retzius beim menschlichen Fötus angegeben und die ich bei der Sehrinde eines Neugeborenen beschrieben habe. Es existirt daher ein birnförmiger oder Randtypus, ein spindelförmiger horizontaler, und ein dreieckiger und sternförmiger. Einige davon sind in den Figuren 5 und 9 abgebildet.

Den monopolaren oder Randtypus beobachtet man, wie ich früher sagte, in Nissl-Präparaten des Gehirns Erwachsener (Fig. 3). In Golgi-Präparaten zeigt er: einen dreieckigen oder birnförmigen Körper, von dem einige kurze Dendriten ausstrahlen; die obersten der letzteren erstrecken sich horizontal an den äusseren Rand der plexiformen Schicht; einen dicken absteigenden Schaft, mit einigen kurzen Dendriten und mit zahlreichen Stacheln bedeckt, aus welchem verschiedene lange, bogenförmige Fortsätze (lange Dendriten oder Tangentialfasern von Retzius) oder horizontale, frei in den einzelnen Ebenen der ersten Schicht endigende hervorgehen; endlich einen sehr starken Axencylinder, die Fortsetzung des verticalen Schaftes, fast immer in das untere Ende der plexiformen Schicht gelangend (Fig. 5, A und 9, A).

Der bipolare Typus zeigt ebenfalls einen oft mit kurzen Dendriten bedeckten Körper, einen dicken polaren Fortsatz, aus dem zahlreiche kurze und lange horizontale Dendriten entspringen, und einen sehr langen aus dem entgegengesetzten Pole entstammenden Fortsatz, der alle Eigenthümlichkeiten des Axencylinders trägt (Fig. 5, B).

Der sternförmige und dreieckige Typus weist die meisten morphologischen Varianten auf. Aus dem Körper gehen drei oder mehr Schafte hervor, die sich alsbald in zahlreiche horizontale, kurze und lange Dendriten auflösen; von diesen nehmen einige bogenförmigen Verlauf und verzweigen sich und enden an der äusseren Grenze der plexiformen Schicht. Die Complicirtheit seiner horizontalen Fasern erschwert die Erkennung des Axencylinders; bei einigen Zellen vermochten wir ihn aber festzustellen, und wir beobachteten, dass er aus einer der dicken absteigenden Fortsätze stammt, sich horizontal wendet und enorme Strecken durchläuft. Manchmal lässt er sich nicht gut verfolgen, weil er eine zu derjenigen der langen Dendriten senkrechte Richtung einschlägt und quer durchschnitten erscheint, wenn jene sich der Länge nach zeigen.

Welche Form nehmen die Horizontalzellen im Gehirn des Erwachsenen an? Die bedeutende Metamorphose, welche diese Zellen in der Fötalzeit erfahren, und die Unmöglichkeit, sie nach dem zweiten Lebensmonat beim Kinde nach der Golgi'schen Methode zu imprägniren, erfordern in diesem Punkte grosse Reserve. Zieht man aber in Betracht, dass beim $1\frac{1}{2}$ monatigen Kinde die Pyramiden und andere Zellen der grauen Substanz schon ihre definitive Gestalt haben und dass diese sich zu befestigen pflegt, wenn die Collateralen des Axencylinders genügend differenzirt sind; ferner, dass die Nissl-Präparate in der plexiformen Schicht der Rinde des Erwachsenen Zellkörper zu Tage fördern, deren Morphologie, wie früher auseinandergesetzt, mit derjenigen der erwähnten Horizontalzellen in Golgi-Präparaten aus dem Gehirn einige Tage alter Kinder übereinstimmt, so können wir annehmen, dass die allgemeine Form dieser Zellen später nur geringe Veränderungen erfahren wird, welche vielleicht nur die Länge der Fortsätze und die Lage der Zellkörper betreffen; die Lage könnte sich unter dem Einfluss der Entwicklung und Vervollkommnung des Büschels der Pyramiden und unter

dem Eintritt der vollständigen Verzweigung der Martinotti'schen Fasern etwas ändern.

Die Möglichkeit dieser Veränderungen wird zur Wirklichkeit, wenn man ein Nissl-Präparat aus der Rinde eines wenige Tage alten Kindes mit einem solchen aus dem Gehirn eines Erwachsenen vergleicht. Man sieht dann z. B., dass beim Erwachsenen die Entfernungen zwischen den Nervenzellen und Neurogliazellen der plexiformen Schicht viel grössere sind als beim Neugeborenen, dass bei letzterem auch die Randzellen (horizontalen Rand- oder birnenförmigen Zellen) viel zahlreicher sind. Diesen Unterschieden liegen meines Erachtens zwei Momente zu Grunde: 1. die Dickenzunahme der ersten Schicht geschieht nicht durch Neuformation von Zellen, sondern durch das Wachsen der Fortsätze der Nerven- und Neurogliazellen, welche sich successiv, entsprechend der progressiven und vielleicht erst beim Erwachsenen fertig werdenden Differenzierung der Pyramidenbüschel, von einander entfernen; 2. entsprechend dem Vorgange beim Kleinhirn, der durch meine³⁹⁾, Schapers⁴⁰⁾, Athias⁴¹⁾ und Terrazas⁴²⁾ Untersuchungen festgestellt worden ist, ist der submeningeale Rand der Gehirnrinde der Ort, wo die embryonalen Zellen der plexiformen Schicht liegen und von wo diese entsprechend ihrer Differenzierung in die verschiedenen Ebenen derselben hinabsteigen können. Es wäre dann nichts Seltsames, dass einige birnförmige Zellen embryonale Formen der tiefer gelegenen Stern- oder Spindelzellen darstellen, bei der Wanderung in die Tiefe ihren monopolaren Character verlierend. Jedoch machen nicht alle birnförmigen Zellen diese Entwicklung durch; bei Durchsuehung von Schnitten aus dem Gehirn Erwachsener (Nissl's Methode) vermochten wir, wie schon erwähnt, dicht am peripheren Rand einige monopolare oder dreieckige Zellen nachzuweisen (Fig. 3). Dass die submeningeale Grenze die Stelle ist, wo sich die embryonalsten Zellen der Molekularschicht finden, dafür spricht auch das selbst im Gehirn eines 15tägigen Kindes häufige Vorkommen von mit kurzem Axencylinder versehenen Zellen, welche das Aussehen von Neuroblasten haben oder in nicht viel weiter fortgeschrittenen Stadien sich befinden.

Es ist auch möglich, dass in den ersten Tagen nach der Geburt einige Horizontalzellen in der Neuroblastenphase verbleiben, was die

Existenz gewisser birnförmiger Elemente mit langem horizontalen Fortsatz, die ich zuweilen in der Sehrinde angetroffen habe, erklären würde. (cf. Heft 1. dieser Studien, Fig. 5, I.)

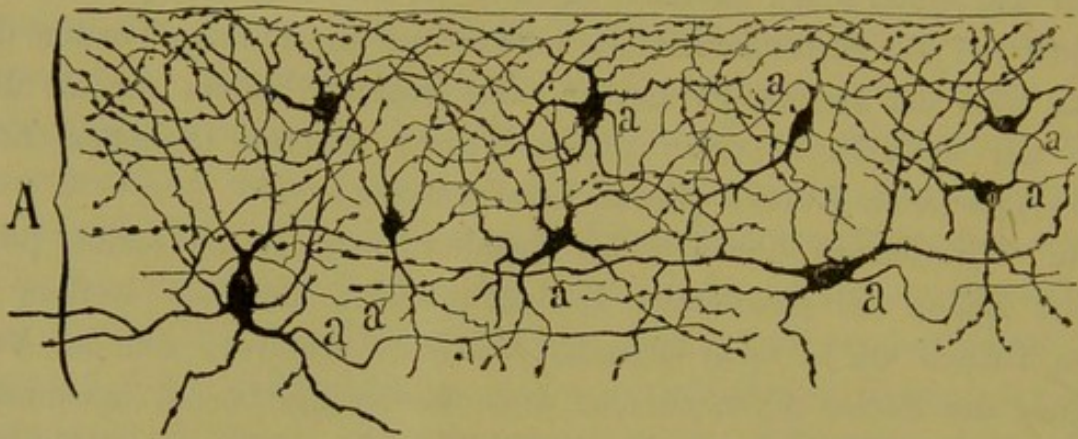
Zellen mit kurzem Axencylinder der plexiformen Schicht. Von mir selbst in der Rinde des Kaninchens und der Ratte⁴³⁾ beschrieben und später bei der ausgewachsenen Katze mittelst Methylenblau von Neuem nachgewiesen⁴⁴⁾, sind diese Zellen in den letzten Jahren nicht weiter Gegenstand der Forschung gewesen. So bildet sie Retzius in seinen auf die Spezialzellen der plexiformen Schicht beim Menschen bezüglichen classischen Arbeiten nicht ab. Kölliker scheint sie auch nicht gesehen zu haben und Schaffer⁴⁵⁾ und Bevan Lewis, die sie mit der Golgi'schen Methode gefärbt zu haben glauben, beziehen sie nicht auf die Molecularschicht, sondern auf die äussere Portion der zweiten oder der kleinen Pyramiden, eine Schicht, welche sie als diejenige der oberflächlichen polymorphen Zellen (Schaffer) oder der polygonalen Zellen (Bevan Lewis) bezeichnen.

In Wirklichkeit haben weder Schaffer noch Bevan meine polygonalen Zellen der plexiformen Schicht gesehen, und wir werden in diesem Urtheil um so mehr befestigt, als diese Autoren, von der Verzweigung des kurzen Axencylinders dieser Zellen sprechend, annehmen, dass der grösste Theil der Aeste desselben nicht in der ersten Schicht sich ausbreitet, wie ich es nachwies, sondern in der zweiten d. h. derjenigen der kleinen Pyramiden. Die Zellen, welche Schaffer und Lewis imprägnirt haben, sind die relativ zahlreichen in der darunter liegenden Schicht (äusserste Ebene derselben) sich befindenden Elemente mit kurzem Axencylinder, welchen auch wir in früheren Abhandlungen betreffend die Rinde der Katze und die Sehrinde beim Menschen unsere Aufmerksamkeit gewidmet haben.

Wie man aus Fig. 6 ersieht, die wir aus einer der citirten Arbeiten herausnehmen, fördert die Methylenblaumethode in der plexiformen Schicht der Katze eine beträchtliche Menge von Zellen mit kurzem Axencylinder zu Tage. Sie werden in der menschlichen Rinde vielleicht nicht weniger zahlreich sein; leider aber ist hier die Ehrlich'sche Methode die einzige Analyse, mit der sie vollständig zum Vorschein gebracht werden können, nicht anwendbar. Die Chromsilberfärbung,

obwohl inconstant, zeigt in der motorischen Rinde des 15 bis 20 Tage alten Kindes zahlreiche Zellen dieser Art, innerhalb der Grenzen der ersten Schicht (Fig. 7 und 8). In Figur 7 stellen wir verschiedene der Zellen dar, welche in einer Ausdehnung von $\frac{1}{10}$ mm in einem und demselben Schnitte vorhanden sind. Auch in Präparaten, wo sie zahlreicher sind, ist zuzugeben, dass sehr oft wegen der zweifelsohne zu starken Härtung der oberflächlichen Schicht der Stücke oder aus anderen unbekanntem Gründen diese Zellen das Chromsilber weniger annehmen als die darunterliegenden Pyramiden und selbst weniger als die grossen Horizontalzellen.

Fig. 6.



Zellen mit kurzem Axencylinder der plexiformen Schicht des Gehirns einer ausgewachsenen Katze.

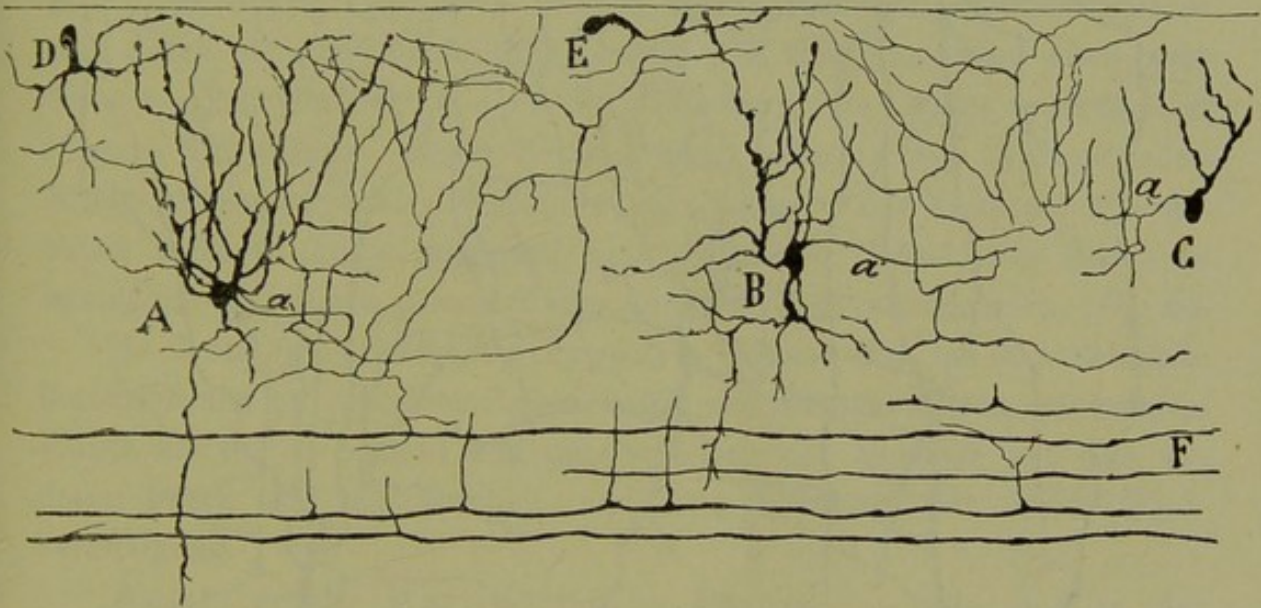
Ehrlich — Bethe'sche Methode. a, Axencylinder.

Wir wollen bei diesem, von mir in der ersten Arbeit schon genügend behandelten Punkte nicht länger verweilen und uns hier darauf beschränken, einige der in unseren Präparaten der motorischen Hirnrinde sich bietenden Typen darzustellen. Dass sie in, nicht unterhalb der ersten Schicht liegen, bekräftigt die Thatsache, dass sich weit unter ihnen die Reihen der Tangentialfasern verlaufen, deren tiefer Rand die wahre Grenze der plexiformen Schicht bezeichnet.

Die Zellen mit kurzem Axencylinder haben verschiedene Gestalt: polygonale, dreieckige, stern- und sogar eiförmige. Diese letztere nebst der birnförmigen, ist die den kleinsten Zellen eigenthümliche. Aus den Ecken des Zellkörpers entspringen divergirende, mehrfach gespaltene

Dendriten, welche mit Varicositäten und stacheligen Anhängen versehen sind (gewöhnlich haben sie weniger Stacheln als die Büschel der Pyramiden) und sich über die ganze erste Schicht erstrecken, in deren äusserster Ebene sie sich vorzugsweise concentriren. Was den Axencylinder anlangt, so pflegt er von einer Seite des Körpers auszugehen oder von einem dicken Seitendendriten, zieht mehr oder weniger horizontal, macht Krümmungen und löst sich in einer Endverzweigung mit meisten Theils aufsteigenden Aesten auf.

Fig. 7.



Verschiedene Spezies von Zellen mit kurzem Axencylinder der plexiformen Schicht. Vordere Centralwindung des einmonatigen Kindes.

A, B, mittelgrosser; C, kleiner Typus; D, E, rudimentäre Zellen mit kurzem Axencylinder; F, Tangentialfasern oder Axencylinder von Horizontalzellen.

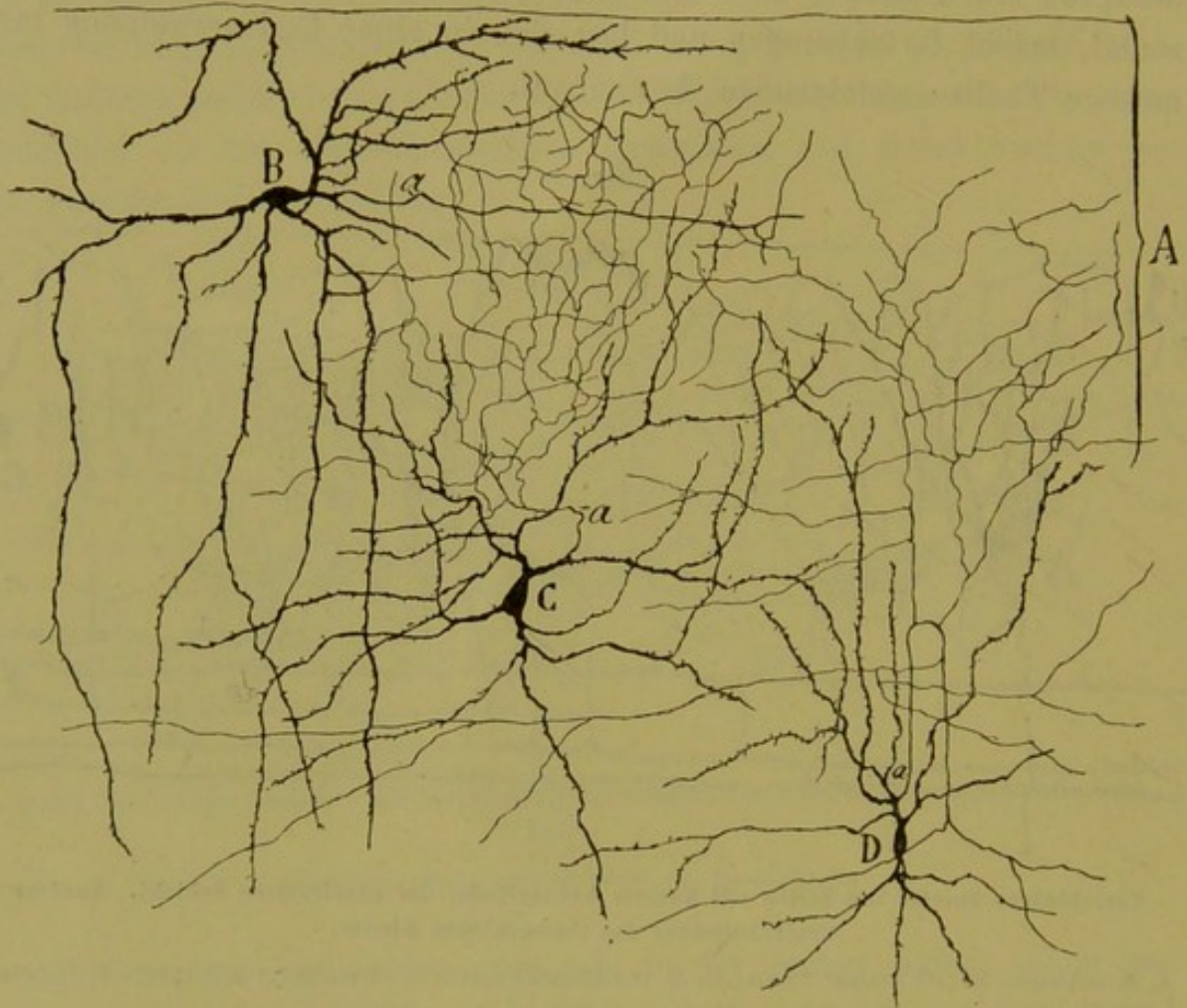
Obgleich die morphologischen Varietäten dieser Zellen sehr zahlreiche sind, so lassen sie sich doch hinsichtlich ihres Volumens und der Ausdehnung der Nervenverzweigung in vier Kategorien unterscheiden.

a. Mittelgrosser Typus (Fig. 7, A, B). — Er gehört zu den am zahlreichsten vertretenen Zellen der ersten Schicht, in der er die Mitte und die tieferen Ebenen bevorzugt. Seine Dendriten verlaufen grossen Theils aufsteigend, der Axencylinder fast immer horizontal;

der letztere verzweigt sich in nicht weiter Entfernung vom Sitze des Körpers.

b. Grosser Typus. — Er ist sehr selten; in meinen Präparaten aus der menschlichen Bewegungsrinde sah ich nur zwei Zellen dieser

Fig. 8.



Voluminöse Zelltypen mit kurzem Axencylinder aus der vorderen Centralwindung (25 tågiges Kind).

A, plexiforme Schicht; B, Riesenzelle dieser Zone; C, grosse Zelle mit aufsteigendem Axencylinder; D, Zelle, deren Axencylinder in der ersten und zweiten Schicht sich verzweigt.

Art. Abgesehen von ihrer ausserordentlichen Grösse characterisiren sich diese Zellen durch die Länge und Stärke der Dendriten, von denen einige abwärts steigen und quer durch die Zone der kleinen Pyramiden ziehend, in ihr oder an der Grenze der dritten enden (Fig. 8, B). Der Axencylinder ist kräftig, verläuft direct horizontal und endet nach

Aussendung einiger Collateralen auf unbekannte Weise. Wahrscheinlich entsprechen diese Elemente gewissen grossen Zellen, die ich in der plexiformen Schicht der ausgewachsenen Katze (mit der Ehrlich'schen Methode) gefunden habe und deren horizontaler Axencylinder sich in dieser Schicht verzweigte, jedoch in grosser Entfernung vom Zellkörper.

Ueberdies, das Vorhandensein von Stacheln bis in die Endtheile der Dendriten und das Fehlen von ausgesprochen tangentialen Protoplasmafortsätzen unterscheiden genügend diese grossen Zellen von den früher beschriebenen Special- oder Horizontalzellen.

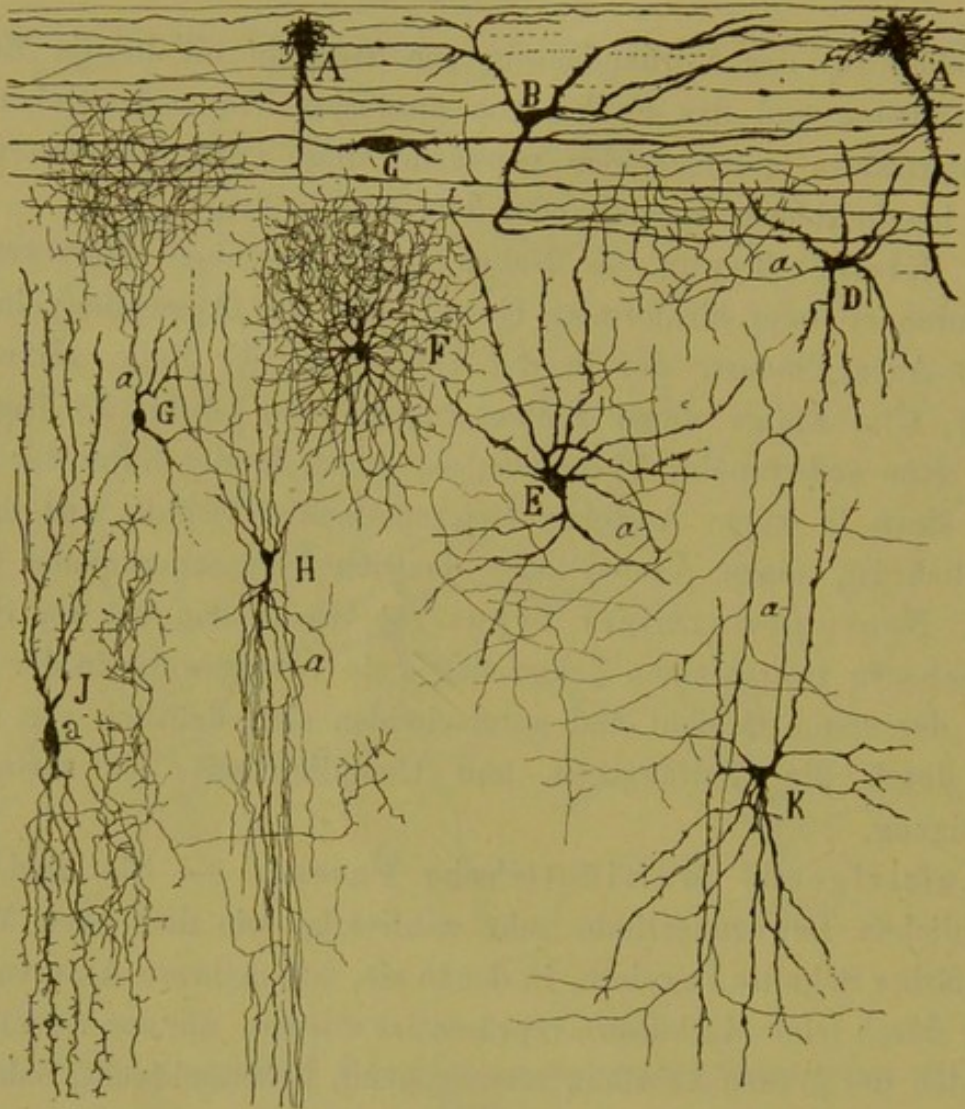
c. Kleiner Typus. — Neben seiner Kleinheit characterisirt er sich durch ei- oder birnförmige Gestalt und das Aussenden eines sehr dünnen Axencylinders, der in der Umgebung der Zelle verzweigt ist (Fig. 7, C). Einige dieser Zellen zeigen beim 14 bis 15 Tage alten Kinde ganz embryonales Verhalten; sie liegen in der Nähe der Pia und haben einen in kurze Aestchen sich spaltenden Schaft, aus denen es unmöglich ist, einen Axencylinder deutlich herauszuerkennen (D, E).

d. Neurogliaförmiger Typus. — Gleich den bei der Sehrinde beschriebenen zwergkleinen Zellen liegen sie vorzugsweise in der unteren Hälfte der ersten Schicht und unterscheiden sich deutlich von den anderen durch die Gedrängtheit und Complicirtheit der zarten Endverzweigung.

Aufsteigende Martinotti'sche Fasern. — Sie sind in der menschlichen Bewegungsrinde sehr zahlreich, wie dies nach Weigert-Pal gefärbte Schnitte beweisen, in denen sie, wie mehrere Autoren gezeigt haben, durch feine Markfasern repräsentirt werden, die aus verschiedenen Schichten der grauen Substanz hervorgehend, bald senkrecht, bald schräg bis in die plexiforme Schicht aufsteigen, in der sie sich horizontal wenden und namentlich in ihrem unteren Drittel, d. h. unterhalb der dicken tangentialen Markfasern localisiren (Fig. 27). In Chromsilberpräparaten sind die Martinotti'schen Fasern ziemlich zahlreich, und man beobachtet, dass sie, wie ich zuerst bei glatthirnigen Thieren nachwies, nicht aus Pyramiden stammen, was jener Forscher behauptete, sondern aus spindel- oder sternförmigen oder dreieckigen Zellen, die mit zahlreichen auf- und absteigenden Dendriten versehen sind. Es existiren

mehrere Typen von Zellen, deren Axencylinder für die plexiforme Schicht bestimmt sind. Die nachfolgenden habe ich in meinen Präparaten der menschlichen Bewegungsrinde gefunden:

Fig. 9.



Plexiforme Schicht und Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden der motorischen Rinde des Gehirns eines neunmonatigen Kindes.

A, B, C, Horizontalzellen der plexiformen; *D, E, F*, Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht; *G*, Zelle mit nach der ersten Schicht aufsteigendem Axencylinder; *H, I*, doppelt gebüschelte Zellen; *K*, grosse Zelle mit kurzem Axencylinder der dritten Schicht.

Grosser spindelförmiger oder dreieckiger Typus. — Er entspricht den sog. Martinotti'schen Zellen und ist über die ganze Hirnrinde verbreitet. Ihre Fortsätze steigen auf und ab, jedoch pflegen

die aufsteigenden, aus einem gemeinsamen Schaft kommend oder nicht, niemals die plexiforme Schicht zu erreichen, noch ein Endbüschel zu bilden. Der Axencylinder pflegt aus einem aufsteigenden Dendriten hervorzugehen* (was das Gesetz von der Erparniss des Stoffs bestätigt) und gelangt nach Abgabe von Collateralen an die verschiedenen Schichten in die erste, woselbst er sich entweder spaltet, horizontale Aeste von gegensätzlicher Richtung erzeugend, oder sich verdoppelt, um horizontal zu ziehen und sich während des langen Verlaufs durch erwähnte Schicht zu verästeln. Die Collateralen dieser horizontalen Fasern erstrecken sich über die ganze erste Schicht, doch schien es mir, dass sie sich speciell in der unteren Hälfte, dem Hauptwohnsitz der horizontalen Zellen, concentriren.

Kleine Sternzelle. — Unter den Zellen mit aufsteigendem Axencylinder giebt es einige noch unbeschriebene, welche sich durch ihre Kleinheit und die Form ihrer Nervenverzweigung kennzeichnen (Fig. 9, G). Sie liegen in der Schicht der kleinen Pyramiden und sind dreieckig oder spindelförmig. Ihr sehr zarter Axencylinder verläuft direct aufwärts und löst sich an der unteren Grenze der plexiformen Schicht in einen Plexus feinsten Fasern und engster Maschen auf, der sich mindestens bis zur Mitte dieser Schicht erstreckt, jedoch auch einen Theil der zweiten einnimmt.

Mittelgrosse Zellen mit diffuser Nervenverzweigung. — Im Gegensatz zu den vorigen sind sie nicht bloss grösser, sondern haben auch viel längere Dendriten und einen feinen aufsteigenden, gewunden verlaufenden Axencylinder, der sich in eine weite Verzweigung dünner, gewundener Aestchen auflöst, die ziemlich grosse Zwischenräume oder Maschen lassen. Diese Verzweigung dehnt sich ebenfalls über den oberen Theil der zweiten Schicht aus (Fig. 8, C).

II. ZWEITE SCHICHT ODER SCHICHT DER KLEINEN PYRAMIDEN.

Sie ist eine der am besten abgegrenzten Schichten der Rinde, indem sie sich durch die Kleinheit und Gedrängtheit der sie bevölkernden Zellen (Fig. 3, B) auszeichnet. Mit Zeiss-Objectiv 1,30 erkennt man

an Nissl-Präparaten drei Arten von Zellen: eigentliche Pyramiden, characterisirt durch ihre Gestalt wie durch den Chromatinreichthum des Körpers (Fig. 30); grosse polygonale oder sternförmige Zellen, reich an Protoplasma, arm an Chromatinkörnern, wahrscheinlich den Riesenzellen mit kurzem Axencylinder in den Chromsilberpräparaten entsprechend (Fig. 3, *m*, *n*), und endlich kleine Spindelzellen mit elliptischem und verticalem Kern, die nichts Anderes sind als doppeltgebüschelte Zellen mit kurzem Axencylinder (Fig. 3, *K*, *J*).

Die Golgi'sche Methode gestattet eine vollständige Analyse der Morphologie aller dieser Elemente, von denen wir nun eine kurze Beschreibung geben werden.

Kleine Pyramiden. — Sie entsprechen in Form, Grösse und Eigenthümlichkeiten den bei der Sehrinde beschriebenen. Kegel- oder pyramidenförmig gestaltet, geben sie an ihrer Unterfläche mehrere zarte, nicht sehr lange, wiederholt verzweigte Dendriten ab und verlängern sich am Scheitel in einen aufsteigenden Schaft, der um so länger, eine je tiefere Ebene der Zellkörper bewohnt. Natürlich besitzen die der plexiformen Schicht benachbarten Zellen einen sehr kurzen Schaft oder weisen überhaupt keinen auf, indem das Dendritenbüschel aus der Contur des Körpers selbst hervorgeht, eine Anordnung, die man häufiger bei den Thieren (Kaninchen, Katze, Ratte) trifft, als beim Menschen, wo man nicht selten eigentliche Pyramidenzellen in der Grenze der ersten Schicht selbst antrifft (Fig. 3).

In der Abhandlung über die Sehrinde haben wir schon die Gründe angeführt, warum C. Schaffer und Schap aus den oberflächlicheren Zellen dieser Schicht eine neue machen, die sie Schicht der oberflächlichen polymorphen Zellen nennen. Auch Bevan Lewis nimmt seit Kurzem diese Unterabtheilung an, die sich ebenso auf die Menge von Zellen mit kurzem Axencylinder an dieser Stelle als auf die unregelmässige Form der uneigentlich pyramidenförmig bezeichneten Zellen gründet. Mir scheint sie nicht genügend motivirt, am wenigsten beim Menschen, und zwar aus drei Gründen: 1. weil selbst, wenn die Zellen mit kurzem Axencylinder in der oberflächlichen Zone der Schicht der kleinen Pyramiden zahlreich sind, sie sich in der ganzen Ausdehnung der letzteren und sogar in den darunter liegenden zeigen; 2. weil das

Fehlen des Schafts und deshalb die dreieckige oder sternförmige Figur, die man bei einigen an der Grenze gelegenen Pyramiden beobachtet, die nothwendige Consequenz ihres dicht an der Grenze befindlichen Sitzes ist; 3. endlich, weil bei der Sonderung der Schichten und Zellen das blosse morphologische Kriterium (Form des Körpers) stets hinter dem der Richtung und Verbindungen des Axencylinders und der Dendriten zurückstehen muss, ein Kriterium, welches in diesem besonderen Falle nöthigt, die erwähnten Grenzzellen der zweiten Schicht für echte Pyramiden zu halten, da sie bezüglich der Richtung und sonstigen Eigenschaften des Axencylinders und der Dendriten mit den homonymen Zellen der tieferen Schichten übereinstimmen.

Der Axencylinder der kleinen Pyramiden ist dünn, steigt vertical quer durch die benachbarten Schichten abwärts und begiebt sich in die radiären Bündel, in denen man wegen der grossen Länge der Verlaufsstrecke seinen Eintritt in die weisse Substanz nicht zu verfolgen vermag. Wenn diese Stelle auch beim Menschen nicht zu beobachten ist, so vermag man doch unschwer bei Thieren, wie Ratte und Maus, bei denen die Rinde an sich dünn ist, die Fortsetzung dieser Axencylinder in Markfasern der erwähnten Substanz festzustellen.

Aus dem Axencylinder entspringen im Verlauf durch die zweite und selbst dritte Schicht vier oder mehr sehr zarte Collateralen, welche das Zeiss-Objectiv 1,30 erfordern, um beim Menschen gut gesehen zu werden. Diese Collateralen, die ebenso wie die Zellen, aus denen sie entspringen, bei den Thieren stärker sind, spalten sich wiederholt und die dabei entstehenden Aeste verlaufen horizontal oder schräg durch die zweite Schicht, lange Strecken zurücklegend. Beim neugeborenen Kinde haben diese Collateralen noch nicht ihre Entwicklung erreicht, ja sie scheinen bei einzelnen Zellen zu fehlen, welcher Umstand es erklärt, dass Kölliker sie nicht gesehen hat. In der That hat dieser Forscher seine Beobachtungen, wie Fig. 726 seines Buches⁴⁶⁾ lehrt, bei ausgesprochen embryonalen Gehirnen gemacht, in einer Zeit, wo die Axencylinder noch ganz ohne Aeste sind. Ich habe Collateralen schon bei einem Gehirn eines achttägigen Kindes gesehen; aber erst beim ein- bis anderthalbmonatigen gelingt es, die Spaltungen und Verzweigungen derselben wahrzunehmen, doch verhindert ihre extreme Länge, sie bis an ihr Ende zu verfolgen.

Einige wenige, aus dem Axencylinder der Randpyramiden hervorgegangene Collateralen biegen nach rückwärts um und senden ihre Aestchen an die äussere Grenze der zweiten Schicht und sogar bis in die erste. C. Schaffer⁴⁷⁾ hat dieser rückläufigen Anordnung, die er bei den Pyramiden der Katze beobachtete, eine zu grosse Bedeutung beigemessen, da er, in Uebereinstimmung mit Lenhossék's Ansicht von der Rolle der zellstrebenden Leitung der motorischen Collateralen des Rückenmarks glaubt, dass diese sich rückwärts wendenden Gehirnfasern einen Apparat zur Sammlung von in der plexiformen Schicht entstandenen Strömen bilden. Genannter Autor fügt noch hinzu, dass die Dendriten und der Zellkörper keine Leitung zu besorgen haben, und nähert sich damit im gewissen Sinne der Lehre Golgi's und seiner Schüler von der ausschliesslich nutritiven Aufgabe des Körpers und der Dendriten.

Wir haben schon bei der Sehrinde bemerkt, dass gegen die Lehre von der zellstrebenden Leitung der Nervencollateralen der Pyramiden die Thatsache spricht, dass die Rückläufigkeit und der Eintritt in die plexiforme Schicht nicht die Regel, sondern die Ausnahme sind. Ebenso in der motorischen Rinde: die Mehrzahl der Collateralen der kleinen Pyramiden vertheilt sich über die zweite und dritte Schicht, indem sie sich dem Anschein nach mit dem Körper und den Dendritenschäften verwandter Zellen in Contact setzt. Etwas häufiger schien uns der rückwärtige Verlauf bei den am tiefsten liegenden Pyramiden der betreffenden Zone zu sein, was dem Umstande zuzuschreiben ist, dass in übereinander liegenden Ebenen eine grössere Menge von verwandten Zellen sich befinden als in der Ebene, in welcher die Zelle liegt, von der sie abhängen.

Man darf nicht verhehlen, dass über die functionelle Bedeutung der Initialcollateralen noch viel aufzuklären bleibt. Wenn wir jedoch die Fälle in Betracht ziehen, wo die Verbindungen dieser Fasern am besten zu erkennen sind, z. B. die motorischen des Rückenmarks, diejenigen der Axencylinder der Purkinje'schen Zellen im Kleinhirn, die aus den dicken Axencylindern der Riesenpyramiden des Ammonshorns und die aus den Mitralzellen des Bulbus olfactorius entsprossenen etc., so fühlt man sich geneigt, diese Aeste für ein der Verbindung gleichartiger Zellen unter einander dienendes System zu halten. Der durch

den Zellkörper in den Axencylinder gelangende Strom dürfte sich auf die Zellen von gleicher physiologischer Bedeutung fortpflanzen, die in benachbarten Stellen der grauen Substanz liegen, deren Mitwirkung vielleicht nöthig ist, um die anfängliche Erregung zu verstärken und die Zahl der Leiter des zellenfliehenden Nervenimpulses zu vermehren. Wenn diese Annahme zulässig ist, so wäre die Richtung der Anfangscollateralen eine blosse Folge der Anpassung an die Lage der bei der Function mitbetheiligten Zellen. So sind im Ammonshorn (untere Region oder Region der Riesenpyramiden) diese Aeste (aufsteigende Fasern von Schaffer) aufsteigende, weil die mitwirkenden Pyramiden in einer höheren Ebene dieses Organs liegen; im Kleinhirn steigen sie ebenfalls aufwärts, weil die Purkinje'schen Zellen in einer und derselben Reihe und oberhalb des Ursprungs der genannten Aeste sich befinden und diese daher rückwärts verlaufen müssen, im Gehirn endlich und in anderen Centren zieht die grosse Mehrzahl der Collateralen horizontal oder schräg zur Fläche der grauen Substanz, weil auch fast alle Zellen gleicher physiologischer Bedeutung in derselben Ebene und in gleichen oder benachbarten Zellreihen liegen.

Wir dürfen jedoch nicht das Vorhandensein von Collateralen übergehen, welche sich mit Zellen verschiedener functioneller Natur in Verbindung setzen. Dies ist der Fall bei den Körnern der Fascia dentata, deren Anfangscollateralen sich in eine darunter liegende plexiforme Schicht vertheilen, woselbst grosse Zellen mit langem Axencylinder liegen. Dies führt zu zweierlei Annahmen: entweder haben diese Collateralen nicht dieselbe Bedeutung wie die initialen der Zellen mit langem Axencylinder und stellen eher schon einen Theil der Endverzweigung dar, oder es giebt bestimmte Zellen, welche, wenn sie in Thätigkeit treten, mittelst ihrer Initialcollateralen die Mitwirkung nicht nur verwandter Zellen, sondern solcher von differenter physiologischer Art erzielen. Ich selbst neige mehr zu der ersteren und zwar deshalb, weil die erwähnten Körner einen Specialtypus von Zellen mit kurzem Axencylinder bilden (dessen Verzweigung in den benachbarten Theilen der grauen Substanz stattfindet und mit Schäften von Riesenpyramiden Verbindung eingeht), der wie alle Zellen dieser Art mit solchen anderen Characters, d. h. mit nicht weit entfernt gelegenen Zellen mit langem

Axencylinder in Beziehung tritt. Dass mittelst der Initialcollateralen der zu einer Zelle gelangte Strom sich auf gleichartige fortpflanzt und sich verallgemeinert, ist eine Annahme, die auch durch die Thatsache gestützt wird, dass jene Zellen, wie die Ganglienzellen der Retina, deren Leitung eine individuelle sein muss, entsprechend der im Wesentlichen analytischen Function des Sehorgans, keine Initialcollateralen haben. Dieselbe Thatsache zeigt, wie hinfällig die Ansicht Schaffer's ist, dass den letzteren ausschliesslich die Aufgabe der Collectivleitung zukommt, da, wenn dies der Fall wäre, der Nervenstrom nicht von der Netzhaut zum Sehnerv gelangen könnte.

Die Lehre Schaffer's ist, soweit sie die leitende Thätigkeit der Dendriden leugnet, so irrthümlich und willkürlich, steht mit allen in den letzten 12 Jahren entdeckten Thatsachen über die peridentritischen und perisomatischen Beziehungen so sehr in Widerspruch, dass wir es für überflüssig halten, dieselbe zu widerlegen. Wenn Schaffer sich, wie Lenhossék, darauf beschränkte, die Initialcollateralen für ein besonderes Dendritensystem zu halten, den Rest des stromsammelnden Apparats der Neurone der wirbellosen Thiere, so böte diese Ansicht zwar noch grosse Schwierigkeiten, collidirte aber weniger mit den Thatsachen. Diese so eingeschränkte Auffassung, ohne die willkürliche Negation der stromempfangenden Eigenschaft des Körpers und der Dendriten, würde vollständig mit unserer Theorie der axipetalen Polarisation übereinstimmen. Die Ströme könnten von den Collateralen zum Axencylinder ziehen und in diesem im zellfliehenden Sinne verlaufen, ohne die Notwendigkeit umzukehren, um den Zellkörper zu passiren. Uebrigens wird die Theorie der axipetalen Polarisation von Tag zu Tag wahrscheinlicher, besonders nachdem Bethe nachgewiesen hat, dass bei den wirbellosen Thieren die Nervenregung nicht zum Zellkörper zu gelangen braucht, indem sie von Dendriten oder Anfangscollateralen auf den Axencylinder und dessen Endverzweigung übergeht. Die Einwände, welche van Gehuchten gegen diese neue Formel der dynamischen Polarisation vorgebracht hat (Anatomie des Nervensystems des Menschen, III. Aufl. 1899) sind, wie ich in einer anderen Arbeit zeigen werde, sehr schwach.

Zellen mit kurzem Axencylinder. Sie sind zahlreich, aber unregelmässig über die ganze zweite Schicht vertheilt, obgleich sie

sich speciell in der äusseren Hälfte concentriren. Die beobachteten Zelltypen sind ganz den bei der Sehrinde beschriebenen ähnlich; es finden sich 1. grosse polygonale Zellen mit starkem Axencylinder, 2. doppelgebüschelte, spindelförmige, 3. spinnenförmige oder zwergkleine.

1. Polygonale oder sternförmige Zellen. Sie entsprechen jenen grossen, blassen und sternförmigen Körpern, die man in Nissl-Präparaten sieht und haben dieselben Eigenthümlichkeiten wie die homologen Elemente der Sehrinde. In den Fig. 7 und 8 stellen wir einige Zellen dieser Art dar, welche aus der vorderen Centralwindung kommen. Mit Rücksicht auf Richtung und Vertheilung des Axencylinders sind folgende Typen zu unterscheiden: a) Sternzelle mit mehr oder weniger horizontalem Axencylinder, der sich in der zweiten Schicht und in ziemlicher Entfernung vom Körper verzweigt (Fig. 8, *D*), b) Sternzelle mit kurzem, in der Nachbarschaft der Zelle diffus vertheiltem Axencylinder (Fig. 8, *E*). Diese Zelle zeigt ganz exakt das Verhalten der sog. Golgi'schen Zellen, die von ihm, Mondino⁴⁸) und Martinotti⁴⁹) in der menschlichen Rinde beobachtet wurden; c) dreieckige oder Sternzellen mit aufsteigendem, bogenförmigem Axencylinder, dessen Nervenverzweigung einen grossen Theil der zweiten und einen Theil der dritten Schicht umfasst (Fig. 8, *K*); d) sehr grosse Sternzellen, mit langen Dendriten, sowie mit einem absteigenden Axencylinder versehen, der sich in der tieferen Ebene der zweiten, in der dritten und vielleicht auch in der vierten Schicht verzweigt; e) grosse Sternzelle, deren aufsteigender Axencylinder sich sowohl in der ersten, wie im oberen Theile der zweiten verzweigt (Fig. 7, *D*).

2. Doppelt gebüschelte Zellen. Sie sind in der zweiten Schicht, wie Nissl-Präparate lehren, sehr zahlreich; in letzteren zeigen sie sich, wie schon früher bemerkt, unter der Form von zarten, länglichen, mit einem elliptischen und verticalen Kern versehenen Zellen (Fig. 3, *K*, *i*). In unseren nach Golgi gefärbten Schnitten aus der motorischen Rinde beobachteten wir zwei Arten dieser Zellen.

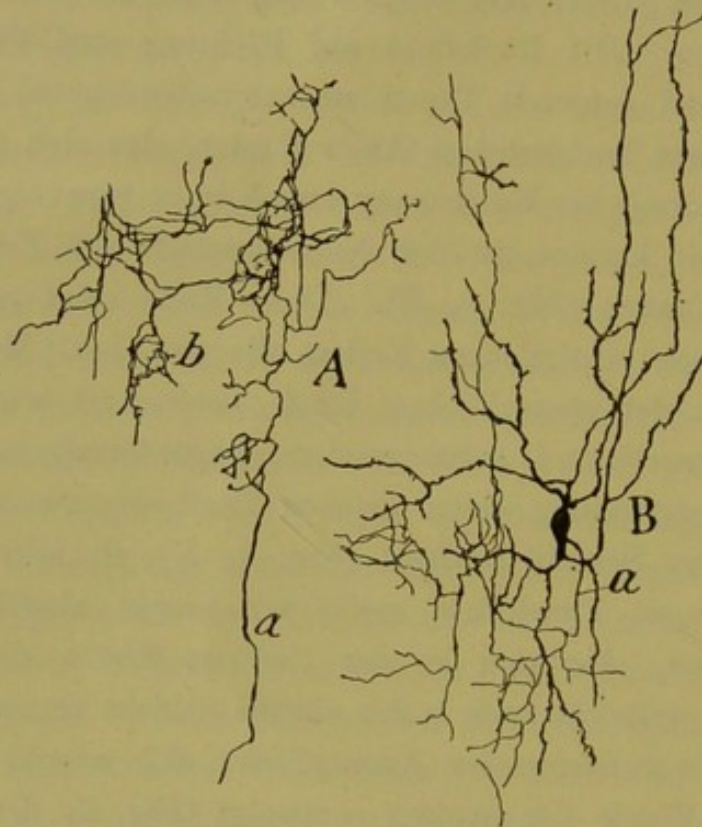
a) Kleiner doppelt gebüschelter Typus, dessen Axencylinder sich in verticalen Verzweigungen von grosser Länge auflöst. Diese Zelle entspricht ganz der bei der Sehrinde beschriebenen (Fig. 8 *H*).

b) Mittलगrosser gebüschelter Typus (Fig. 10, *A* und *B*, Fig. 8, *I*).

Diese Zelle, deren Körper an Grösse dem der kleinen Pyramiden gleichkommt, ist schon von Retzius⁵⁰⁾ gesehen worden, wie aus den seinen Arbeiten beigefügten Zeichnungen hervorgeht; doch giebt er keine specielle Beschreibung davon und beschränkt sich darauf, sie als eine kleine Pyramide zu betrachten.

Die Zelle hat, wie die doppelt gebüschelten Zwergzellen, zwei

Fig. 10.



Doppeltgebüschelte, mittelgrosse Zellen der zweiten Schicht.

A, Axencylinder mit pericellulären, isolirt gefärbten Nestern; B, vollständige Zelle.

Bündel von Dendriten, ein auf- und ein absteigendes, nur sind letztere bei ihr dicker und mit langen Collateralstacheln besetzt. Das aufsteigende Büschel beschränkt sich nicht auf die zweite Schicht, sondern erreicht die erste, indem es sich oft bis in den oberen Theil derselben fortsetzt. Der Axencylinder ist von mittlerem Kaliber; er entspringt bald oben, bald unten aus dem Körper und spaltet sich nach kurzem Verlauf. Die Aeste und Nebenäste bilden nicht weit von der Zelle

eine dichte, variköse Verzweigung, die in der Umgebung der kleinen Pyramiden zu Nervengeflechten- oder Nestern angeordnet ist. In Fig. 10, *A* stellen wir einen solchen Axencylinder dar, der sechs oder sieben Nester bildet. Die Fig. 4, *F* zeigt eine andere Zelle derselben Art, deren Axencylinder weniger individualisirte Nester bildet.

3. Zwergzellen. Es giebt zwei Arten: a) Sternzwergzellen, deren sehr zarte, variköse und glatte Dendriten sich kaum von den Aestchen der gedrängten Verzweigung des Axencylinders unterscheiden; b) etwas grössere stern- oder spindelförmige Zellen, deren anfangs dünner und aufsteigender Axencylinder an Dicke zunimmt, bis er sich in ein sehr dichtes, im äusseren Teil dieser und in der plexiformen Schicht gelegenes Geflecht auflöst. Bei Gelegenheit der aufsteigenden oder Martinotti'schen Axencylinder haben wir schon auf diese eigenthümlichen Zellen hingewiesen, deren Nervenverzweigungen zusammen einen sehr dicht gedrängten und continuirlichen Plexus an der Uebergangsstelle der beiden ersten Schichten bilden.

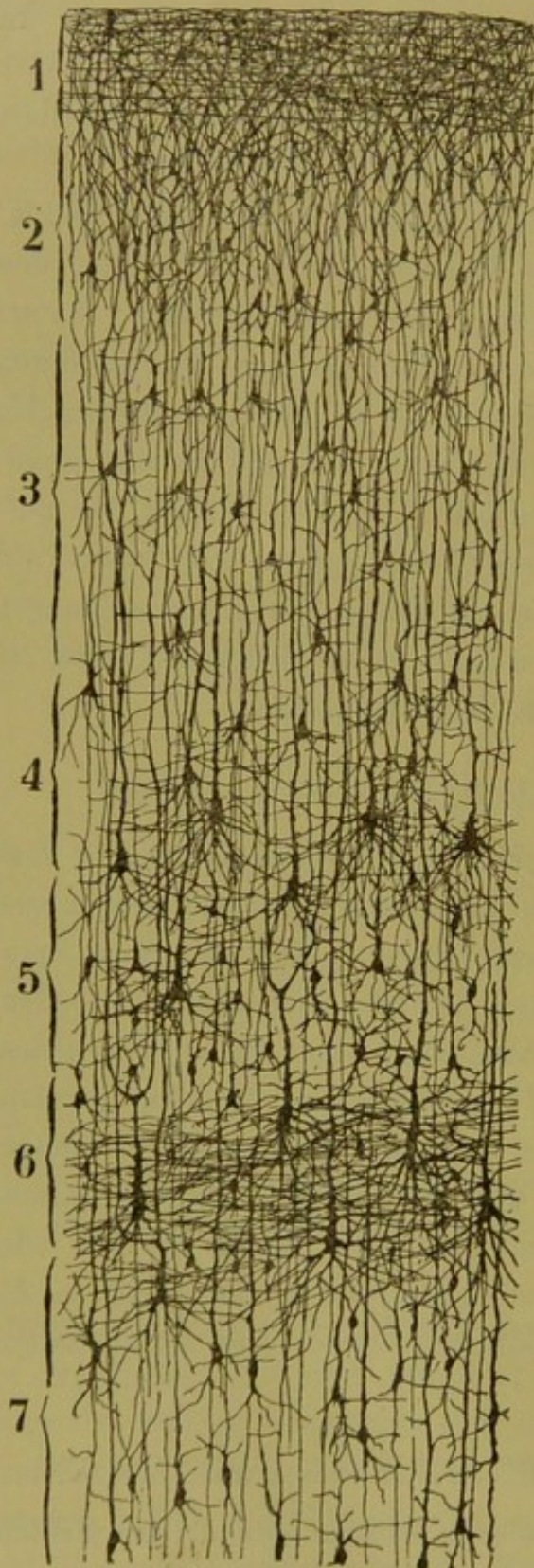
III. SCHICHT DER MITTELGROSSEN PYRAMIDEN.

Diese Schicht ist in der motorischen Rinde verhältnissmässig dick und erscheint von denselben Zellen wie die zweite gebildet (kleinen und grösseren Pyramiden mit kurzem Axencylinder). Nur sind ihre Pyramiden voluminöser und zwischen ihnen befindet sich ein viel bedeutenderes Netzwerck, dessen Zusammensetzung wir später besprechen werden. In Fig. 4 sieht man einige Pyramiden dieser Schicht, die sich, abgesehen von ihrer Gestalt, wenig von denen der zweiten unterscheiden. In dieser Figur bemerkt man auch, wie der einfache oder gespaltene Schaft die plexiforme Schicht erreicht und sich in ihr in ein oder mehrere Büschel auflöst, und wie der Axencylinder absteigend in die Radiärbündel eintritt, nachdem er zahlreiche Collateralen an die zweite und dritte Schicht abgegeben hat.

IV. SCHICHT DER AEUSSEREN GROSSEN PYRAMIDEN.

In dem Masse, als man die tieferen Ebenen der dritten Schicht in Betracht zieht, nehmen die Pyramiden schrittweise an Umfang zu, ihre Basildendriten werden länger und deren Verzweigung compli-

Fig. 11.



Schichten der hinteren Centralwindung des Neugeborenen.

1, plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, äussere grosse Pyramiden
5, kleine Pyramiden und Sternzellen; 6, tiefe grosse Pyramiden; 7, Spindel- und dreieckige Zellen.

cirter. Im Niveau der vierten Schicht, die von jener wegen der vielen Uebergänge schwer zu trennen ist, erreichen die Pyramiden ihren grössten Durchmesser, behalten aber Gestalt und Art der Verzweigung bei. Der Zellkörper zeigt einen dreieckigen Durchschnitt; die untere Seite ist, im Vergleich zu den Pyramiden der sechsten Schicht, ziemlich breit; von den Rändern entspringen dicke und lange Fortsätze, welche man in seitliche, mit gewöhnlich horizontaler und schräger Richtung, und in basilare, im Allgemeinen stärkere von schrägem und absteigendem Verlauf unterscheiden kann (Fig. 11, 4). Sie besitzen gewöhnlich nur einen Schaft; es giebt jedoch Zellen, wo er doppelt vertreten oder in bestimmter Entfernung von seinem Ursprung gespalten ist. Dieser einfach oder doppelt vorhandene Schaft sendet im ersten Theil seines Verlaufs, d. h. innerhalb der vierten Schicht, zahlreiche Aeste aus; sobald er aber in die zweite oder dritte gelangt, werden sie seltener oder können ganz fehlen. In der ersten Schicht erzeugt er ein bedeutendes Bündel, meist auf die untere Hälfte der Schicht beschränkt. Doch giebt es viele Ausnahmen.

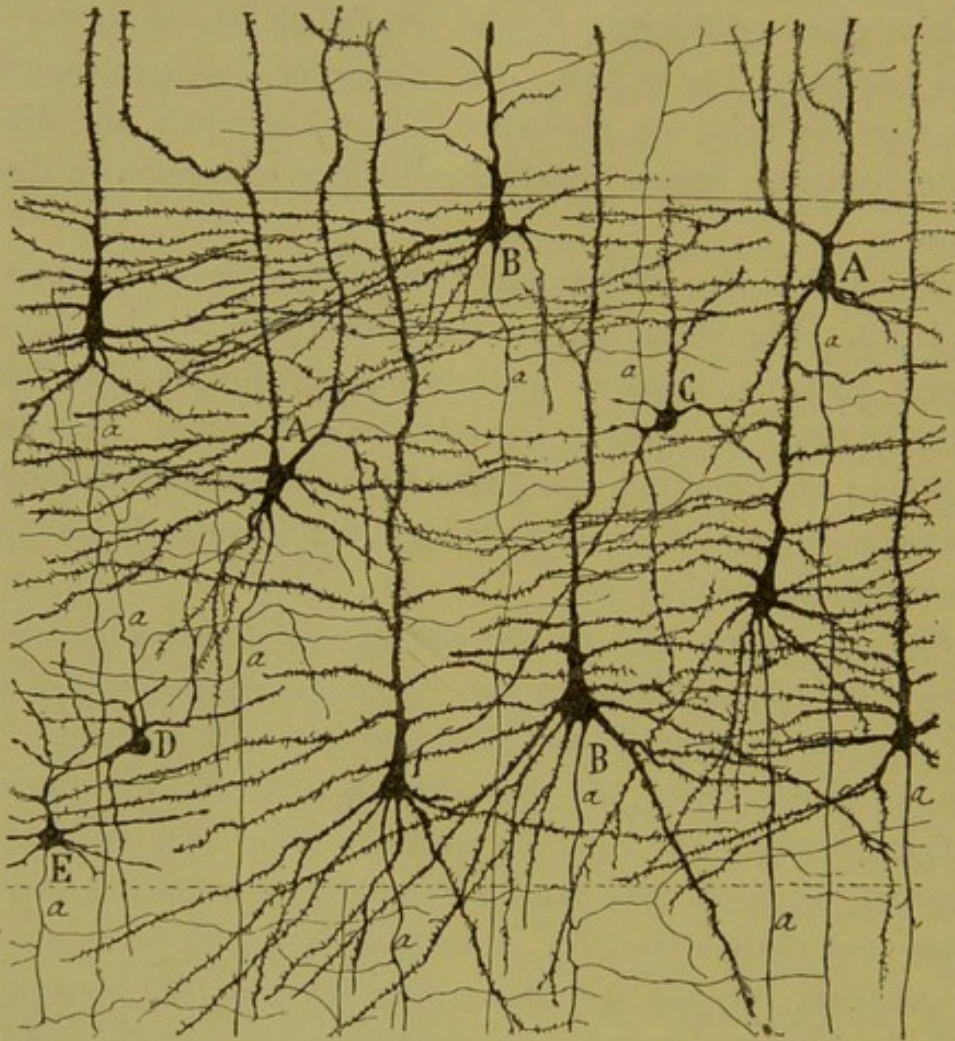
Der Axencylinder ist stark (Fig. 12 a) und weist in seinem Anfang oft eine kleine Biegung in Form eines offenen S auf, sowie einige Rauheiten seiner Contur, demzufolge er manchmal das Aussehen eines dendritischen Fortsatzes hat. Nachdem er 0,04 bis 0,06 mm durchlaufen, giebt er die ersten Collateralen ab, welche im Allgemeinen spitzwinklig verzweigt und so beträchtlich ausgedehnt sind, dass es selbst beim Gehirn eines achttägigen Kindes unmöglich ist, in einem Schnitt die ganze Länge zu beobachten. Die Zahl der Collateralen schwankt zwischen vier und acht; sie vertheilen sich vornehmlich auf die vierte und fünfte Schicht. Einige rückläufige können sich auch in die dritte erstrecken.

Oberflächliche Riesenpyramiden der vorderen Centralwindung. Die Dicke der vierten Schicht ist viel bedeutender in der vorderen als in der hinteren Centralwindung, wie dies Nissl-Präparate vollauf bestätigen. In ersterer bemerkt man überdies, dass der Verzweigungstypus der Dendriten des Zellkörpers wie seines Schafts bei den weiter unten gelegenen Zellen dieser Schicht ähnlich dem bei den Riesen-zellen der sechsten Schicht ist.

In Fig. 12 stellen wir die gewöhnlicheren Formen dieser Zellen bei einem einmonatigen Säugling dar. Die Aufmerksamkeit lenkt alsbald auf sich die excessive Entwicklung der aus dem Zellkörper hervorgehenden Dendriten, die, wie bemerkt, in seitliche und untere sich unterscheiden lassen. Die letzteren verlaufen mehr oder weniger schräg und bedecken mit ihren sehr langen Verzweigungen einen grossen Theil der vierten und fünften Schicht, diese können sogar bis in die sechste reichen, während die aus den Seiten des Körpers und aus dem Anfangstheil des Schaftes kommenden meist quer verlaufen und, grosse horizontale Strecken zurücklegend und sich mit den aus benachbarten Zellen entspringenden im spitzen Winkel kreuzend, complicirte Protoplasmabündel bilden. Dem Umfang und der ungemessenen Länge der Dendriten verdankt die vierte Schicht hauptsächlich das plexiforme Aussehen und die Armut an Zellen. Der Schaft ist stark und zieht oft, ohne sich zu theilen, in die plexiforme Schicht, wo er sich in das wohlbekannte Endbüschel auflöst. Mit Rücksicht auf seine Verzweigung kann man an ihm zwei Abschnitte unterscheiden: Den dickeren, an-

fänglichen, der in der sechsten, fünften und vierten Schicht liegt und aus dem zahlreiche horizontale Dendriten hervorgehen, und den oberen weniger dicken, der, entsprechend den höheren Schichten, frei von Aesten oder sehr arm an solchen ist.

Fig. 12.



Schicht der äusseren grossen Pyramiden der vorderen Centralwindung (einmonatiges Kind).

A, Pyramiden mit gespaltenem Schaft; B, Pyramiden mit ungespaltenem Schaft; D, Zellen mit kurzem für dieselbe Schicht bestimmten Axencylinder; C, Zelle mit kurzem, in der darüberliegenden Schicht (oberflächliche Körnerformation) verzweigtem Axencylinder; a, Axencylinder.

Oft spaltet sich der Schaft in der sechsten oder fünften Schicht und die beiden Aeste verhalten sich bezüglich ihrer Verzweigung wie ungetheilte Schäfte. Zuweilen entstehen durch weitere Theilungen vier oder mehr aufsteigende Stämme, die sich in der plexiformen Schicht

in ebensoviele Büschel auflösen (Fig. 4, G). Auch Kölliker hat dies beobachtet.

Alle diese morphologischen Varianten scheinen dem Zweck der Vergrösserung der stromaufnehmenden Oberfläche zu dienen. Diese Verbindungs- oder Kontaktflächen brauchen jedoch nicht bei allen Pyramiden dieselbe Ausdehnung zu haben, da wahrscheinlich diejenigen, welche mehrere Dendriten-Stämme besitzen und in der ersten Schicht durch eine weite horizontale Verästelung repräsentirt werden, auch diejenigen sind, welche die Impulse einer grösseren Menge von Nervenfortsatz-Endverzweigungen empfangen.

Wie dank den Untersuchungen von Nissl, Hammarberg und vielen Anderen bekannt ist, enthält der Körper der grossen Pyramiden der vierten Schicht viele und sehr deutliche Chromatinspindeln. Wir haben sie schon beim achtmonatigen Fötus in Entwicklung gesehen, beim vierzehn bis zwanzig Tage alten Kinde sind sie fertig entwickelt. Im Allgemeinen erscheinen sie zuerst bei den grossen Betz'schen Zellen der vorderen Centralwindung, bald nachher in den Zellen der vierten Schicht. Dieses relativ verzögerte Auftreten in der letztgenannten Zone beobachtet man in Fig. 13, welche einen Schnitt aus der hinteren Centralwindung eines fünfzehntägigen Kindes darstellt. In der That sieht man hier, dass, während die tiefen grossen Pyramiden der sechsten Schicht sehr grossen Vorrath an Chromatinkörnern haben, die der vierten nur feine Granulationen aufweisen, welche wegen der schnell eintretenden Fixirung durch den Alkohol gewöhnlich auf die Ursprungsstelle des Axencylinders beschränkt sind.

Schnitt aus der hinteren Centralwindung eines 15 Tage alten Kindes.

Die Ziffern bedeuten die Schichten.

Fig. 13.



Zellen mit kurzem Axencylinder der dritten und vierten Schicht. — Sie sind hier weniger zahlreich als in der zweiten, fehlen aber niemals. Es lassen sich drei Typen unterscheiden; a) der stern- oder spindelförmige mit aufsteigendem bis in die plexiforme Schicht reichendem Axencylinder; b) der grosse dreieckige oder sternförmige, dessen aufsteigender, horizontaler oder absteigender Axencylinder sich in der vierten und dritten Schicht verzweigt; c) der doppeltgebüschelte Typus mit seinen beiden Varietäten, dem kleinen und mittelgrossen. Da wir diese Zellen schon bei der Sehrinde beschrieben haben, ebenso hier an früherer Stelle als wir die zweite Schicht behandelten, so brauchen wir nicht mehr näher darauf einzugehen.

V. SCHICHT DER KLEINEN PYRAMIDEN UND STERNZELLEN.

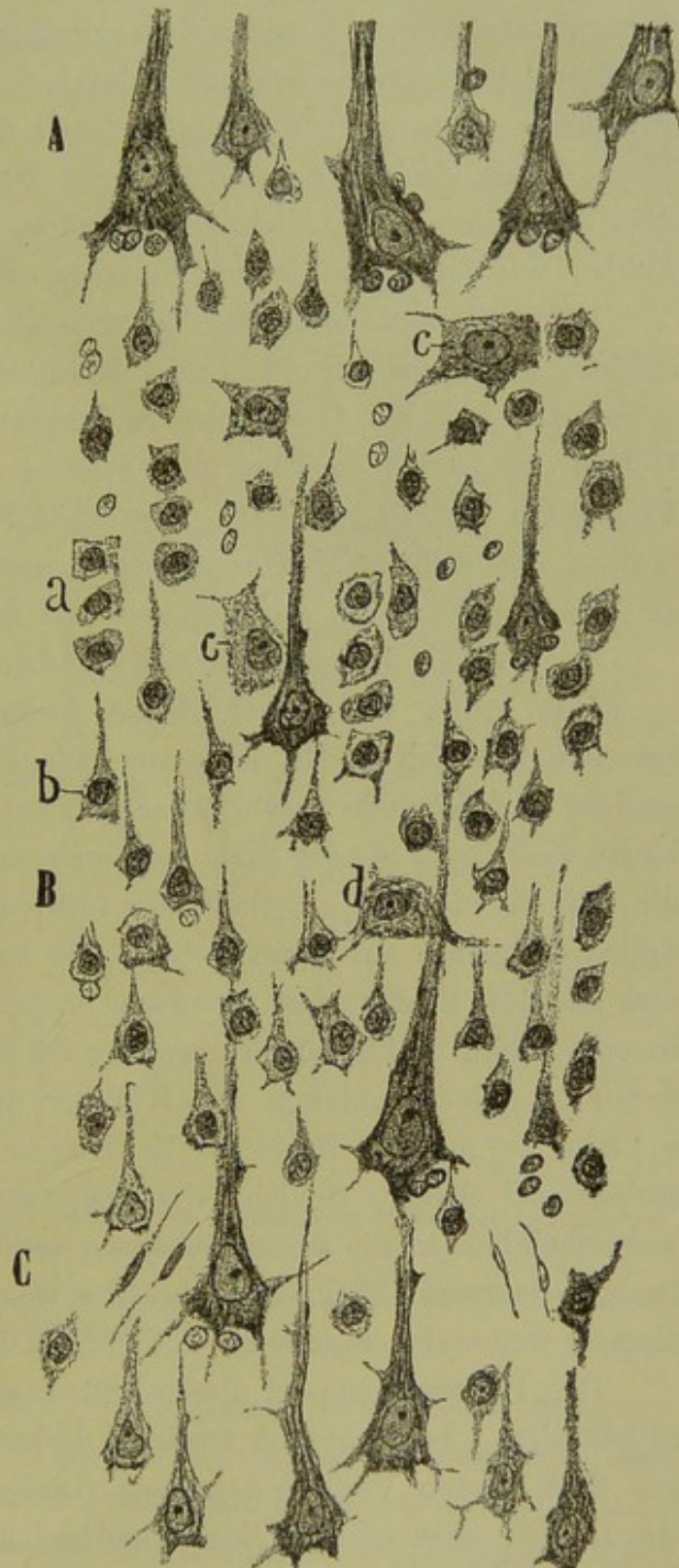
Da die fünfte Schicht in der vorderen Centralwindung rudimentärin, der hinteren wohl ausgebildet ist, so haben wir vorzugsweise bei dieser mit der Golgi'schen Methode unsere Untersuchungen angestellt. Die nachfolgende Beschreibung, auf den Ergebnissen der Chromsilberimprägnirung basirend, hat daher auch für die Rinde der vorderen Centralwindung sowie des hinteren Theils der ersten und zweiten Stirnwindung und den Gyrus paracentralis Geltung, jedoch mit folgender Einschränkung. Die Zellen der fünften Schicht, welche sich in der hinteren Centralwindung auf ein gut begrenztes und zwischen beiden Schichten der grossen Pyramiden liegendes Feld beschränkt finden, sind in der vorderen unregelmässig über die ganze vierte Schicht zerstreut und ober- und unterhalb derselben so concentrirt, dass sie in Wirklichkeit zwei rudimentäre und unzusammenhängende Körnerformationen bilden.

Will man sich über Zahl und Gestalt der Zellen der fünften Schicht orientiren, so muss man Nissl-Präparate verwenden, bei denen sie sich in drei Arten unterscheiden lassen: grosse und mittelgrosse Pyramiden, spärlich, vollständig den in den benachbarten Schichten gelegenen gleich (Fig. 14); ferner dreieckige, stern- halbmond- oder eiförmige, ebenfalls ziemlich seltene, grosse, an Protoplasma reiche, an Chromatinkörnern arme Zellen (Fig. 14, *c*, *d*); und endlich eine grosse Zahl kleiner, zu-

sammengedrängter, häufig zu verticalen Serien angeordneter Zellen (Körner der Autoren).

Diese kleinen Zellen, die am zahlreichsten vertretenen Elemente der fünften Schicht, durch welche diese ihre besondere Physiognomie erhält, existiren in zwei Varietäten: a) kleine pyramidale Zellen, die schon Kolliker, wenn auch unvollständig, mit Chromsilber zu färben gelang und die über die ganze Schicht verstreut scheinen, allerdings mit gewisser Bevorzugung der tieferen Ebenen (Fig. 14, *b* und 15, *A*); b) kleine Sternzellen, ei- oder spindelförmig, arm an Protoplasma, mit blassen, kaum wahrnehmbaren Dendriten versehen und oft zu verticalen Serien oder Inseln angeordnet. Von den kleinen Pyramiden unterscheiden sich diese Zellen; abgesehen von ihrer Spindelform, durch die Gestalt ihres Kerns, der nicht wie bei jenen dreieckig,

Fig. 14.



Körnerschicht aus der mittleren Schicht der hinteren Centralwindung des erwachsenen Menschen (Nissl's Methode). Obj. 1,30 Zeiss.

A, Reihe der oberflächlichen grossen Pyramiden; B, Körnerschicht; C, sechste Schicht (tiefe grosse Pyramiden); a, kleine polygonale Körner; b, kleine Pyramide; c, d, grosse Sternzellen.

sondern kugelig und eiförmig ist und ferner statt eines Nucleolus ein dünnes Chromatinnetz birgt. Von den Neurogliakernen unterscheiden sie sich durch ihren bedeutenderen Umfang und dadurch, dass ihr Chromatin nicht zu einem peripheren Netz angeordnet ist. Nach dem Vorstehenden gleicht der Kern dieser Zellen dem der kleinsten Pyramiden (zweite Schicht) und dem der Körner des Kleinhirns, Zellen, welche gewöhnlich durch das Fehlen der Centralisation des Nucleins characterisirt sind (Fig. 14, a).

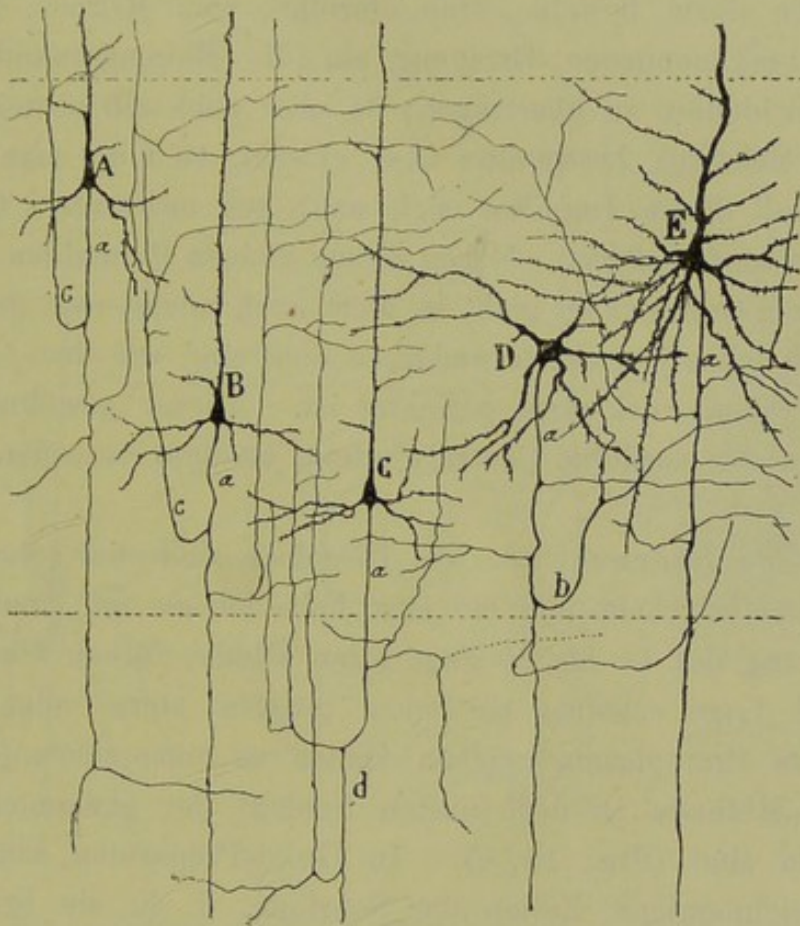
Ueber die Anordnung der Fortsätze aller dieser Zelltypen der fünften Schicht giebt uns die Nissl'sche Methode keinen Aufschluss; deshalb haben wir auf die Golgi'sche zurückgegriffen und mittelst dieser das Gehirn des 15 bis 30 Tage alten Kindes untersucht. An gut gefärbten Präparaten bestätigt es sich, dass diese Schicht verschiedene Zellarten besitzt, die sich zu 2 Hauptgruppen zusammenfassen lassen: nämlich zu Zellen mit langem Axencylinder und solchen mit kurzem.

Zellen mit langem Axencylinder. — a) Kleine Pyramiden. — Diese schon von verschiedenen Autoren erwähnten Elemente entsprechen ziemlich genau dem von mir in der sechsten und siebenten Schicht der Sehrinde beschriebenen Typus der kleinen Pyramide. Der kleine Zellkörper sendet drei, vier oder mehr feine Basaldendriten aus, die sich alsbald und innerhalb der fünften Schicht verzweigen; an der Spitze entspringt ein zarter Schaft, der nach Abgabe einiger Collateraläste an diese Schicht fast geradeaus in die plexiforme zieht, wo er sich in eine kleine Zahl dünner, etwas stachliger Dendriten auflöst. Was den Axencylinder anlangt, den Kölliker nicht gesehen zu haben scheint, so tritt er an der Basis des Zellkörpers zum Vorschein, steigt, die sechste und siebente Schicht kreuzend, vertical abwärts und gelangt sehr wahrscheinlich in die weisse Substanz, daselbst sich in eine dünne Markfaser fortsetzend. Ich vermochte ihn wegen seiner Länge und Zartheit niemals weiter als bis unter die Schicht der tiefen Riesenzellen zu verfolgen.

Das Interessanteste an diesen Zellen ist die Anordnung ihrer Nervencollateralen. In Zahl von zweien, dreien oder vieren gehen dieselben aus dem oberen Verlauf des Axencylinders hervor; einige beschreiben einen nach oben offenen Bogen und gelangen, rückwärts ziehend, bis hoch in die fünfte Schicht oder noch weiter; vielleicht erreichen sie sogar die erste. Jedenfalls hindert die Zartheit dieser Collateralen und

die grosse Complicirtheit der darüber gelagerten Nervengeflechte ihre genauere Verfolgung. Bei einigen Zellen ist, wie man in Fig. 15, *A*, *B* sieht, die erste Collaterale so stark, dass man sie für die eigentliche Fortsetzung des Axencylinders halten könnte, die vertical in die weisse Substanz absteigende Faser für die Collaterale. Schliesslich fehlt es

Fig. 15.



Zellen mit langem Axencylinder der fünften Schicht, aus verschiedenen Stellen der menschlichen motorischen Rinde genommen.

A, *B*, *C*, kleine Pyramiden; *D*, Sternzelle mit langem Axencylinder; *E*, gewöhnliche grosse Pyramide; *a*, Axencylinder; *b*, *c*, dicke, rückläufige Collateralen.

nicht an Zellen, welche verschiedene bogenförmige Nervenfasern erzeugen, aus denen drei oder mehr rückläufige Collateralen hervorgehen. Bei diesen Zellen ist die für die weisse Substanz bestimmte Faser manchmal eine dünne, aus der Convexität eines Bogens entsprungene Collaterale (Fig. 15, *C*).

Alle die erwähnten Collateralen, mit Ausnahme der aufsteigenden,

vertheilen sich in diesen Schichten wie in dem oberen Theile der benachbarten und compliciren das Nervengeflecht, welches die tiefen grossen Pyramiden umgiebt.

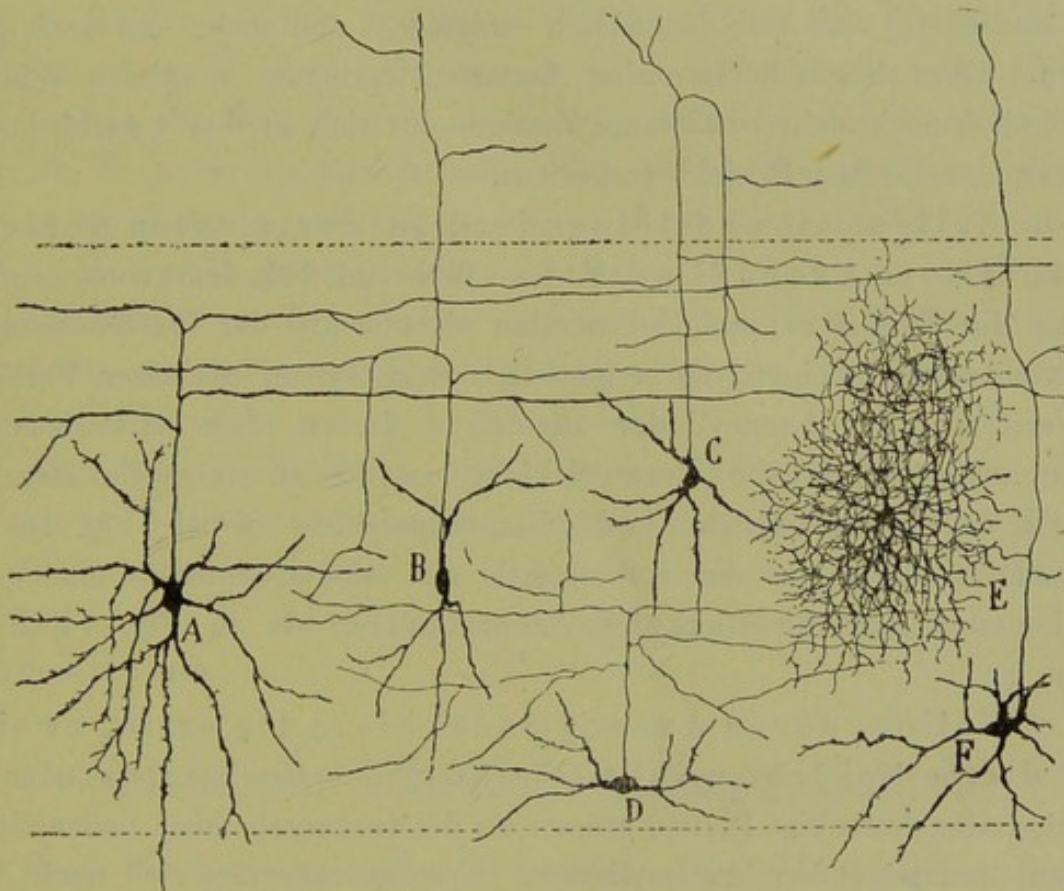
In Anbetracht des Reichthums genannter Zellen an Collateralen und der Verbindungen, welche dieselben zwischen in verschiedenen Schichten gelegenen Zellen herstellen, halten wir es für wahrscheinlich, dass ihre Hauptaufgabe darin besteht, eine einzelne, vom Körper, Schaft und Endbüschel aufgenommene Erregung auf die Riesenpyramiden der benachbarten Schichten zu übertragen; da aber noch ein absteigender, für die weisse Substanz bestimmter Ast existirt, so muss man annehmen, dass ein Theil dieses Impulses sich auch auf entferntere Centren der grauen Substanz fortpflanzt. Neben diesen kleinen Pyramiden mit starken bogenförmigen Collateralen giebt es stets auch solche vom gewöhnlichen Typus, bei welchen jene Aeste weder so dick sind wie der Axencylinder noch der Verlauf rückwärts gerichtet ist. Dieser gewöhnliche Typus schien mir in der vorderen Centralwindung häufiger vertreten als in der hinteren.

b. Grosse Sternzellen. — Dieselben sind viel seltener als die vorstehend beschriebenen und bis jetzt habe ich sie nur in der hinteren Centralwindung des 15 bis 20 Tage alten Kindes färben können. Nach Gestalt und Lage scheinen sie jenen grossen, stern- oder halbmondförmigen, an Protoplasma reichen Zellen zu entsprechen, die mit der Nissl'schen Methode in der fünften Schicht der genannten Windung nachgewiesen sind (Fig. 14, c). In Golgi-Präparaten zeigen sie sich wie die gleichnamigen Zellen der Sehrinde, d. h. sie besitzen einen sternförmigen Körper, aus dessen Winkeln mannigfache divergirende, in der fünften Schicht vertheilte Fortsätze sprossen, und einen starken absteigenden Axencylinder, der vielleicht bis in die weisse Substanz reicht und in seinem Anfangstheil verschiedene, bald quer bald rückwärts verlaufende und bogenförmige in, genannter Schicht verzweigte Collateralen aussendet (Fig. 15, D).

Die Sternzellen färben sich schwer. Vielleicht ist ihre Vertheilung in der menschlichen Rinde eine ungleiche. In der motorischen Gegend der Thiere (Hund und Katze) fanden wir sie zahlreicher und oberhalb der Riesenpyramiden liegend.

c) Grosse und mittelgrosse Pyramiden von gewöhnlichem Typus. — Diese Zellen pflegen niemals zu fehlen; sie müssen zufolge ihrer morphologischen Eigenschaften als Homologa der Riesenpyramiden der vierten Schicht betrachtet werden. In Fig. 15, *E* stellen wir eine

Fig. 16.



Zellen mit kurzem Axencylinder der fünften Schicht, aus verschiedenen Gegenden der motorischen Rinde des einmonatigen Kindes entnommen.

A, D, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder mit horizontalen, in der fünften Schicht vertheilten Ästen; *B, C*, Zellen, deren bogenförmiger Axencylinder Aeste an die vierte Schicht abgibt; *F*, Zelle, deren Axencylinder bis in die plexiforme Schicht reicht.

solche Pyramide dar, deren Dendritenverzweigung ganz die gleiche wie die der gewöhnlichen Pyramiden war.

Zellen mit kurzem Axencylinder. — Sie sind noch zahlreicher als diejenigen mit langem und entsprechen verschiedenen Typen, von denen einige schon bei der vierten und fünften Schicht der Sehrinde beschrieben worden sind; die gewöhnlicheren sind folgende:

a) Stern- oder Spindelzellen mit aufsteigendem, in lange horizontale Aeste getheiltem Axencylinder. — Wie aus Fig. 16, *A*, *D* ersichtlich, sind diese über verschiedene Ebenen der fünften Schicht zerstreut und haben verschiedene Grösse. Die divergirenden und nur wenig stacheligen Dendriten vertheilen sich über eben diese Schicht, und der Axencylinder löst sich in sehr lange horizontale Aeste (Collateralen und Endfasern) auf, von denen sich einige 0,2 und mehr mm verfolgen lassen. Aus diesen horizontalen Aesten entspringen im spitzen Winkel gewöhnlich noch mehrere kleinere Zweige, die sich in den verschiedenen Ebenen der fünften Schicht verbreiten.

b) Zellen mit aufsteigendem, in der vierten Schicht vertheiltem Axencylinder. — Während bei dem vorstehenden Typus die Endfasern und Collateralen niemals aus der fünften Schicht herauszutreten scheinen, so steigt bei diesem Typus, als einer Varietät des ersteren, der Axencylinder ungeachtet dessen, dass er horizontale Aeste aussendet, in die vierte Schicht, an die er einige Collateralen abgibt, und verläuft alsdann in die Ursprungsschicht zurück (Fig. 16, *C*). In anderen Fällen ist der aufsteigende Ast eine Collaterale einer der Zweige der Endbifurcation des Axencylinders, wie in Fig. 16, *B* zu sehen ist.

c) Zellen, deren Axencylinder bis in die erste, zweite und dritte Schicht reicht (Fig. 16, *F*). — Gewisse stern- oder eiförmige oder dreieckige Zellen, grösser als die vorhergehenden, haben einen dicken, aufsteigenden Axencylinder; derselbe verzweigt sich nach Abgabe eines Astes an die fünfte Schicht in der vierten und dritten, indem er sich in eine Menge schräger und horizontaler Aestchen auflöst. In einem Falle konnten wir den Axencylinder bis in die erste Schicht verfolgen, wo er sich wie die Martinotti'schen verhielt. Gleiche Zellen existiren auch in der vierten und dritten Schicht; es gelingt jedoch wegen der allzugrossen Länge des Verlaufs nicht immer den Eintritt des Nervenfortsatzes in die erste Schicht zu beobachten.

Wir resumiren: wenn auch unsere Untersuchungen in diesem Punkte noch unvollständig sind, so neigen wir doch zu der Annahme, dass es in der fünften Schicht verschiedene Species von Zellen mit aufsteigendem, in verschiedenen Niveaus verzweigtem Axencylinder giebt, welche nach

der Zone, in welcher sich vorzugsweise der Nervenfortsatz verzweigt, benannt werden könnten; es gäbe daher Martinotti'sche Zellen d. h. solche, welche für die erste Schicht bestimmt sind, solche, die mit der zweiten, dritten etc. in Verbindung stehen. Es ist jedoch zu betonen, dass bei fast allen Zellen die Nervenverzweigung sich über mehrere Schichten erstreckt.

d) Kleine oder spinnenförmige Zellen. — Sie finden sich, allerdings nicht so zahlreich wie in der Sehrinde, in allen Ebenen der fünften Schicht, fehlen aber auch nicht an den Grenzen. In Fig. 16, *E* stellen wir eine derselben dar, bei welcher der Axencylinder sich in einen aufsteigenden sehr dünnen Nervenplexus auflöst.

e) Doppelt gebüschelte Zellen mit einem in verticale Faserbündel aufgelösten Axencylinder. — Sie gleichen vollständig den entsprechenden Zellen der höheren Schichten, weshalb wir hier nicht näher auf sie eingehen. —

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die fünfte oder Körnerschicht ein intermediärer Bestandtheil der Hirnrinde ist, in welchem sich die Zellen mit kurzem Axencylinder d. h. die intracorticalen Associationszellen concentriren.

KÖRNER DER VORDEREN CENTRALWINDUNG.

Obige Beschreibung hat im Allgemeinen für beide Centralwindungen Geltung; um jedoch unsere Kenntniss von den Körnern zu vervollständigen, müssen wir noch auf die specielle Anordnung näher eingehen, welche diese Zellen in der vorderen Centralwindung bieten.

Wie bereits hervorgehoben, vertheilen sich die Körner dieser motorischen Region in zwei ungleiche Lager: ein äusseres, oberhalb der oberflächlichen grossen Pyramiden gelegen und vermengt mit zahlreichen mittelgrossen pyramidenförmigen Zellen, und ein inneres, unter der vierten Schicht gelegenes und im Allgemeinen besser individualisirt als das äussere. In Fig. 17, *A, C* sind diese beiden Unterabtheilungen der Körner dargestellt; es erscheinen darin, etwas variirt, fast alle in Fig. 15 und 16 reproducirten Elemente.

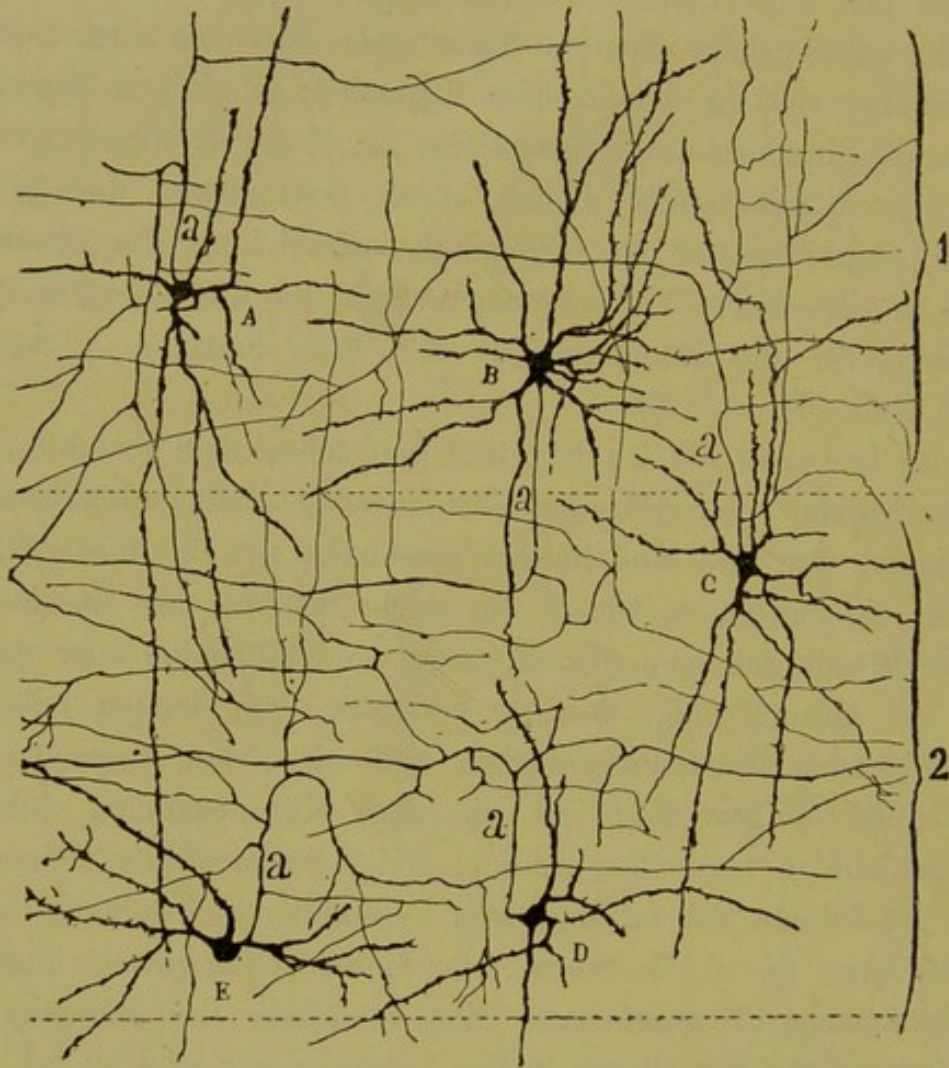
Die äussere Körnerformation umfasst die folgenden zwei Typen: 1. einige kleine und mittelgrosse Pyramiden wie die früher beschriebenen (Fig. 17, *e*); 2. stern- oder spindelförmige oder dreieckige Zellen von mittlerer Grösse, mit divergirenden, nicht sehr langen Dendriten versehen; ihr functioneller Fortsatz löst sich innerhalb derselben Schicht in schräge und horizontale Aeste auf (Fig. 17, *f*); 3. verticale Spindelzellen; ihr aufsteigender Nervenfortsatz giebt Aeste an diese Schicht ab und verzweigt sich in den darüber liegenden; in einigen Typen schien er bis in die plexiforme zu reichen (Fig. 17, *c, d*); 4. doppeltgebüschelte Zellen, jedoch mit relativ dicken, stark gewundenen und sehr verwickelten, daher schwer zu verfolgenden Dendriten; der Axencylinder löst sich in eine dichte Verzweigung auf, in der die bogenförmigen und rückläufigen, für die Nachbarschaft der Zelle bestimmten Aeste sehr zahlreich sind (Fig. 17, *b*).

In der inneren Körnerbildung beobachtet man ebenfalls: 1. sehr zahlreiche spindel- oder eiförmige oder dreieckige Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der viele Collateralen aussendet, sowohl in die Formation selbst, die sie bewohnen, wie in die vierte Schicht, für die sie speciell bestimmt zu sein scheinen (*h*); 2. zarte spindelförmige oder dreieckige Zellen, oft lanzettförmig, vertical gerichtet, mit langen polaren auf- und absteigenden Dendriten versehen und mit einem Axencylinder, der nach Abgabe einiger Aeste an die tiefe Körnerschicht, sich in der vierten Schicht zu vertheilen scheint; einige Axencylinder steigen höher, kreuzen die Schicht der mittelgrossen Pyramiden und gelangen vielleicht bis in die erste (*j, n*); 3. Stern- oder Spindelzellen, deren kurzer, auf- oder absteigender Nervenfortsatz sich innerhalb der inneren Körnerschicht verzweigt; von diesen Zellen zeichnen wir in Fig. 17, *I* einen Typus, dessen dünner und aufsteigender Axencylinder sich in eine zarte Verzweigung auflöste, und einen anderen grösseren (Fig. 17, *K*), dessen absteigender Axencylinder lange horizontale und verticale Aeste bildete; 4. spinnenförmige Zellen der bereits mehrfach beschriebenen Art (Fig. 17, *O*); 5. einige wenige doppeltgebüschelte Zellen.

Sternzellen, deren Axencylinder sich in sehr lange horizontale Aeste auflöst. — Neben den erwähnten Elementen enthalten die beiden erwähnten Körnerbildungen sowie die vierte

Schicht (d. i. die der oberflächlichen grossen Pyramiden) eine sehr zahlreich vertretene spezifische Zelle, welche durch ihre sternförmige Gestalt, die Zartheit und enorme Länge ihrer divergirenden Dendriten und vor Allem durch das Verhalten des Axencylinders (Fig. 17, *m* und 18)

Fig. 18.



Sternzellen mit in sehr lange horizontale Aeste getheiltem Axencylinder; aus diesen entstammen wahrscheinlich die Endnester.

A, B, Zellen der oberflächlichen Körnerschicht; *C, D, E* Zellen der vierten Schicht (der Schicht der äusseren grossen Pyramiden); *a*, Axencylinder (vordere Centralwindung).

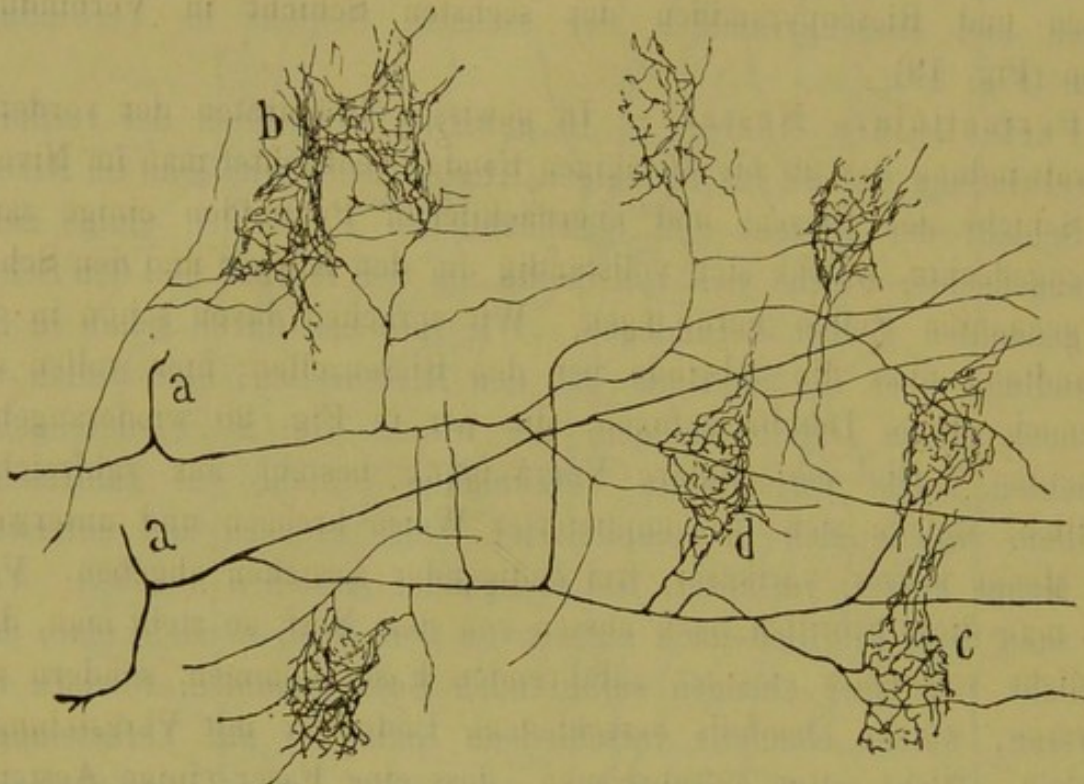
gekennzeichnet ist. Derselbe hat verschiedene Richtung, obwohl er gewöhnlich auf- oder absteigt, und spaltet sich alsbald, manchmal schon gleich im Anfang (Fig. 18, *E*); er löst sich in eine Anzahl horizontaler und schräger, ziemlich langer Aeste auf. In Fig. 18 zeigen wir einzelne

solcher, aus der vorderen Centralwindung entnommener Zellen. Die geringe Ausdehnung der Zeichnung giebt keine genügend klare Vorstellung von der ungewöhnlichen Länge und Complication der Nervenfortsatzäste, welche zuweilen die Eigenthümlichkeit haben, sich mit zunehmender Entfernung vom Axencylinder zu verdicken. Eine andere Eigenthümlichkeit (die wir aber nur vermuthen, da wir keinen Beweis dafür haben) besteht darin, dass die letzten Aeste der Verzweigung sich in pericelluläre Endnester oder -Körbe auflösen, die mit den mittelgrossen und Riesenpyramiden der sechsten Schicht in Verbindung stehen (Fig. 19).

Pericelluläre Nester. — In gewissen Präparaten der vorderen Centralwindung des 20 bis 30 tägigen Kindes beobachtet man im Niveau der Schicht der Riesen- und oberflächlichen Pyramiden einige zarte Nervengeflechte, welche sich vollständig um den Körper und den Schaft der genannten Zellen herumlegen. Wir sprachen davon schon in der Abhandlung über die Sehrinde bei den Riesenzellen; hier wollen wir nur noch einige Details zufügen, die wir in Fig. 20 wiederzugeben versuchten. Die pericelluläre Verzweigung besteht aus zahlreichen Fibrillen, welche sich in complicierter Weise kreuzen und unterwegs eine Menge kurzer, variköser, frei endigender Aestchen abgeben. Verfolgt man diese Fibrillen nach aussen von dem Nest, so sieht man, dass sie nicht von einer einzigen zuführenden Faser kommen, sondern von mehreren, welche ebenfalls verschiedene Endnester mit Verästelungen versehen. Nicht selten gewahrt man, dass eine Faser einige Aestchen an das eine Nest abgiebt und einen Theil derselben bildet, um dann wieder hervorzutauchen und zu anderen benachbarten pericellulären Plexus zu ziehen. Bei gewissen Zellen begleitet dieses Flechtwerk eine Strecke lang den Schaft und die Basilardendriten, wie man in Fig. 20 sieht, ja reicht sogar bis an die ersten Dichotomien. Woher kommen die jene Nester bildenden Nervenfasern? In den Präparaten, in welchen die pericellulären Geflechte gut imprägnirt erscheinen, ist die Färbung gleichwohl eine exclusive, so dass es nicht möglich ist, die sie bildenden Fasern bis in die Ursprungszelle zu verfolgen. Das Einzige, was man wahrnehmen kann, ist, dass die erwähnten zuführenden Fasern im spitzen Winkel aus anderen dickeren, schräg oder horizontal verlaufenden

entspringen, welche über grosse Strecken die Schicht der grossen Pyramiden durchziehen. Manchmal sieht man, dass aus einem kurzen absteigenden Schaft durch Bifurcation zwei dicke horizontale Fasern hervorgehen, die ihrerseits in zahlreiche verschieden gerichtete Aeste sich spalten, von denen einige in die pericellulären Geflechte treten. Diese Anordnung ist in Fig. 19 meiner Arbeit über die Sehrinde dargestellt. Die Unmöglichkeit, den Zusammenhang dieser Fasern mit

Fig. 19.



Pericelluläre Verzweigungen der Schicht der äusseren mittelgrossen und Riesenzellen der motorischen Rinde eines 25tägigen Kindes.

a, Axencylinder, in lange horizontale Aeste getheilt; *b*, *c*, *d*, pericelluläre Zellnester.

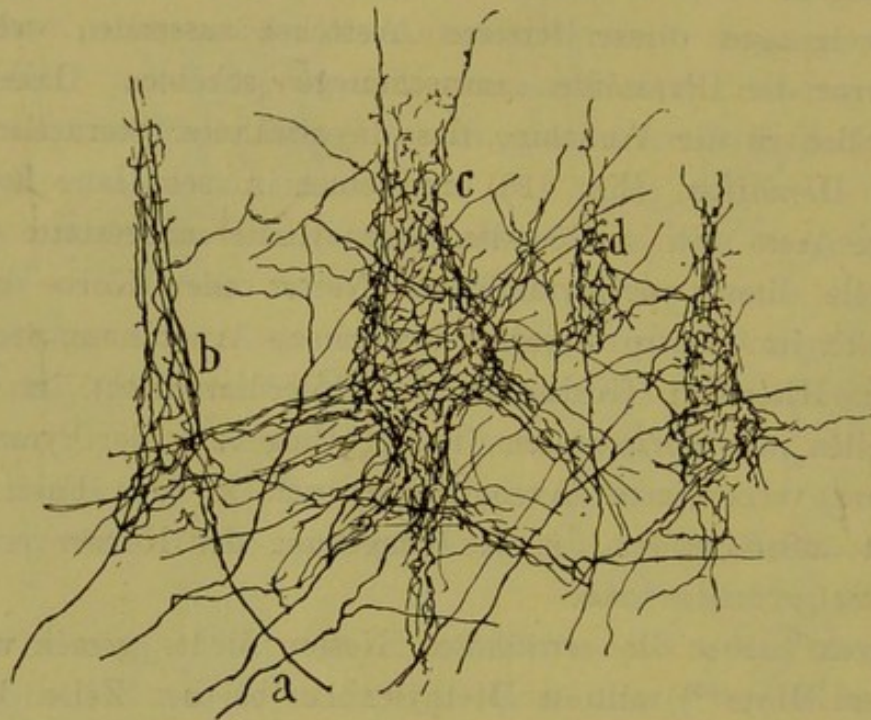
autochthonen Nervenzellen nachzuweisen, führte mich anfangs zu der Auffassung, dass diese Nester von aus der weissen Substanz kommenden, sensiblen Fasern stammen; indess steht diese Ansicht mit einigen Beobachtungsthatsachen in Widerspruch, von denen wir folgende erwähnen: 1. Die sensiblen Fasern haben, wie wir später sehen werden, den Hauptsitz ihrer Endigung nicht in der Zone der Riesenpyramiden, sondern in den darüber gelegenen mittelgrossen Pyramiden. 2. In den Präparaten, in welchen der sensible Plexus gut gefärbt ist, wie in Fig. 27,

sieht man keine speciell für die grossen und mittelgrossen Pyramiden bestimmten Nester, sondern einen diffusen, intercellularen Plexus, vergleichbar mit dem der optischen Fasern in der Körnerschicht der Occipitalrinde. 3. Die Art der Verzweigung der sensiblen Fasern gleicht nicht derjenigen der peripyramidalen Nester. Dagegen hat die Anordnung der die letzteren erzeugenden Fasern grosse Aehnlichkeit mit derjenigen der mit langen horizontalen Aesten versehenen Axencylinder der Sternzellen der vierten Schicht und der anstossenden Körnerbildungen. Wir müssen hinzufügen, dass in einzelnen Fällen die Nervenverzweigungen dieser letzteren Aestchen aussenden, welche sich an den Körper der Pyramiden anzuschmiegen scheinen. Daher neigen wir thatsächlich zu der Annahme, dass die erwähnten Sternzellen, welche mit langen Dendriten (Fig. 18) und einem in sehr lange horizontale oder schräge Aeste sich auflösenden Axencylinder ausgestattet sind, die Ausgangsstelle dieser peripyramidalen Nester oder Körbe darstellen. So würde sich im Gehirn diejenige anatomische Anordnung wiederholen, die ich beim Kleinhirn (Korbzellen der Molecularschicht), im Ammonshorn⁵¹⁾ (Zellen mit horizontalem, in der Umgebung der Pyramiden des Ammonshorns verzweigtem Axencylinder) und in der Fascia dentata (Zellen mit aufsteigendem, in der Umgebung der Körner verzweigtem Axencylinder) gefunden habe.

Uebrigens haben die erwähnten Nester nichts gemein weder mit den von Semi Meyer⁵²⁾ mittelst Methylenblau bei den Zellen des Meer-schweinchens beobachteten, noch mit den von Bethe⁵³⁾ und Nissl⁵⁴⁾ bei den Pyramiden des Katzenhirns beschriebenen oberflächlichen Netzen. In der That weist die von Meyer gegebene Beschreibung auf nichts weiter hin als auf einen pericellulären Niederschlag von Methylenblau, der durch das Fixirungsmittel, das molybdänsaure Ammoniak, verursacht ist, ein Niederschlag, der durch die Falten der Membran und die unvollständige Färbung mancher Neurogliafaser oder pericellulären Nerven-faser das Bild eines wirklichen Nervenplexus vortäuschen kann; und die von Bethe und Nissl angegebenen Nester stellen, wie ich⁵⁵⁾ nachgewiesen habe, kein pericelluläres Nervennetz dar, sondern die Peripherie selbst des Protopläsmannes oder vielleicht die Grenzmembran der Zelle, eine Membran, die, wie es bei anderen Zellen der Fall ist,

netzförmig sein kann und zuweilen und mittelst der niederschlagenden Wirkung der Fixirsubstanz Bethe's das Methylenblau an sich reissen kann. Kürzlich haben Turner und Hunter⁵⁶⁾ ebenfalls beim Gehirn und anderen Nervencentren des Meerschweinchens pericelluläre Netze entdeckt, welche sie nach der Meyer'schen Methode (subcutane Injection von Methylenblau beim lebenden Thiere) färbten. Die Bilder, welche sie zeichnen, ähneln etwas mehr den von mir beschriebenen Körben,

Fig. 20.



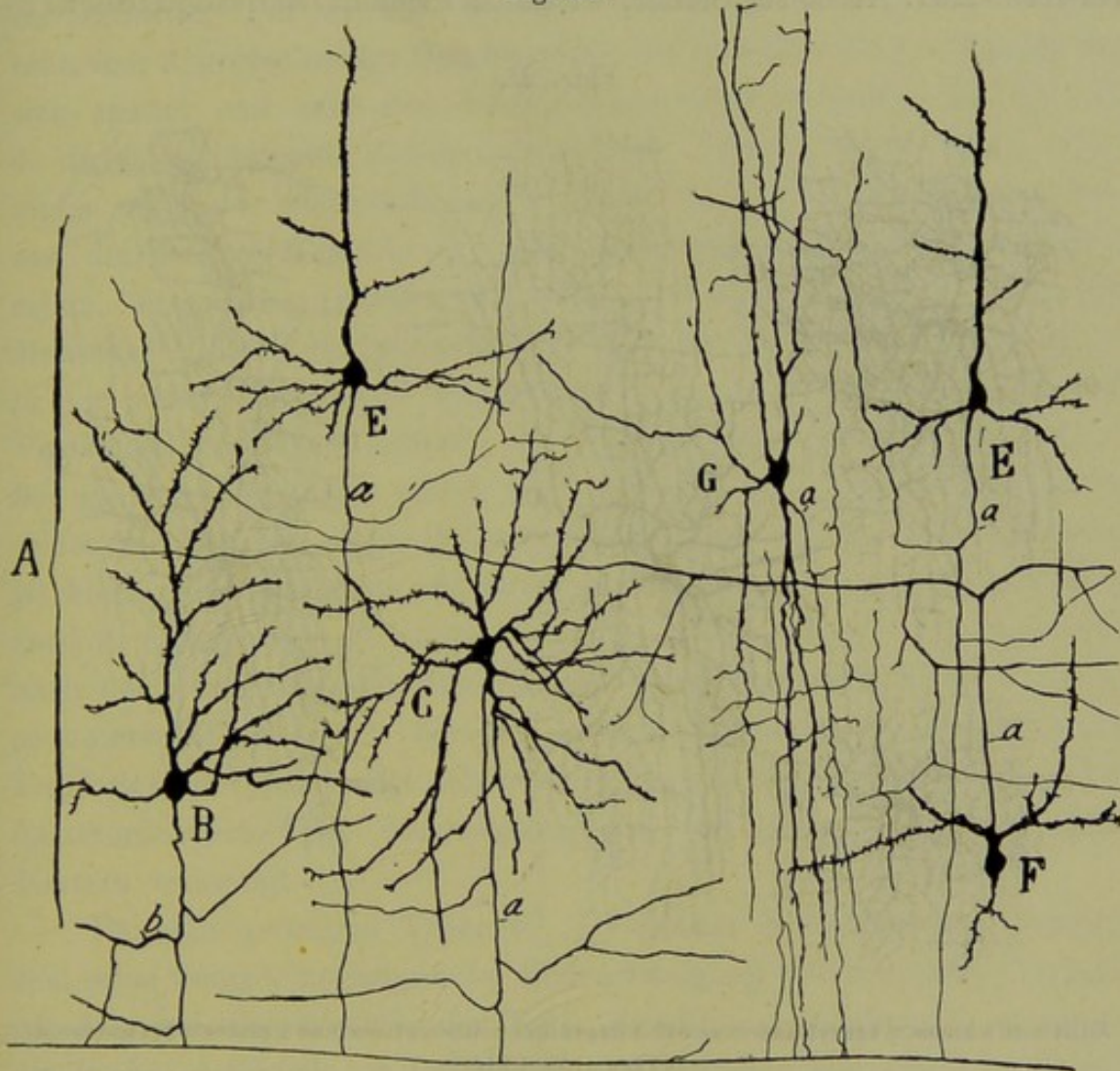
Pericelluläre Nester der Schicht der oberflächlichen Riesenpyramiden der vorderen Centralwindungen.

a, zuführende Fasern; *b*, Netz einer kleinen Zelle; *c*, grosses Netz.

da man darin bereits einige pericelluläre Nervenfasern sieht, jedoch haben sie ebenso irrthümlich wie Meyer und Bethe für eine Verzweigung von terminalen centripetalen Nervenfasern das oberflächliche Protoplasmanetz der Zelle gehalten, ja vielleicht auch gewisse durch die Retraction des Protoplasmas entstandene Falten der Membran. Uebrigens scheinen Turner und Hunter keine meiner⁵⁷⁾ auf die Wirkung des Methylenblaus bei den Nervencentren bezüglichen Arbeiten zu kennen, ein Vorwurf, den wir gleichermassen Meyer machen müssen.

Körnerzellen im Gehirn von Säugethieren. — Untersucht man mit der Nissl'schen Methode die motorische Region beim Pferde, Hunde und bei der Katze, so gewahrt man, wie in der menschlichen

Fig. 21.



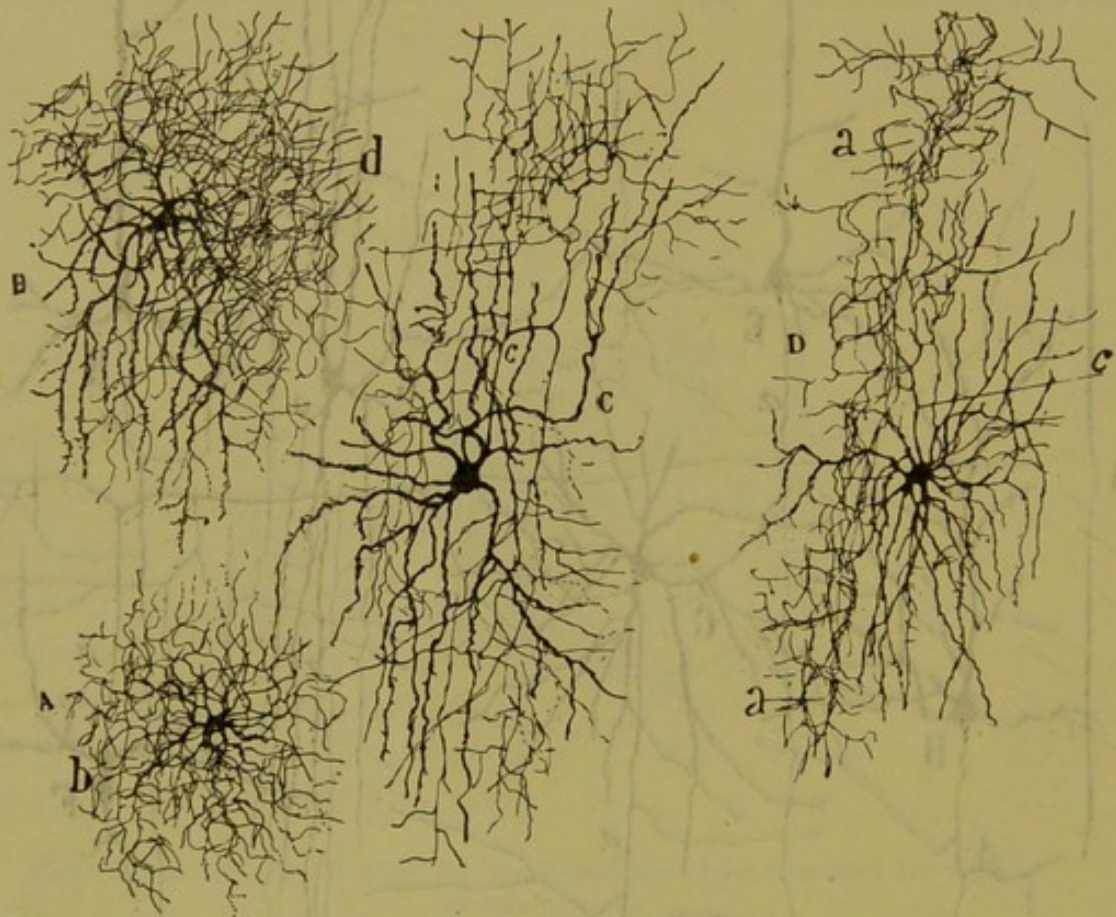
Kleine Pyramiden und Sternzellen aus der motorischen Rinde der 25 Tage alten Katze.

A, oberhalb der grossen Pyramiden gelegene Zone; B, C, Zellen mit langem absteigenden Axencylinder; E, kleine Pyramiden; F, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder, der in lange horizontale Aeste gespalten ist.

vorderen Centralwindung, eine verhältnissmässig feine Schichtenbildung, welche dem Typus der vier von mir⁵⁸⁾ beim Kaninchen und der Ratte angegebenen Schichten entspricht (1. Molecularschicht; 2. kleine Pyramiden; 3. grosse Pyramiden; 4. polymorphe Zellen). Es existirt

also keine Körnerschicht. Jedoch lehrt eine genaue Beobachtung mit Objectiv 1,30 Zeiss, dass, zahlreicher als in den benachbarten Schichten, kleine Stern- oder Spindelzellen oberhalb der Riesenpyramiden (3. Schicht) vertreten und unregelmässig über den unteren Theil der zweiten Schicht verstreut sind. An dieser Stelle, welche der Schicht der mittelgrossen Py-

Fig. 22.



Zellen mit kurzem Axencylinder aus der Gegend der mittelgrossen und grossen Pyramiden der 20 Tage alten Katze.

A, B, neurogliaähnliche oder kleine Typen; C, D, mittelgrosser Typus; a, pericelluläre Nervenplexus, c, Axencylinder, d, Nervenzellen-Nester.

ramiden beim Menschen entspricht, haben die hier befindlichen Pyramiden oft einen geringeren Durchmesser als die in höheren Ebenen gelegenen.

Die Golgi-Präparate gestatten in gleicher Weise die Erkennung des ausserordentlichen Reichthums der erwähnten suprapyramidalen Schicht an kleinen Zellen. Unter den hier zu beobachtenden Zellen giebt es einige, die den bei der menschlichen Hirnrinde beschriebenen sehr

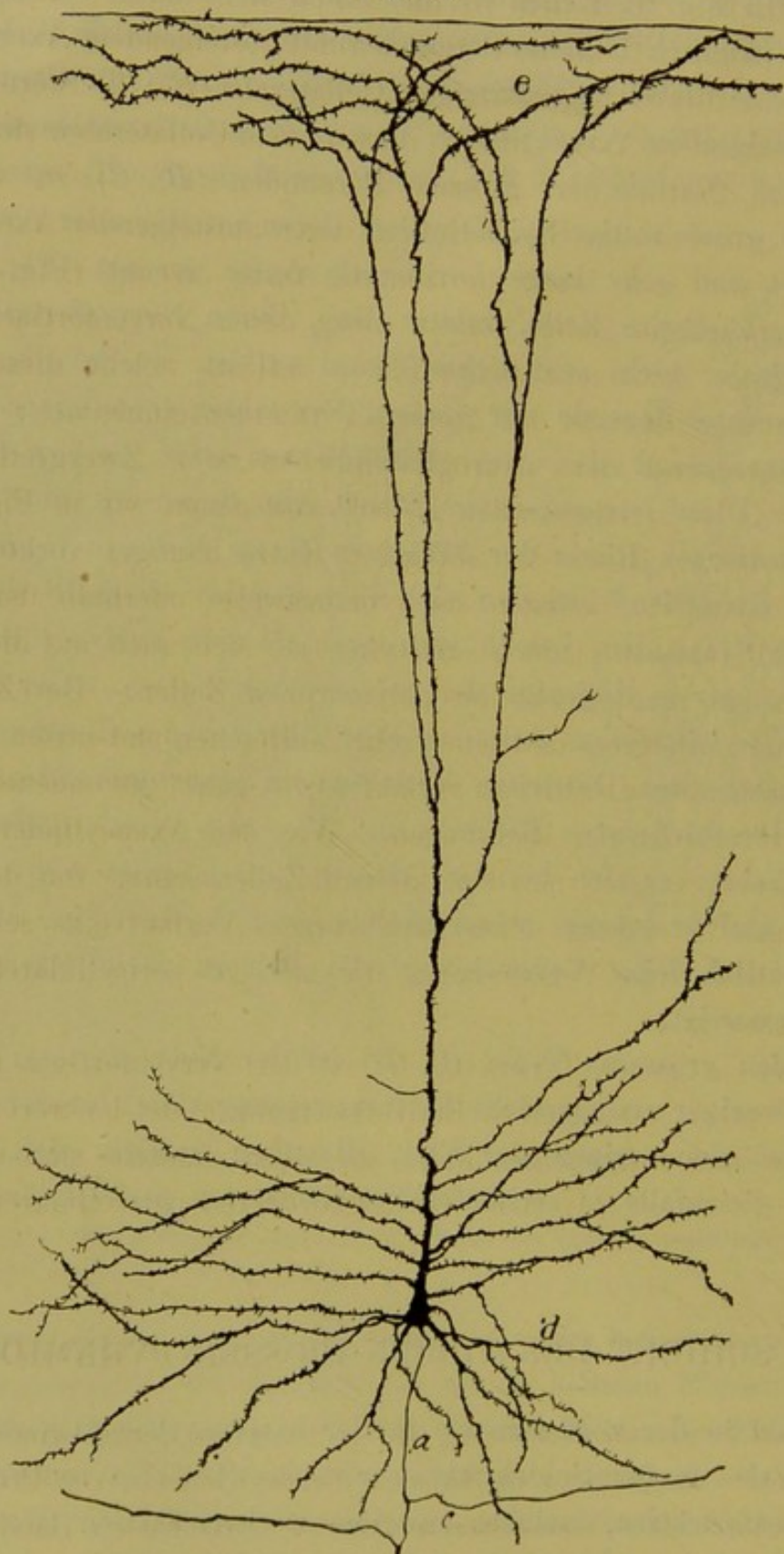
gleichen. In Fig. 21 stellen wir die am meisten charakteristischen derselben dar, nämlich 1. kleine Pyramiden mit absteigendem Axencylinder, mit oder ohne dicken bogenförmigen Collaterale (*E*); 2. Sternzelle mit langem absteigendem Axencylinder, dessen erste Collateralen sich in der benachbarten Parthie der grossen Pyramiden (*B*, *C*) zu vertheilen scheinen; 3. grosse zottige Spindelzellen, deren aufsteigender Axencylinder sich spaltet und sehr lange horizontale Aeste erzeugt (Fig. 21, *F*); 4. doppeltgebüschelte Zelle, relativ dick, deren Nervenfortsatz sich in einige verticale, nicht sehr dichte Fäden auflöst, welche diese Schicht und die darunter liegende der grossen Pyramiden einnehmen; 5. Sternzellen, entsprechend den neurogliaähnlichen oder Zwergzellen beim Menschen. Diese letztgenannten Zellen, von denen wir in Fig. 22 die in der motorischen Rinde der 25tägigen Katze häufiger vorkommenden Varietäten darstellen, befinden sich vorzugsweise oberhalb der Schicht der grossen Pyramiden, jedoch erstrecken sie sich auch auf die letztere selbst und sogar in diejenige der polymorphen Zellen. Der Zellkörper ist klein oder mittelgross und seine sehr zahlreichen und zarten, zuweilen varikös aussehenden Dendriten verlaufen in ganz gewundenen Linien nach den verschiedensten Richtungen. Was den Axencylinder anlangt, so unterscheidet er sich bei den kleinen Zellen kaum von den zarten Dendriten und er erzeugt schon nach kurzem Verlauf eine sehr dichte, ausserordentlich feine Verzweigung, die sich zu pericellulären dichten Nestern verzweigt.

Bei den grösseren Typen (*C*, *D*) ist der Nervenfortsatz deutlicher und seine weniger umfangreiche Endverzweigung bildet lockrere Geflechte als dies bei den vorigen der Fall; dieselben wandeln sich wenigstens theilweise gleichfalls zu serienweise angeordneten pericellulären Nestern um (*a*).

VI. SCHICHT DER TIEFEN GROSSEN PYRAMIDEN.

Sowohl in der vorderen wie in der hinteren Centralwindung findet sich unter der fünften Schicht ein sehr dichtes Geflecht von Protoplasma- und Nervenfortsätzen, welches zuweilen zu horizontalen Bändern angeordnet ist und in welchem, von einander wohl gesondert, drei Zellarten

Fig. 23.



Tiefe Riesenpyramide der hinteren Centralwindung eines 30 Tage alten Kindes.
a, Axencylinder; *c*, Collateralen; *d*, lange Basilardendriten; *e*, Endbüschel.

liegen: grosse Pyramidenzellen, solche von gewöhnlichem Umfang und zahlreiche Zellen mit kurzem Axencylinder.

Grosse Pyramiden. — Man erkennt sie leicht in Nissl-Präparaten an ihrem Reichthum an Chromatinspindeln, an der länglichen Gestalt des Körpers und der Dicke der Basilarfortsätze. Diese Pyramiden sind in der vorderen Centralwindung, in der sie am grössten sind (Betz'sche Zellen) spärlich vorhanden und bilden Gruppen oder Reihen. In der hinteren sind sie gewöhnlich zahlreicher, jedoch kleiner als die oberflächlichen grossen Pyramiden.

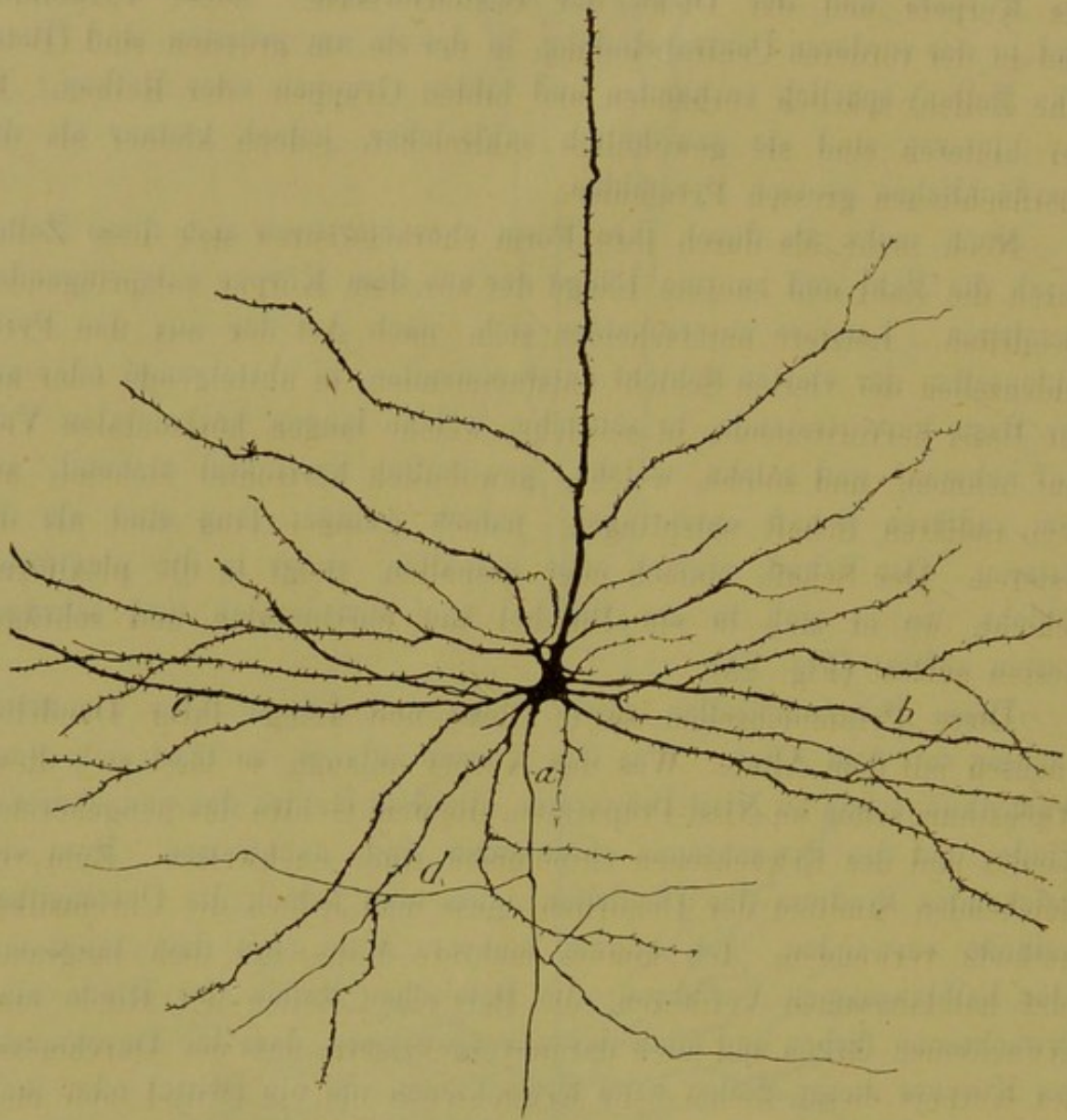
Noch mehr als durch ihre Form characterisiren sich diese Zellen durch die Zahl und enorme Länge der aus dem Körper entspringenden Dendriten. Letztere unterscheiden sich, nach Art der aus den Pyramidenzellen der vierten Schicht entstammenden, in absteigende oder aus der Basis hervortretende, in seitliche, welche langen horizontalen Verlauf nehmen, und solche, welche, gewöhnlich horizontal ziehend, aus dem radiären Schaft entspringen, jedoch weniger lang sind als die ersteren. Der Schaft, einfach oder gespalten, steigt in die plexiforme Schicht, wo er sich in ein Büschel von horizontalen und schrägen Aesten auflöst (Fig. 23).

Diese Pyramidenzellen sowie Dicke und Länge ihrer Dendriten wachsen mit dem Alter. Was den Körper anlangt, so lässt sich dieses Wachsthum schon an Nissl-Präparaten, die dem Gehirn des neugeborenen Kindes und des Erwachsenen entnommen sind, nachweisen. Zum vergleichenden Studium der Dendriten muss man jedoch die Chromsilbermethode verwenden. Ich konnte mehrere Male, mit dem langsamen oder halblangsamem Verfahren, die Betz'schen Zellen der Rinde eines Erwachsenen färben und mich daran vergewissern, dass der Durchmesser des Körpers dieser Zellen beim Erwachsenen um ein Drittel oder mehr desjenigen beim neugeborenen Kinde beträgt. Indess tritt der Unterschied am deutlichsten an den Basaldendriten zu Tage, deren Länge beim 15 Tage alten Kinde 0,30 bis 0,40 mm, beim Erwachsenen mehr als 1 mm beträgt (siehe Fig. 23 und 24).

Der Axencylinder der tiefen Riesenpyramiden ist kräftig und sendet verschiedene Collateralen aus (vier bis acht oder mehr), von denen die einen in der sechsten Schicht zwischen den gleichartigen Pyramiden

entspriessen und sich verzweigen, die anderen in der siebenten unter den mittelgrossen Pyramiden. Das Endziel des Nervenfortsatzes ist die weisse Substanz, wohin wir ihn sowohl im Gehirn von acht- bis

Fig. 24.



Tiefe Riesenpyramide der motorischen Region des 30 Jahre alten Menschen.

a, Axencylinder; *c*, Dendriten; die sich weiter als 1 mm verfolgen liessen; *d*, Collateralen.

neunmonatigen Föten wie in demjenigen der Neugeborenen gelangen sahen.

Mittelgrosse Pyramiden. — Bis auf ihren Umfang haben sie dieselben Eigenthümlichkeiten wie die vorstehend beschriebenen.

Zellen mit kurzem Axencylinder. — Umfang und Gestalt sind mannigfaltig und es lassen sich zwei Typen unterscheiden: 1. Zellen mit kurzem aufsteigenden Axencylinder. — Sie finden sich sehr häufig, sind dreieckig, stern- oder spindelförmig und besitzen divergirende Dendriten, welche sich innerhalb der Grenzen dieser Schicht verzweigen. Der Axencylinder steigt aufwärts und löst sich in Endzweige auf, die sich, mehr oder weniger horizontal verlaufend, theils in der sechsten Schicht, theils in den tieferen Ebenen der fünften vertheilen; 2. Spindel- oder Sternzellen mit aufsteigendem sehr langen Axencylinder, der sich vielleicht bis in die erste Schicht erstreckt; 3. spinnenförmige und doppeltgebüschelte Zellen.

VII. SCHICHT DER MITTELGROSSEN PYRAMIDEN UND DREIECKIGEN ZELLEN.

Diese Schicht entspricht bei den Säugethieren der vierten, d. h. derjenigen der polymorphen Zellen und den spindelförmigen Zellen Meynert's in der menschlichen Hirnrinde; je nach den untersuchten Schnitten hat sie verschiedene Ausdehnung. In der hinteren Centralwindung (Fig 1, 7 und 8) erscheint sie fast stets, namentlich im Bereich der convexen Parthien, in zwei Abtheilungen gesondert: eine oberflächliche, durch eine beträchtliche Menge mittelgrosser Pyramiden, dreieckiger und spindelförmiger Zellen gebildet, und eine tiefe, zellenarm in Folge der umfangreichen Bündel weisser Substanz, welche sie radiär durchkreuzen, und fast ausschliesslich aus zarten, spindelförmigen Zellen bestehend.

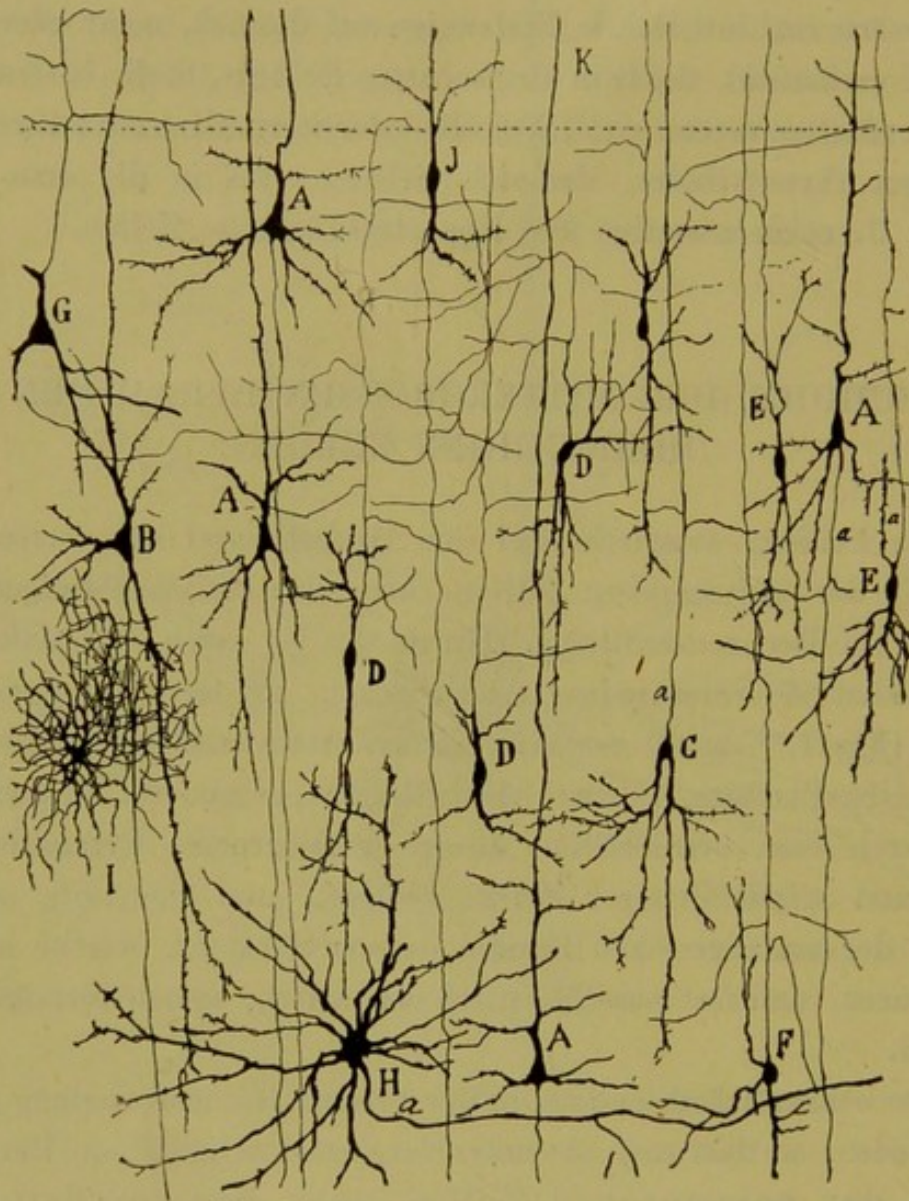
Diese beiden Schichten sind in der vorderen Centralwindung nicht gut unterschieden, so dass man sie unter der gemeinschaftlichen Bezeichnung Schicht der polymorphen Zellen oder der spindelförmigen und dreieckigen Zellen zusammenfassen kann.

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf die hintere Centralwindung, in der man, wie gesagt, die beiden Unterabtheilungen der siebenten Schicht als siebente und achte Schicht bezeichnet.

Die häufiger vorkommenden Zellen der siebenten Schicht finden sich in Fig. 25 dargestellt. Es sind dies unter den Zellen mit langem

Axencylinder die mittelgrossen Pyramiden und die dreieckigen und spindelförmigen Zellen; unter denen mit kurzem Axencylinder: die spindelförmigen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, die Stern- oder

Fig. 25.



Zellen der siebenten Schicht aus dem Gipfel der hinteren Centralwindung. Einmonatiges Kind.
A, mittelgrosse Pyramide; *B*, dreieckige Zellen; *C*, *D*, *F*, *G*, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder;
H, grosse Sternzelle mit quermem Axencylinder; *I*, Spinnenzelle; *a*, Axencylinder.

Golgi'schen Zellen, und die Spindelzellen mit sehr kurzem und reich verzweigtem Axencylinder.

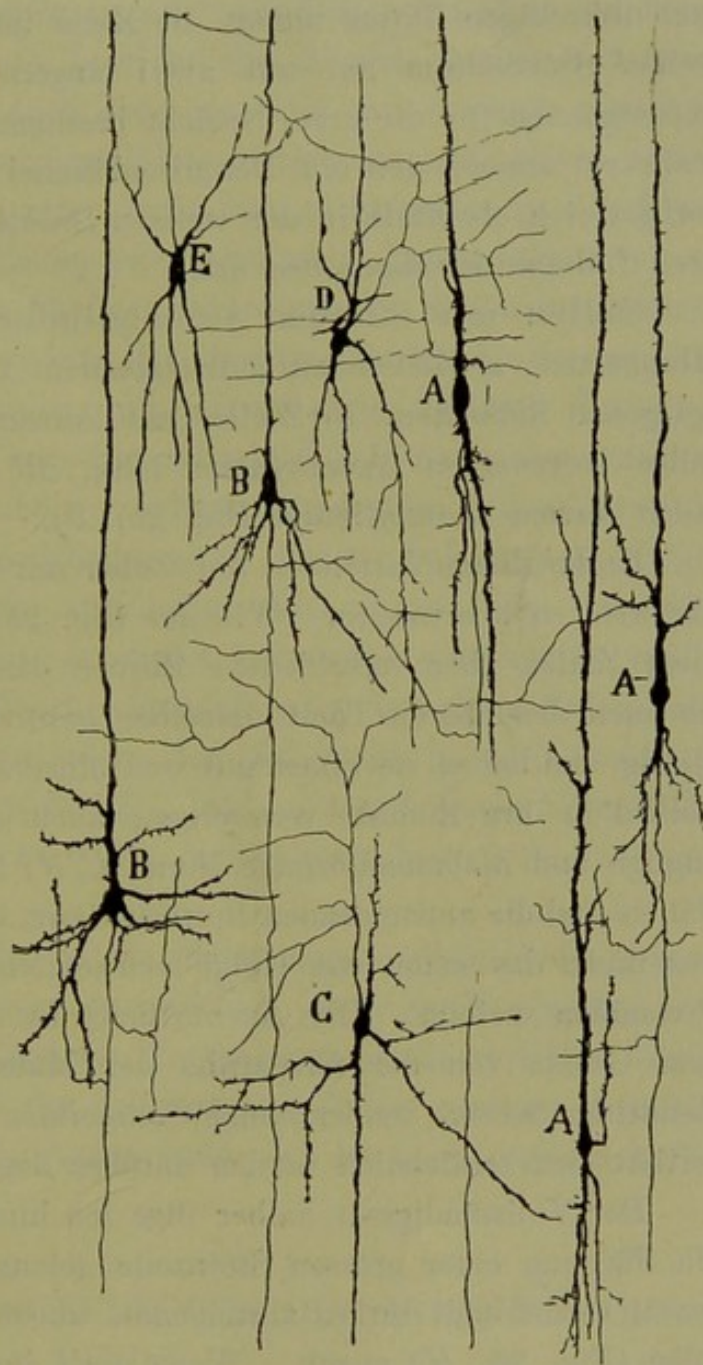
Mittelgrosse Pyramiden. — Sie entsprechen vollständig dem

gewöhnlichen Typus, senden einen sehr langen Schaft aus, der bis in die plexiforme Schicht reicht, mehrere, aus dem Zellkörper entspringende absteigende und schräge Dendriten und einen absteigenden Axencylinder, der sich bis in die weisse Substanz verfolgen lässt und aus dessen Anfangstheil vier, fünf oder mehr, in der siebenten und achten Schicht verzweigte Collateralen entspringen (Fig. 25, A).

Dreieckige Zellen. — Wie die vorstehenden besitzen sie einen radiären, bis in die erste Schicht verlängerten Schaft, unterscheiden sich von jenen aber in zwei wichtigen Punkten: statt eines unteren Büschels von Dendriten, besitzen sie einen langen absteigenden Schaft, der sich sehr weit unten in der siebenten und achten Schicht verzweigt, und einen seitlichen kurzen, der sich alsbald in eine Gruppe von Protoplasmafortsätzen auflöst (Fig. 25, B).

Der Axencylinder zieht nach unten und tritt, wie derjenige der Pyramiden, in die weisse Substanz ein.

Fig. 26.



Zellen der tieferen Hälfte der siebenten Schicht (achte Schicht).

A, Spindelzellen; B, eigentliche Pyramiden; C, D, Zellen mit kurzem Axencylinder; E, Zelle mit in die oberen Schichten der Rinde aufsteigendem Axencylinder.

Spindelzellen (Fig. 25, *J*). — Im Gegensatz zu dem pyramidalen und dreieckigen Typus nimmt die Zelle mit langem Axencylinder zuweilen Spindelform an, mit zwei langen radiären Dendriten, einem aufsteigenden für die erste Schicht bestimmten und einem absteigenden nicht so langen, der ein Dendritenbüschel bildet. Der Axencylinder verliert sich ebenfalls in der weissen Substanz, nachdem er zwei oder drei Collateralen abgegeben hat.

Zellen mit kurzem Axencylinder. — Es giebt ihrer drei Hauptarten: a) Zellen mit aufsteigendem Axencylinder für die darüber gelegenen Schichten; b) Zellen mit kurzem in der siebenten Schicht selbst verzweigten Axencylinder (Fig. 25, *D*); c) Spinnenzellen mit sehr kurzem Axencylinder (Fig. 25, *I*).

Unter diesen Varietäten von Zellen mit kurzem Axencylinder scheint die erste zu überwiegen. Wie aus Fig. 25, *E, C, F, G* ersichtlich, sind diese Zellen über verschiedene Ebenen dieser Schicht vertheilt, wenn sie auch den oberen Theil derselben bevorzugen; oft sind sie spindelförmig und haben sie einen auf- und einen absteigenden Schaft, die sich alsbald in ihre Endäste verzweigen; auch die dreieckige (*G*) und die kuglige und halbmondförmige Form (*C, F*) ist nicht selten. In einigen Fällen sind die aufsteigenden Fortsätze kurz, der untere Dendrit sehr lang, was ihnen das schon von Golgi beobachtete Aussehen von umgekehrten Pyramiden verleiht. Der Axencylinder ist zart; er geht häufig, gemäss dem Gesetz von der Ersparniss der Materie, aus den aufsteigenden Dendriten hervor, sendet einige Collateralen in die siebente Schicht und verliert sich schliesslich in den darüber liegenden.

Der Vollständigkeit halber füge ich hinzu, dass mir in einem Falle die Färbung einer grossen Sternzelle gelang, deren Axencylinder horizontal verlief und starke, absteigende, aufsteigende und schräge Collateralen (Fig. 25, *H*) abgab. Wenn auch das Endziel des Axencylinders nicht zu beobachten war, so halten wir es doch für wahrscheinlich, dass es sich hierbei um Zellen mit kurzem horizontalen Axencylinder handelt, dazu bestimmt, auf grosse Distanzen Associationen herzustellen.

Achte Schicht. — Unterhalb des von den vorstehenden Elementen gebildeten Zellhaufens beginnt eine, in der Axengegend der Windungen sehr lange, in den seitlichen Theilen derselben sehr kurze, in den con-

caven Theilen rudimentäre oder mit der siebenten gänzlich verschmolzene Schicht. Die Zellen derselben sind meist spindelförmig und in radiären Reihen angeordnet, die durch beträchtliche Bündel weisser Substanz von einander getrennt sind; doch sieht man hier und da auch eine mit sehr langen polaren Dendriten versehene dreieckige oder selbst pyramidale Zelle. In Nissl-Präparaten trifft man nicht selten in der Umgebung des Körpers dieser Zellen zwei oder mehr Neurogliakerne.

In Fig. 26 habe ich die häufiger vorkommenden Zellen der achten Schicht der hinteren Centralwindung des einmonatigen Kindes dargestellt. Man beobachtet: a) Spindelzellen mit einem langen radiären Fortsatz, der wahrscheinlich bis in die erste Schicht reicht, mit einem absteigenden Schaft, der oft sehr lang ist und sich spitzwinklig spaltet, und schliesslich mit einem absteigenden Axencylinder, aus dessen Anfangstheil einige Collateralen, und zwar häufig rückläufige entspringen (Fig. 26, *A*); b) eigentliche Pyramidenzellen, denen der vorhergehenden Schicht völlig gleichend (Fig. 26, *B*); c) Stern-, Spindel- oder dreieckige Zellen mit kurzem aufsteigenden Axencylinder, der sich bald in der Nachbarschaft der Ursprungszelle (Fig. 26, *D*), bald in einer höheren Ebene (*C*), bald, endlich, in oberen Schichten (*E*), die wir nicht bestimmen konnten, verzweigt.

Es ist wahrscheinlich, dass einige dieser langen aufsteigenden Axencylinder Martinotti'schen Fasern entsprechen, da beim Kaninchen und der Maus, wo sich der Verlauf der Nervenfasern leicht verfolgen lässt, die tiefere Schicht d. h. die der polymorphen Zellen constant Spindel- oder Sternzellen enthält, deren Axencylinder sich bis in die erste Schicht biegt.

FASERN UND NERVENGEFLECHTE DER MOTORISCHEN RINDE.

Untersucht man einen nach der Weigert-Palschen Methode gefärbten Schnitt der motorischen Rinde, so erscheint die graue Substanz von einer Unzahl von Markfasern durchkreuzt, von denen die einen zu verticalen Bündeln, die anderen zu horizontalen Geflechten angeordnet sind. Sowohl die radiären Bündel wie die Parallelplexus wurden von

vielen Autoren gesehen und beschrieben, insbesondere von Kaes, Vulpius, Edinger, Obersteiner, Botazzi, Kölliker etc. Dies überhebt uns der Aufgabe, sie hier im Detail zu beschreiben, und wir wollen uns daher darauf beschränken, das was die Chromsilberpräparate aus der Rinde des Menschen und der höheren Säugethiere über diesen Gegenstand lehren, auseinanderzusetzen.

Um in die Darstellung der Nervenfasern der grauen Substanz Ordnung zu bringen, muss man sie alsbald in zwei Kategorien scheiden: endogene Fasern, d. h. solche, die autochthonen Zellen des untersuchten Rindenschnitts entstammen, und exogene, d. h. solche, welche aus anderen Nervencentren stammen und in der grauen Substanz der motorischen Rinde frei endigen.

Exogene Fasern. In meiner⁵⁹⁾ ausführlichen Arbeit über die Gehirnrinde der kleinen Säugethiere berichtete ich über die Existenz kräftiger Markfasern, welche, aus der weissen Substanz kommend und nach verschiedenen Richtungen in die graue eintretend, in ihrem aufsteigenden Verlauf grosse Bögen beschreiben; sie endeten mittelst freier, sehr ausgedehnter Verzweigung, und zwar vorwiegend in dem oberflächlichen Theil der Rinde.

Was den Ursprung dieser so eigenthümlichen Fasern anlangt, so sprachen wir uns damals nicht bestimmt hierüber aus; Kölliker⁶⁰⁾ dagegen, der ihr Vorhandensein bei der Ratte, Katze, dem Kaninchen und Hunde (er nennt sie Ramón'sche Fasern) bestätigt hat und sie bis in das Corpus striatum ziehen sah, hält sie für Fasern sensitiver Natur und für die Fortsetzung der aus dem Reil'schen Bande oder Lemniscus internus aufsteigenden Fasern. Ihre Ursprungszellen sollen in den Bulbärkernen des Goll'schen und Burdach'schen Stranges liegen; wenn es sich nicht etwa bewahrheitet, dass, wie Manche glauben, das Reil'sche Band im Niveau des Thalamus opticus eine intermediäre Station besitzt, weil in diesem Falle aus letzterer die erwähnten centripetalen Fasern der motorischen Rinde stammen würden.

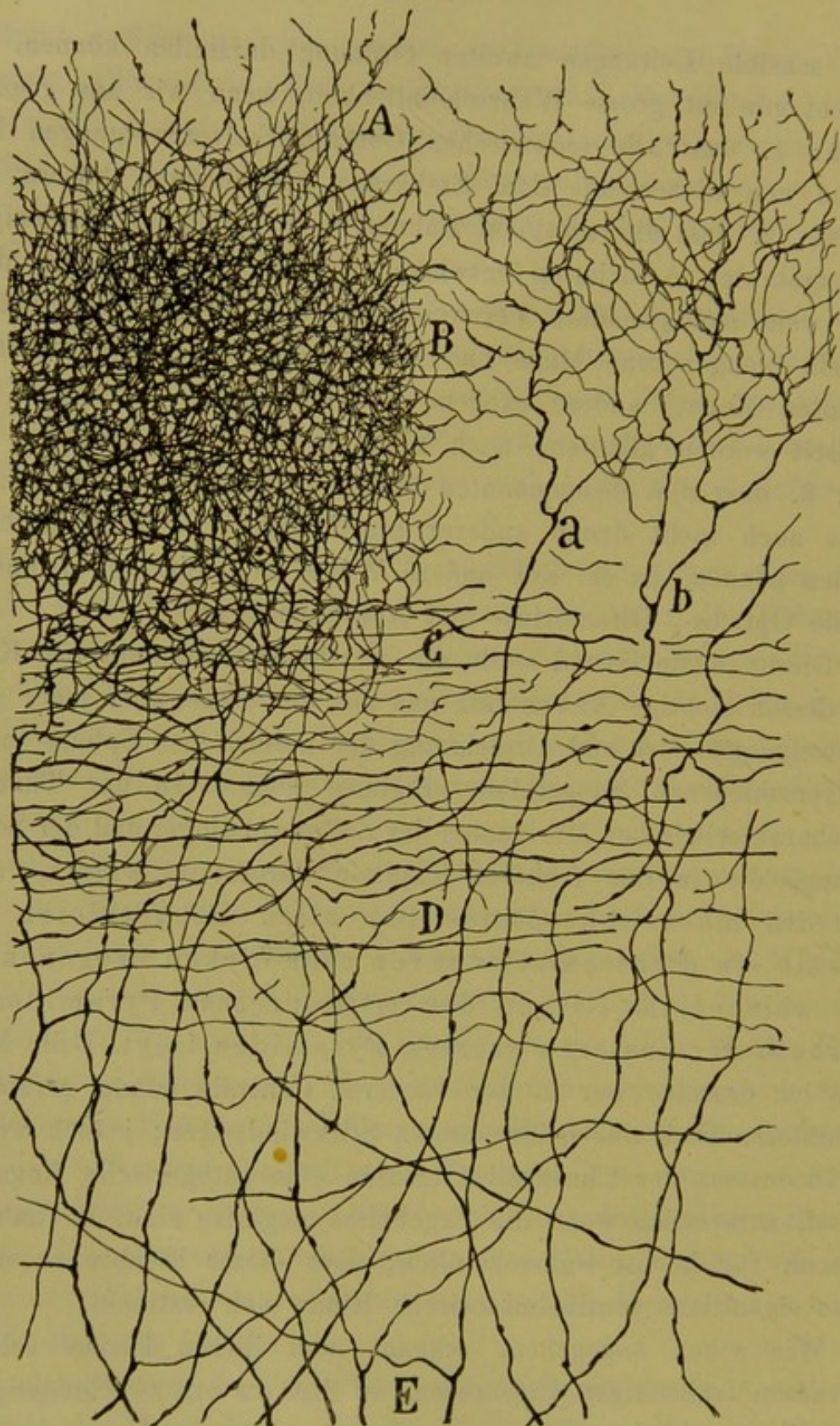
Bei Durchmusterung der Präparate, welche meinen ersten Arbeiten über die Rinde der Maus, Ratte und des Kaninchens zu Grunde lagen, habe ich mich vergewissert, dass in der That, wie Kölliker versichert, diese centripetalen Fasern aus dem Stabkranz kommen und daher sehr

wohl sensible Leitungen zweiter Ordnung darstellen können. Diese Ansicht gewinnt grosse Wahrscheinlichkeit, wenn wir uns gegenwärtig halten: 1. dass alle sensorischen Centren Endverzweigungen besitzen, welche von dicken aus dem Stabkranz gekommenen Fasern gebildet werden; 2. dass die sensiblen Bahnen sich früher als diejenigen der intracerebralen Association entwickeln, woraus sich ergibt, dass zur Zeit, wenn sich genannte Verzweigungen der motorischen Sphäre entwickeln (neugeborene Maus und Kaninchen, menschlicher Fötus vom siebenten Monat), andere exogene Verzweigungen, mit denen sie verwechselt werden könnten, noch nicht in die graue Substanz gelangt sind; 3. dass die obengenannten dicken Fasern des motorischen Centrum auch nicht denen anderer sensorischer Provinzen gleichgestellt werden können, da sie auf andere Weise sich verzweigen und enden als die Opticus-, Olfactorius- und Acusticusfasern.

Dieser letzte Grund stellt ein werthvolles anatomisches Kriterium dar, dessen richtige Anwendung uns aus der Gegenwart jener sensiblen Verzweigungen Ort und Ausdehnung der motorischen Sphäre im Gehirn der verschiedenen Säugethiere erkennen lässt. In der That, neben den charakteristischen Merkmalen der Zellmorphologie und der Schichtenbildung, die in den früheren Kapiteln dargestellt wurden, erkennt man die motorische Rinde bei allen Säugethieren daran, dass sie ein dichtes Geflecht von sehr dicken exogenen Fasern hat, welches im Niveau der mittelgrossen Pyramiden, d. h. oberhalb der äusseren grossen Pyramiden liegt. Beim Menschen habe ich dasselbe nur in der vorderen Centralwindung gefunden und im hinteren Theil der beiden ersten Stirnwindungen; jedoch wenn auch die Inconstanz der Chromsilberreaction eine categorische Angabe nicht zulässt, namentlich wenn die Ergebnisse negative sind, so halte ich es dennoch für höchst wahrscheinlich, dass dieses Flechtwerk durch die ganze eigentliche sensibelmotorische Rinde sich erstreckt.

Wie schon angegeben, erkennt man diesen Plexus sehr leicht an seinem frühzeitigen Erscheinen, so dass es am zweckmässigsten ist, ihn bei menschlichen Föten von sieben und mehr Monaten zu untersuchen. Beim neugeborenen Kinde fällt seine Imprägnirung schon ungleich aus und treten nur einige seiner horizontalen Fasern mit verein-

Fig. 27.



Sensibler Plexus der Rinde der vorderen Centralwindung. Menschlicher Fötus von sieben bis acht Monaten.

A, Endäste nach dem oberen Rande der dritten Schicht; B, sehr dichter Endplexus der Schicht der mittelgrossen Pyramiden; D, mittlerer Plexus der horizontalen Fasern; E, tiefer Plexus von dicken schrägen Fasern; a b, Endverzweigungen.

zelten Verzweigungen zu Tage; beim einmonatigen Kinde gelingt es sehr selten, exogene Endverzweigungen zur Anschauung zu bringen, weil das Mark bereits zum Theil den Verlauf der sensiblen Fasern verdeckt.

In Fig. 27 habe ich versucht, die verschiedenen Theile, aus denen dieser Plexus besteht, darzustellen. Rechts sieht man einige isolirt gefärbte Fasern, deren Endverzweigungen sich leicht verfolgen lassen, während links eine Stelle reproducirt ist, an welcher sich sämtliche sensiblen Verzweigungen imprägnirt hatten.

Drei Hauptzonen muss man im sensitiven Plexus unterscheiden: tiefe Zone oder schräge Fasern, mittlere Zone oder horizontale Fasern, oberflächliche Zone oder die der Endverzweigungen.

Tiefe Zone. — An ihrem unteren Rande und auch in der weissen Substanz selbst erkennt man gewisse dicke Fasern, gewöhnlich dicker als die Axencylinder der grossen Pyramiden, welche, in der grauen Substanz angelangt, anstatt in die radiären Bündel einzutreten und einen verticalen Verlauf einzuschlagen, nach verschiedenen anderen Richtungen ziehen. Die Mehrzahl derselben biegt sich in schräger Richtung in die tiefer liegenden Schichten und machen dabei Winkel und Bögen von oft enormer Ausdehnung; einige indess steigen fast vertical aufwärts und gesellen sich zu den radiären Bündeln, verlassen sie aber alsbald, um anderen Verlauf zu nehmen.

Auf dieser Anfangsstrecke bleiben die meisten Fasern ungetheilt; eine Anzahl jedoch spaltet sich spitzwinklig oder sendet dicke Collateralen aus, die, vom Schaft sich trennend, in die mittleren Schichten der Rinde sich begeben (Fig. 27 *E*). Manche Collateralen laufen horizontal, entziehen sich aber wegen ihrer bedeutenden Länge der weiteren Beobachtung. Sicher ist, dass keine der sensiblen Fasern der tiefen Zone Verzweigungen an die sie bevölkernden Zellen abgiebt; es sind nur für andere Schichten bestimmte Durchgangsfasern.

Die sensiblen Fasern der tiefen Zone sind auch in den nach Weigert-Pal gefärbten Präparaten aus der Rinde des Erwachsenen sichtbar. Wie man in Fig. 28, *f* bemerkt, entsprechen sie gewissen dicken, in Bezug auf die radiären Bündel im Allgemeinen schräg verlaufenden und sie kreuzenden Markfasern, welche manchmal bis in den mittleren Plexus reichen und hier sich horizontal wenden.

Mittlere Zone. — Dieselbe entspricht in der vorderen Centralwindung der Schicht der äusseren Riesenpyramiden und besteht aus einer grossen Anzahl dicker Fasern, welche horizontal angeordnet sind oder sich spitzwinklig kreuzen. Diese Anordnung kommt dadurch zu Stande, dass die Aeste der sensiblen Fasern gewöhnlich nicht gerade bis an ihren Verzweigungspunkt ziehen, sondern, vorher und in der Schicht der oberflächlichen grossen Pyramiden angelangt, sich horizontal wenden, dabei wiederholt spalten und ihre Richtung durch so lange Strecken beibehalten, dass es in der Mehrzahl der Fälle unmöglich ist, in einem einzelnen Schnitt ihren Verlauf zu beobachten. So konnten die Endfasern *a* und *b* in Fig. 27, deren genaue Verzweigung wir wiedergeben, nicht direkt aus dem tiefen Plexus, sondern aus den horizontalen Fasern des mittleren.

Der mittlere Plexus scheint ebenfalls keine Endverzweigungen zu haben: nur im oberen Drittel, welches den ersten Reihen der grossen Pyramiden entspricht, entdeckt man einige feine Aestchen und intercelluläre Verzweigungen. Es wird dadurch wahrscheinlich, dass (wenigstens beim menschlichen Fötus kurz vor der Geburt) die Körper der oberflächlichen und tiefen grossen Pyramiden des direkten Contactes mit sensiblen Verzweigungen entbehren. Dieser Umstand spricht auch zu Gunsten des endogenen Charakters der früher beschriebenen peripyramidalen Zellnester- oder Körbe, weil gewöhnlich die grossen Zellen des Gehirns (Pyramiden des Ammonshorns, Purkinje'sche Zellen des Kleinhirns) stets den Körper für die Aufnahme von aus Zellen mit kurzem Axencylinder stammenden Nervenverzweigungen reserviren, während sie Schaft und Dendritenendbüschel der Aufnahme exogener Verzweigungen widmen.

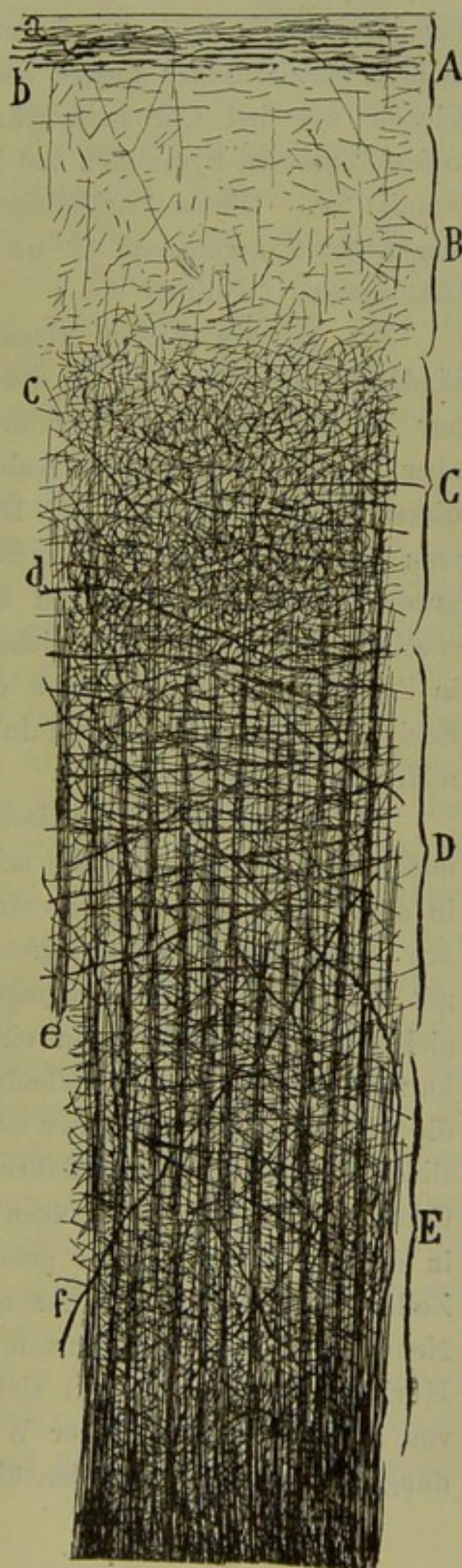
Oberflächliche Zone. — Ihr Reichthum an Fasern und die Dichtigkeit der Maschen ist so bedeutend, dass, wenn die Imprägnirung eine vollständige, in dieser Hinsicht der sensible Plexus nur mit dem optischen der Fissura calcarina verglichen werden kann.

Um ihre Zusammensetzung gebührend zu würdigen, muss man diejenigen Stellen untersuchen, an welchen nur einige Verzweigungen die Farbe behalten haben (Fig. 27, *a*, *b*). An solchen Punkten sieht man, dass die sensible Faser sich dem Endplexus von unten nähert und dass

sich hierauf in dem unteren Theile desselben ihre Aeste wiederholt spalten, in Windungen und schrägen Linien aufsteigen und eine ausgedehnte und höchst complicirte Verzweigung bilden, in welcher ganz deutlich die Körper der mittelgrossen Pyramiden und Zellen mit kurzem Axencylinder stecken. Die höchsten Zweige dieses Plexus sind varikös und erstrecken sich bis in die untere Hälfte der Schicht der kleinen Pyramiden; die Mehrzahl jedoch beschränkt sich auf die dritte Schicht, d. h. die mittelgrossen Pyramiden, woselbst ihre grösste Concentration oberhalb der äusseren Riesenpyramiden, an einer durch ihren Reichthum an kleinen Sternzellen (oberflächliche Körnerschicht) bemerkenswerthen Stelle stattfindet. In die plexiforme Schicht sahen wir keine sensible Faser gelangen.

Die eben beschriebene Anordnung stimmt sehr gut mit dem überein, was die Weigert-Pal-Präparate uns lehren. Obgleich die meisten Fasern des

Fig. 28.



Schnitt einer motorischen Windung des erwachsenen Menschen. Weigert-Pal.

A, plexiforme Schicht (Tangentialfasern); B, kleine Pyramiden; C, äussere Zone des sensiblen Plexus oder Gennari'scher Streifen; D, mittlere Zone; E, tiefe Zone; a, submeningealer Rand, frei von Markfasern; b, Tangentialfasern; c, feiner Plexus für die mittelgrossen Pyramiden; d, horizontale Fasern; e, radiäre Bündel; f, schräge, sensible Fasern.

Endplexus kein Mark haben, müssen doch die Hauptäste desselben eine Markscheide besitzen, da man in diesen Präparaten ebenfalls einen dichten Plexus feiner Fasern beobachtet, allerdings nicht so reich entwickelt wie bei Chromsilberfärbung, der oberhalb der Schicht der grossen äusseren Pyramiden und inmitten der dritten Schicht (Fig. 28, c) etablirt ist. Dieser markhaltige Plexus ist nichts Anderes als der von den Autoren sogenannte Gennari'sche Streif, die *Lamina medullaris externa* (Kölliker etc.).

Mit welchen Zellen treten die sensiblen Verzweigungen in Verbindung? Die Präparate, in denen die letzteren gut gefärbt sind, zeigen nur die von den Zellen der dritten Schicht gelassenen Löcher, nicht aber die Zellen selbst; in Anbetracht jedoch der beträchtlichen Zahl dieser freien Räume und der Dichtigkeit des sensiblen Schaltplexus muss man annehmen, dass ein Contact mit allen in der Schicht der mittelgrossen Pyramiden gelegenen Zellen stattfindet und vielleicht auf eine specielle Art mit den zahlreichen Zellen mit kurzem Axencylinder, die in ihr liegen, Zellen, welche dazu dienen dürften, den in genannter Schicht angelangten Reiz auf in verschiedenen Schichten gelegene Pyramiden zu übertragen.

Als Zwischenglieder zwischen den sensiblen Fasern und den Pyramiden könnte man auch die sehr zahlreichen doppeltgebüschelten Zellen in der dritten und dem unteren Theil der zweiten Schicht betrachten. Ich sagte bereits, dass die grossen Pyramiden und polymorphen Zellen mit den sensiblen Verzweigungen nicht in directer Verbindung stehen; gleichwohl und selbst wenn eine solche vielleicht mittelst Zellen mit kurzem Axencylinder stattfände, ist nicht zu vergessen, dass die für die erste Schicht bestimmten Schäfte dieser Zellen quer durch den sensiblen Plexus ziehen und daher in der Lage sind, mit ihm in innigen Contact zu treten. Wir fügen hinzu, dass die sensible Erregung auch in die plexiforme Schicht gelangen kann mittelst der Martinotti'schen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, welche, mit neuen Serien von Neuronen (Zellen mit kurzem Axencylinder der plexiformen Schicht, Horizontalzellen derselben) sich verbindend, die Erregung auf Büschel von in anderen Radien der Windung oder vielleicht in anderen Windungen liegenden Pyramiden übertragen könnten.

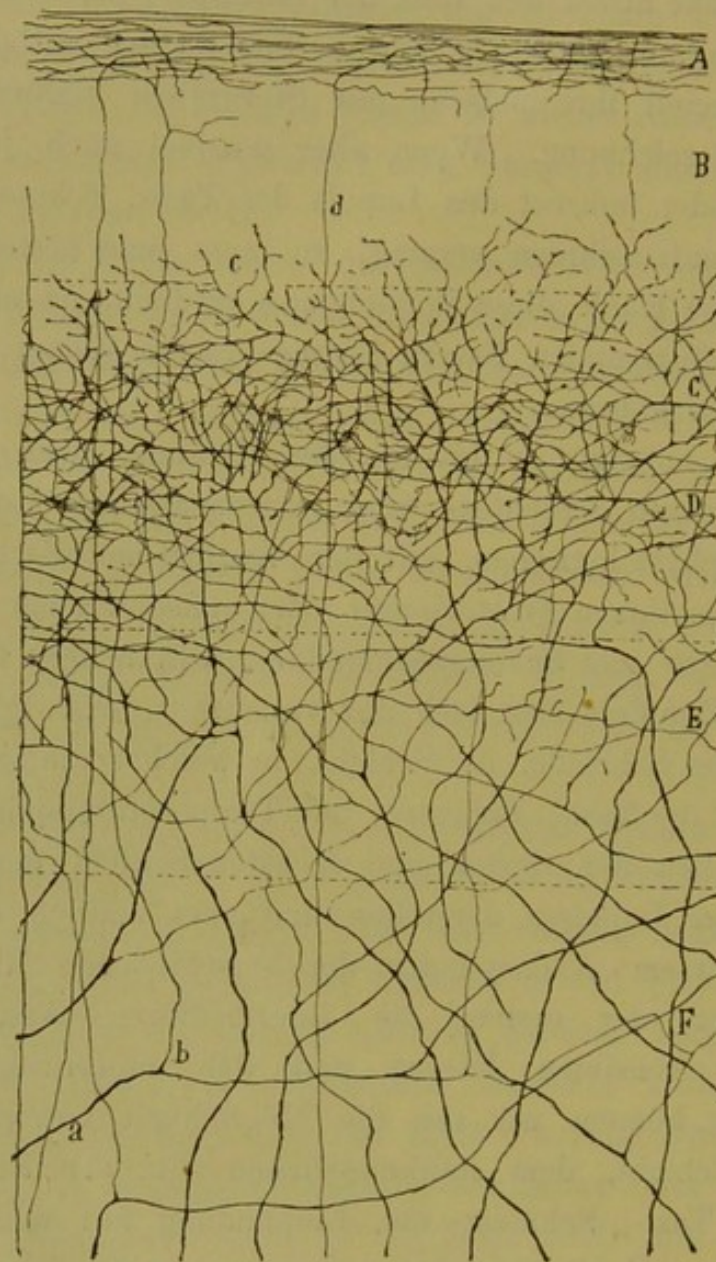
Nach all' dem Auseinandergesetzten scheint uns die Ansicht von Bevan Lewis unannehmbar, dass der Schicht der kleinen Pyramiden eine ausschliesslich sensible Function zukommt. Wenn diejenige Schicht der Rinde, welche direct den Reiz der sensiblen Fasern aufnimmt, sensibel heissen soll, so verdienen nur die Schicht der mittelgrossen Pyramiden und speciell ihre unteren mit Sternzellen besäten Ebenen mit Recht diese Bezeichnung. Wenn aber sensibel auch jede Zelle ist, welche direct oder indirect den Impuls des Tast-, Schmerz- oder Temperatursinnes aufzunehmen vermag, so muss man gestehen, dass die ganze motorische Rinde diese Bezeichnung verdient, da unter dem Einfluss des von centripetalen Fasern herangeleiteten Reizes alle Zellen in Thätigkeit treten können.

Was mich anlangt, so bin ich der Meinung, dass jedweder Versuch einer feineren schichten- oder neuroneweisen Lokalisation der verschiedenen physiologischen, mit der sensibel-motorischen Thätigkeit verknüpften Functionen (motorischer oder reflectorischer Automatismus des Gehirns, Tast- und Schmerzempfindung, willkürliche Bewegung etc.) verfrüht ist. Zur Zeit lässt sich nur vermuthen, dass, gleich den Verhältnissen in der Sehrinde, die Schicht, in welcher die sensiblen Fasern enden, der Ort der Tast-, Schmerz- und Temperaturempfindung ist, dass die grossen Zellen der vierten und sechsten Schicht den Ursprungsort des motorischen Impulses darstellen und dass endlich die unzähligen Zellen mit kurzem Axencylinder der verschiedenen Rindenschichten, besonders aber der ersten, die intermediären Associationsbahnen zwischen den sensiblen Fasern und den motorischen Pyramiden bilden. Auch können wir uns die Möglichkeit vorstellen, dass von der dritten Schicht, dem muthmasslichen Sitz der Empfindung, die Residuen der Tast-, Schmerz- etc. Empfindung auf einem besonderen Wege in andere Gehirngegenden gelangen, wo sie sich zu Erinnerung umbilden. Wir wollen aber sofort bemerken, dass dies Alles nur mehr weniger plausible Hypothesen sind, die noch jeder physiologischen und pathologisch-anatomischen Erfahrung entbehren.

Sensibler Plexus der Rinde der kleinen Säugethiere. — Der sensible Plexus, den wir eben dargestellt haben, zeigt in der motorischen Rinde von Katze, Hund, Kaninchen und Maus analoge Beschaffenheit.

In Fig. 29 stellen wir die sensiblen Verzweigungen des Gehirns einer 4 Tage alten Katze dar. Auch hier beobachtet man, dass die

Fig. 29.



Sensibler Plexus der motorischen Sphäre der wenige Tage alten Katze.

A, plexiforme Schicht; B, Schicht der kleinen Pyramiden; C und D, Schicht der mittelgrossen Pyramiden; E, Schicht der Riesenpyramiden; F, Schicht der polymorphen Zellen; a, Schaft der sensiblen Faser; b, Bifurcation; c, Endfasern; d, Martinotti'sche Faser.

das Geflecht erzeugenden Fasern, wenn sie in die graue Substanz eintreten, ausserordentlich dick sind (F). In ihrem quer durch die Schicht der polymorphen Zellen aufsteigenden Verlauf schlagen sie verschiedene

Richtungen ein mit Ueberwiegen der schrägen, und geben da und dort eine Collaterale ab, die sich in ziemlich entfernten Gegenden der Windung zu vertheilen scheint (Fig. 29, *b*). In der Schicht der Riesenpyramiden angelangt, wenden sie sich schräg oder horizontal; diese Strecke ist viel kürzer als beim Menschen, so dass es leicht ist, in einen einzigem Schnitt (wie Fig. 29, *E* zeigt) den ganzen Verlauf jeder einzelnen Faser zu verfolgen. Der mittlere Plexus, d. i. derjenige der horizontalen Fasern ist deshalb bei der Katze nicht so gut characterisirt wie beim Menschen. Diese Fasern erzeugen beim Eintritt in den oberen Rand der dritten Schicht (der Riesenpyramiden) die Endverzweigung, welche viel weniger dicht und compliciert als die entsprechende beim Menschen und aus varikösen Aesten zusammengesetzt ist, die gewöhnlich im spitzen Winkel entspringen und sich über die ganze Schicht der mittelgrossen Pyramiden erstrecken (Fig. 29, *D*). Die obersten Zweige erreichen die unteren Ebenen der Schicht der kleinen Pyramiden, jedoch ohne bis in die oberen oder bis in die plexiforme Schicht vorzudringen (*c*).

Bei Kaninchen, Ratte und Maus wiederholt sich die eben geschilderte Anordnung der sensiblen Fasern, und es bestätigt sich auch, dass die Endverzweigungen ihre grösste Ausdehnung oberhalb der Schicht der grösseren Pyramiden haben.

Ich will daher auf den Verlauf und die Verzweigungen dieser Fasern nicht näher eingehen, zumal ich davon schon in meiner Monographie: Die Zelle — eine hinreichend vollständige Darstellung gegeben habe. Nur einige Daten, die Frucht der jüngsten Untersuchungen, seien hier angefügt.

Zunächst ist anzuführen, dass die in die erste Schicht aufsteigenden Verzweigungen, die wir in unseren der erwähnten Monographie angeschlossenen Zeichnungen darstellten, nicht so zahlreich sind, wie ich damals glaubte, sondern in Wirklichkeit ganz ausnahmsweise vorkommen, so dass sie in einigen gut gefärbten Präparaten von der neugeborenen und 8 Tage alten Maus vollständig fehlen, ebenso wie bei dem einwöchigen Kaninchen und in Präparaten, in welchen die Verzweigungen der Schicht der mittelgrossen Pyramiden perfect gefärbt sind (Fig. 30, *A*).

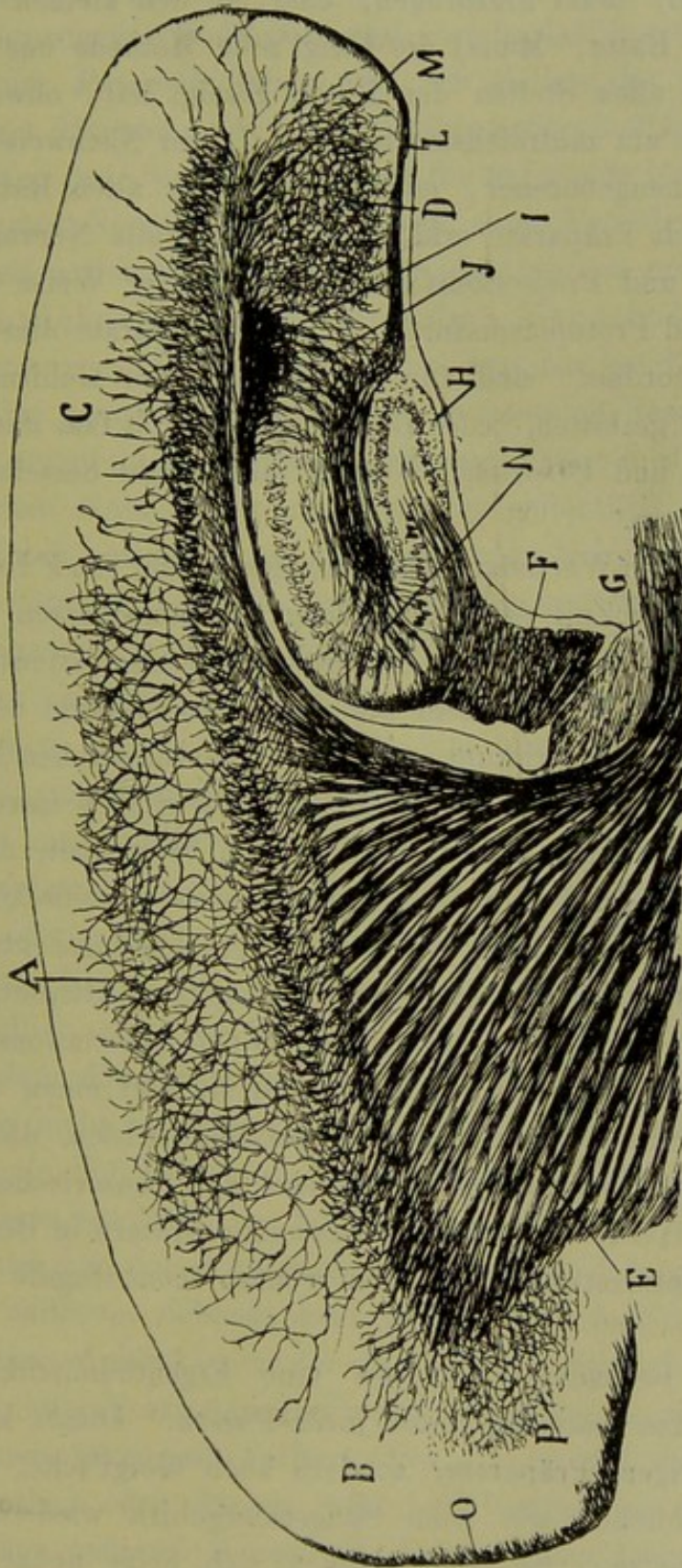
Der zweite Punkt bezieht sich auf den Ursprung der Fasern. Bei der Maus kommen sie bestimmt aus dem Stabkranz, gelangen in die

Ebene der corticalen weissen Substanz, durchziehen diese horizontal über lange Strecken und senden hier einige Aeste ab; schliesslich verlaufen sie aufwärts, um sich wie schon bemerkt, zu verzweigen. Bei der Maus nimmt die gesammte Verzweigung einen im Verhältniss zu der Grösse des Gehirns sehr weiten Raum ein wie man, wenn auch etwas undeutlich, in Fig. 30 sieht.

Der dritte Punkt betrifft die Ausdehnung des im Gehirn von Ratte und Maus von der motorischen Sphäre eingenommenen Bezirks. Diese Untersuchung ist leicht zu bewerkstelligen, wenn, wofür alles zu sprechen scheint, die Lehre von Munk und Flechsig von dem sensibel-motorischen Character der cerebralen Projectionsherde richtig ist. Steht dies fest und erwägen wir, dass, wie früher ausgeführt, die sensiblen Verzweigungen besondere, fastspecifische Eigenthümlichkeiten besitzen, so wird, um obige Bestimmung zu treffen, die Frage zu beantworten sein, welches die Gegend der Rinde ist, in welcher jene sensiblen Verzweigungen vorhanden sind.

Diese Methode, in entsprechender Weise auf die übrigen sensorischen Bezirke der Rinde angewandt, wird uns eine rationelle, anatomisch basirte Trennung der verschiedenen Rindenprovinzen gestatten, zumal da die Art der Verzweigung und der Ort der Verbindung der centripetalen Fasern in jedem Centrum verschieden ist; sie wird ferner für die Beilegung jenes interessanten Streitiges wichtige Punkte liefern, die seit Erscheinen der wichtigen Lehre Flechsigs von den Associations- und Projectionscentren sich entsponnen hat, nämlich: ob bei den glatthirnigen Säugthieren ebenfalls diese beiden Arten von Hirncentren existiren oder ob, wie Flechsig will, diese Thiere nur die phylogenetisch älteren Centren besitzen, d. h. die den Empfindungen und Bewegungen als Substrat dienenden. Die Feststellung und Annahme anderer Principien der Einteilung der Rindencentren ist um so nothwendiger als das namentlich von Flechsig adoptirte (Existenz oder Nichtexistenz von centrifugalen oder Projectionsfasern) Gegenstand einiger begründeter Kritiken gewesen ist. Es ist bekannt, dass verschiedene Autoren, darunter Dejerine⁶¹⁾, Mahann⁶²⁾ und Siemerling⁶³⁾ das Vorhandensein von Projectionsfasern in Gehirnbezirken nachgewiesen haben, welche Flechsig als derselben ermangelnd und deshalb als mit Associationsfunctionen betraut erachtete.

Fig. 30.



Von vorn nach hinten gerichtet, etwas seitlicher Schnitt durch das Gehirn einer wenige Tage alten Maus.

A, sensible Verzweigungen der motorischen Sphäre; B, Stirnpol, frei von sensiblen Fasern; C, hintere Portion der Rinde, deren centripetale Fasern später reifen; D, Plexus der optischen Fasern; E, Corpus striatum; F, Fimbria; H, Fascia dentata; I, dicker Faserstrang, welcher Bündel abgibt, die in der plexiformen Schicht des Ammonshorns (J) sich verzweigen und endigen; L, plexiforme Schicht der inneren Fläche der Hemisphären, von horizontalen Nervenfasern bedeckt; M, optische Bündel; N, aufsteigende Fasern der Schicht der grossen Pyramiden des Ammonshorns.

Ich für meinen Theil, muss hinzufügen, dass bei den kleinen Säugethieren (Kaninchen, Ratte, Maus) die Golgi'sche Methode uns immer Projectionsfasern an allen Stellen der Rinde gezeigt hat, obwohl die motorische Region sie am zahlreichsten besitzt. Dieser Nachweis ist um so leichter als bei neugeborener, oder einige Tage alten Ratte und Maus man gewöhnlich Präparate erhält, in welchen alle Nervenfasern (sensible, sensorielle und Projectionsfasern) in exclusiver Weise gefärbt sind, ohne Zellen und Protoplasmafortsätze. Die Präparate dieser Art, nach Schnittserien geordnet, sind für das Studium der Gehirnbahnen ausgezeichnet, da sie gestatten, jedes Bündel quer durch fast das ganze Gehirn zu verfolgen und Ursprung, Verlauf und Ende desselben mit Sicherheit zu bestimmen.

In Summa: ohne den Werth der Entwicklungsmethode von Flechsig für die Beurtheilung der Zeit der Markbildung zu unterschätzen, glaube ich, dass zur Feststellung der von den sensorischen und Associationscentren besetzten Bezirke man mehr Gewicht auf das Vorhandensein oder den Mangel von aus dem Corpus striatum entspringenden sensorischen Nervenverzweigungen legen muss. So characterisiren sich die Sinnescentren, von Flechsig nicht zweckmässig als Projectionscentren bezeichnet, dadurch, dass an bestimmten Stellen der grauen Substanz gewisse spezifische Plexus centripetaler Fasern enthalten sind, während die Associationscentren das Fehlen solcher Plexus, gewissermassen also ein negatives Attribut, kennzeichnet. Wir wollen damit nicht sagen, dass in den Associationscentren Endplexus überhaupt fehlen, sondern nur, dass sie hier einen anderen Character besitzen und von feineren Fasern gebildet werden, die später gereift erscheinen und wahrscheinlich zu aus den sensorischen oder sensibel-motorischen Herden kommenden Associationsfasern in Beziehung stehen. Die Associationscentren dürften ebenso contrifugale Fasern enthalten.

Wie Flechsig beobachtet hat, ist eine Eigenthümlichkeit der Associationscentren das späte Auftreten ihrer Fasern. Dieses Merkmal zeigen nicht nur Weigert-Präparate, sondern auch Golgi'sche, wie ich sowohl beim menschlichen wie beim Säugethiergehirn wiederholt zu sehen Gelegenheit hatte. So kennzeichnen sich beim neugeborenen Kinde wie bei einigen kleinen Säugethieren (Ratte, Maus und Kaninchen)

die Associationscentren in Golgi-Präparaten durch den fast vollständigen Mangel exogener Endfasern und durch das excessiv embryonale Aussehen der Pyramidenzellen und der Zellen der plexiformen Schicht. In dieser Beziehung ähnelt die Chromsilbermethode sehr der Weigert-Pal'schen, denn sie färbt sehr gut die auf einem bestimmten Reifepunkte angelangten Nervenfasern; d. h. in einer Periode, die von derjenigen sehr weit entfernt, in welcher die Markscheide erscheint.

Ausdehnung der motorischen Zone bei Ratte, Maus und Kaninchen. — Ich bemerkte schon, dass man bei diesen Thieren ziemlich leicht eine complete Färbung der centripetalen Fasern der Empfindungscentren erzielt; doch gelingt es bei keinem Thiere so sicher als bei der wenige Tage alten Maus. Wie aus Fig. 30 ersichtlich, die einen von vorn nach hinten gerichteten ziemlich seitlichen Schnitt aus der Rinde dieses Nagers darstellt, nehmen die sehr starken und gut entwickelten sensiblen Verzweigungen in einem grossen Theil des Gehirns fast zwei Drittel der Wölbung ein (Fig. 30 *A*). Doch gewahrt man zwei von sensiblen Verzweigungen freie Gegenden: die eine oberhalb des Ammonshorns gelegen (*C*), die andere dem Stirnpol entsprechend (*B*). An diesen Stellen bemerkt man Endfibrillen, spärlich, im Allgemeinen sehr fein, aber sehr wenig oder gar nicht verzweigt und mit ganz anderen Merkmalen als die der sensiblen Verzweigung eigenthümlichen. Es ist zweifellos, dass diese Fasern sich in einer frühen Entwicklungsphase befinden.

Endlich giebt es noch unterhalb der Spitze des Stirnlappens und hinter dem Ammonshorn feine, sehr dichte Plexus, die sich mit den sensiblen nicht verwechseln lassen. Der letztere derselben (Fig. 30, *D*) schien mir der Sehregion zu entsprechen, also ein Homologon der in der Fissura calcarina beschriebenen zu sein.

Wenn man statt der Längsschnitte frontale d. h. quere, und hinter dem Corpus callosum ziehende studirt (Fig. 31), so gewinnt man einen sehr instructiven Anblick von der Rinde; man beobachtet, dass der Bezirk der sensiblen Verzweigungen nach innen zu in ziemlicher Entfernung vom Hemisphärenspalt aufhört (Fig. 31, *a*) und dass er nach aussen (*b*) unterbrochen oder dünner wird; es beginnt weiterhin dann ein neuer Plexus von anderem Aussehen, der an seiner Oberfläche sehr dicht ist (*B*). Dieser neue seitliche Plexus, im absteigenden und äusseren Theil

der Rinde gelegen, stellt wahrscheinlich das acustische Centrum dar, das bei der Maus wohl entwickelt ist, wenn auch nicht in dem Masse wie das sensible. Es geht also daraus hervor, dass das motorische Centrum ein von vorn nach hinten verlängertes Feld einnimmt, welches sich über einen grossen Theil der Hirnwölbung erstreckt, aber weder den Stirn- noch den Hinterhauptspol noch auch den Sphenoidallappen oder die innere Fläche des Hemisphärenspalts erreicht. Nach vorn zu nähern sich die motorischen Felder einander sehr, treten aber weder bei Ratte noch bei Maus an die Hemisphären heran; am nächsten kommen sie sich am oberen Rande des letzteren, ohne ihn aber zu erreichen.

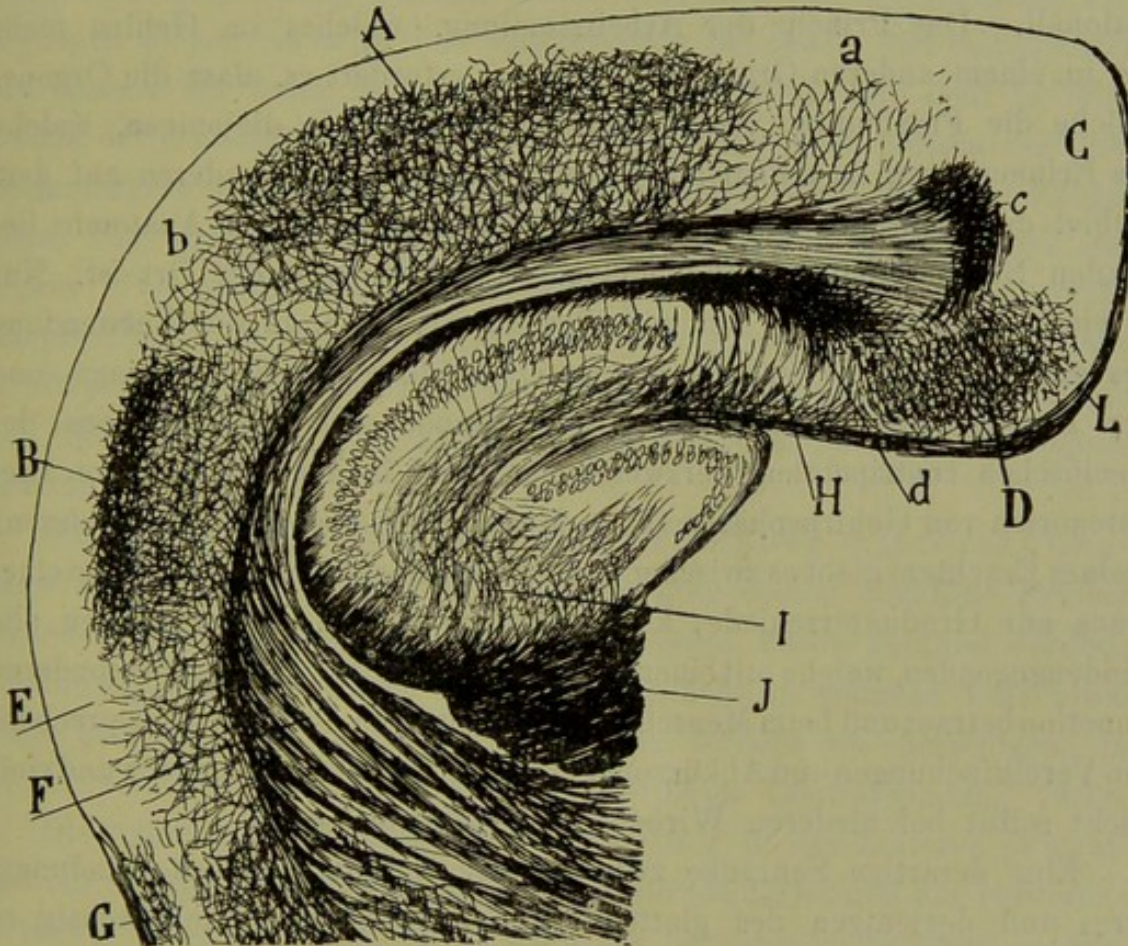
Die gleiche Lage nehmen die sensiblen Centren beim Kaninchen ein, bei welchem die centripetalen Verzweigungen mehr oder weniger über die ganze von den Physiologen für motorisch betrachtete Zone sich erstrecken.

Giebt es bei glatthirnigen Thieren Associationscentren? Wenn man über diesen Punkt nach der anatomischen Regel Flechsig's entscheiden will (Mangel an Projectionsfasern), so dürfte nur eine Stelle der Rinde als Associationscentrum bezeichnet werden. Dies ist die graue Substanz der inneren Fläche der Hemisphären, von der wir niemals Fasern in das Corpus striatum ziehen sehen. Die Mehrzahl der langen Axencylinder dieser Gegend vereinigt sich oberhalb oder seitlich vom Corpus callosum, um ein von vorn nach hinten gerichtetes sehr starkes Bündel zu bilden (Fig. 31, c), welches wir in Schnittserien leicht bis zum Ammonshorn verfolgen konnten, in dessen plexiformer Schicht es sich verzweigt und endigt, nachdem es einen grossen Theil derjenigen Formation gebildet hat, welche die Autoren Längsfasern des Gyrus fornicatus und Forel's fornix longus nennen.

Ziehen wir jedoch das oben auseinandergesetzte Criterium vor (Mangel specifischer, aus dem Stabkranz stammender Verzweigungen), so ist zuzugeben, dass auch das Gehirn der kleinen Säugethiere, wenn auch nur in geringer Ausdehnung und nur rudimentär, einige Associations- oder Denkcentren hat. Characterisirt durch ihre Armuth an Endfibrillen zu einer Zeit, in der die Empfindungsentren starke Fasern und sehr dichte Plexus besitzen, sind diese Bezirke von mir noch nicht vollständig untersucht worden; es war unmöglich, ihre exogenen Fasern

bis in das Corpus striatum zu verfolgen. Gleichwohl möchten wir das glauben (in der Hoffnung, dass es durch weitere Untersuchungen bestätigt wird), dass alle die Rindenstellen, welche in Fig. 31 (von einer wenige Tage alten Maus) frei von wohl ausgebildeten centripetalen

Fig. 31.



Querschnitt des Gehirns einer wenige Tage alten Katze. Der Schnitt verläuft hinter dem Corpus callosum.

A, sensibler Plexus des motorischen Region; B, acustischer Nervenplexus; C, innere Portion der Hemisphären, frei von sensorischen Plexus; D, wahrscheinlich optischer Plexus; E, Zone ohne sensorischen Plexus; F, Corpus striatum; G, Riechgend.

Plexus sind, der associativen und commemorativen Function dienen, nämlich: die graue Substanz der ganzen inneren Fläche der Hemisphären (Fig. 31, C), die Spitze und Unterfläche des Stirnlappen; das obere Feld des Hinterhauptspols (Fig. 30, a); ein kurzes zwischen motorischem, sensiblem und acustischem Feld gelegenes Stück (Fig. 31, b); ein anderes

zwischen diesem und der Riechrinde (Fig. 31, *E*) und noch andere mehr, deren Vollständigkeit an der noch geringen Zahl unserer Untersuchungen scheitert.

Die eben dargestellte Lehre stimmt im Wesentlichen mit derjenigen Flechsig's über die anatomisch-physiologische Dualität der Hirnrinde überein. Dieser Dualismus scheint mir schon a priori ausserordentlich rationell. Das Princip der Arbeitstheilung, welches im Gehirn mehr als in einem anderen Organ walten muss, erfordert es, dass die Organe, welche die Empfindung verarbeiten, andere sind als diejenigen, welche die Erinnerungen zu registriren haben; abgesehen von anderen auf dem Gebiet der menschlichen Physiologie und pathologischen Anatomie liegenden Beweisgründen, auf die einzugehen hier nicht der Ort ist. Nur in einem Punkte weiche ich von Flechsig ab, d. i. in der Verwendung des anatomischen Criteriums zur Unterscheidung der Empfindungs- und der Associationscentren (d. h. des Vorhandenseins oder Fehlens der specifischen centripetalen Verzweigungen) und in der Annahme von zwei Categorien von Gehirnsphären (beim Menschen wie bei allen Säugethieren). Meines Erachtens giebt es zwischen dem Gehirn eines Menschen und dem einer Maus nur Gradunterschiede, keine Artunterschiede. Daher müssen alle Rindengegenden, welche mit einer besonderen Structur und einer besonderen Function betraut und beim Menschen differenzirt sind — mit den entsprechenden Vereinfachungen und Abkürzungen — auch bei den Säugethieren und vielleicht selbst bei niederen Wirbelthieren vertreten sein.

Eine derartige Schranke zwischen der Organisation des Windungshirns und derjenigen des glatten Hirns zu errichten, wie Flechsig es gethan hat, wäre dann berechtigt, wenn die vergleichende Psychologie uns eine gleiche Kluft im Bereich der psychischen Erscheinungen zeigte. Aber wer vermöchte in dem Gehirn der kleinen Säugethiere, dessen Plan, soweit wir ihn kennen, mit demjenigen des Menschenhirns übereinstimmt, weiter nichts als einen Reflexmechanismus, weiter nichts als einen Spielplatz von Empfindungen und Bewegungen zu erblicken? Wer möchte leugnen, dass diese Säugethiere in ihren wohlgeordneten Reactionen nicht bloss von der augenblicklichen Empfindung, sondern auch von der Erinnerung an frühere geleitet werden, d. h. von der Erinnerung an optische, acustische, Tast- und Geruchseindrücke? Und wenn der

Mensch für diese Erinnerungen ein besonders eingerichtetes Registrirorgan hat, warum sollen es nicht auch die niederen Säugethiere besitzen? Ein Organ, welches bei einem Thier mehrere Functionen hat, ist in seiner Structur an diese mehrfache Thätigkeit angepasst. Wenn wir also annehmen, dass die Projectionscentren der kleinen Säugethiere sowohl der Empfindung wie der Vorstellung und den willkürlichen Bewegungen dienen, so wird ihre Organisation bei jenen viel complicirter sein müssen als beim Menschen, wie es sicherlich mit dem Lobulus opticus der Fische, Batrachier und Reptilien der Fall, dessen Bau viel zusammengesetzter ist als derjenige des vorderen Vierhügels der Säugethiere. In diesem letzteren Fall rechtfertigt der doppelte Zweck des Organs (für motorische Reflexe und optische Eindrücke) eine solche Complicirtheit; aber in der Hirnrinde findet das Gegentheil statt, denn die Empfindungscentren der kleinen Säugethiere besitzen eine zwar genau nach demjenigen beim Menschen organisirte, jedoch viel einfachere Structur.

Geflechte centripetaler Fasern in der hinteren Centralwindung. — Die hintere Centralwindung besitzt ebenfalls gewisse Nervenendgeflechte, welche von starken exogenen Fasern gebildet werden; ihre Imprägnirung ist jedoch nur bei einem acht bis vierzehn Tage alten Kinde möglich, d. h. in einer viel späteren Epoche als derjenigen, in welcher sich der sensible Plexus der vorderen Centralwindung färbt.

Die zuleitenden Axencylinder schienen mir in der hinteren Centralwindung im Allgemeinen weniger dick zu sein als diejenigen der vorderen; sie treten in verschiedenen Richtungen aus der weissen Substanz heraus, kreuzen gewöhnlich schräg die 7. und 8. Schicht und spalten sich zuweilen unterhalb der Körner, d. h. in der 6. und 7. Schicht, ohne, wie es in der vorderen Centralwindung der Fall, ein wohl ausgeprägtes Band horizontaler Fasern zu bilden; schliesslich lösen sie sich in eine sehr dichte Verzweigung von zarten Aestchen auf, deren gegenseitige Kreuzung einen horizontalen Plexus oder Streifen darstellt, der in den mittleren Regionen der Rinde localisirt ist; doch erstrecken sich einige Aestchen auch über denselben hinaus. Die genauere Lagebestimmung dieses Plexus ist nicht leicht, weil, wie es bei Golgipräparaten oft der Fall, bei gut gelungener Färbung der centripetalen Endverzweigungen

die Zellen sich wenig oder gar nicht färben und die Zellschicht sich nicht feststellen lässt, welchen jene Verzweigungen entsprechen. Gleichwohl hat mich der Vergleich eines Golgi-Präparats und eines aus demselben Stück gefertigten Nissl-Präparats dahin geführt, den dichtesten Theil dieses Plexus in die fünfte oder Körnerschicht zu verlegen, d. h. unterhalb der oberflächlichen grossen Pyramiden. Die obersten Aestchen gehen nicht über die mittelgrossen Pyramiden hinaus.

Die Bedeutung dieses Plexus, den ich, wenngleich weniger vollkommen gefärbt, auch in den Associationsgegenden angetroffen habe, ist nicht bekannt; seine Lage und sein im Vergleich mit dem der vorderen Centralwindung etwas eigenthümliches Aussehen hindern mich, ihm ohne Reserve einen sensiblen Charakter zuzuschreiben.

Als ich meine Abhandlung über die Sehrinde niederschrieb, war ich bereits mit der Untersuchung der motorischen Rinde und zwar speciell mit derjenigen der hinteren Centralwindung befasst. Gerade an letzterer beobachtete ich zum ersten Mal den Nervenplexus der exogenen Fasern und da ich damals glaubte, dass die motorische Rinde einen einheitlichen Bau habe, setzte ich sein Vorhandensein bei der vorderen Centralwindung ohne weiteres voraus. Später, als ich die sensiblen Plexus dieses Gebiets entdeckte und mich vergewisserte, dass ihr hauptsächlichlicher Sitz der Verzweigung die Schicht der mittelgrossen Pyramiden ist, musste ich diese Verallgemeinerung einschränken, denn unter dem Gesichtspunkt der Anordnung und Localisirung dieser Plexus verhalten sich jene beiden Windungen verschieden. Die früheren hierauf bezüglichen Angaben in diesen Studien, Heft I, S. 74 und in meinen an der Universität zu Clark 1899 gehaltenen Vorträgen gelten also nur für die hintere Centralwindung.

Balkenfasern. Entgegen der schon von Hamilton geäusserten, aber von verschiedenen Autoren widerlegten Ansicht, wonach der Balken von gekreuzten Projektionsfasern gebildet sein sollte, nimmt man heute allgemein an, dass diese Commissur ein System horizontaler, der Verbindung gleichliegender Punkte der Rinde dienender Leitungsbahnen darstellt.

Es ist daher Grund anzunehmen, dass die motorischen Centren des Gehirns ein besonderes System von Balkenfasern haben, welches das

functionelle Zusammenwirken beider Hemisphären und vielleicht auch die Aufspeicherung eines Theils der Residuen der auf der einen Hemisphäre entstandenen Tast-, Wärme- und Schmerzempfindungen auf der anderen ermöglicht⁶⁴).

Aber zwischen der anatomischen Beobachtung und dem Punkte, wo diese Annahmen Bestätigung finden, liegen noch so viele Schwierigkeiten, dass die Lösung des Problems fast unmöglich erscheint, zumal bei der menschlichen Hirnrinde, in der es bisher niemals gelang, den Verlauf einer Balkenfaser vollständig zu verfolgen, ebensowenig wie sich nach Aussehen oder Vertheilungsweise in der grauen Substanz die Commissuralfaser von derjenigen der Association unterscheiden liess. Hier ist unser Wissen in tiefes Dunkel gehüllt und werden vielleicht erst die anatomisch-pathologischen Methoden, verbunden mit der Färbung der Fasern, Licht schaffen.

Bei den kleinen Säugethiere, bei denen wir diese Frage besonders eingehend studirt haben, sind diese Schwierigkeiten weniger gross, dank der Kürze der Entfernungen, wie auch in Folge des glücklichen Zufalls, dass bei Golgi-Präparaten sich nicht selten die Balkenfasern fast exclusiv färben. Doch vermochte ich auch so nur unvollkommen Ursprung und Endigung dieser Leitungsbahnen festzustellen. Jedenfalls bilden die nachfolgenden Beobachtungen eine Bestätigung und Erweiterung meiner diesbezüglichen Veröffentlichungen aus dem Jahre 1891⁶⁵):

In Querschnitten aus dem Gehirn einer Maus und Ratte von vier bis zu acht Tagen erscheint der Balken vollständig entwickelt; man erkennt in ihm zwei Schichten von Fasern, welche, wenn auch in ihrem Verlauf innig mit einander verschmolzen, verschiedenen Ursprung haben, eine oberflächliche und eine tiefe Schicht. Die oberflächliche, zuweilen ausschliesslich gefärbt (was vielleicht für eine frühere Entwicklung spricht), kommt aus der motorischen Gegend, besonders aus der oberen und mittleren Parthie, steigt in das Niveau des Balkens hinab, wobei einige ihre inneren Fasern durch die mehr seitlichen Bündel des grossen bogenförmigen antero-posterioren Strangs der weissen Substanz (Längsfasern des Gyrus fornicatus und Fornix longus) ziehen, wendet sich unter dieser Formation horizontal und gelangt auf die andere Seite, vor dem Eintritt in die entgegengesetzte motorische Rinde wiederum in

verschiedenen Richtungen Curven beschreibend. Die Balkenfasern sind an der Uebergangsstelle der inneren oder interhemisphärischen Rinde in die äussere zahlreicher, was vielleicht die einfache Folge der hier bestehenden grösseren Dicke der grauen Substanz ist. Sonderbar ist auch die Thatsache, dass die Rinde des Hemisphärenspalts und die graue Substanz der Lancisius'schen Nerven keine Balkenfasern oder wenigstens, wenn solche vorhanden sein sollten, in sehr geringer Zahl besitzen.

Die tiefe Schicht der Balkenfasern, unter der vorstehend beschriebenen gelegen, besteht aus Fasern, welche aus mehr seitlichen Gegenden der Rinde, vielleicht aus der acustischen und ihrer Uebergangszone in die motorische stammen.

Untersucht man genauer die Fasern der oberflächlichen Schicht (intermotorische Fasern) in ihrem Lauf durch die graue Substanz beider Seiten, so findet man, dass ihr Kaliber im Vergleich zu den Axencylindern der grossen und mittelgrossen Pyramiden sehr zart ist und sie sich oft zu verticalen Bündeln anordnen, deren Fäden progressiv in den verschiedenen Rindenebenen aufhören, speziell aber oberhalb der Schicht der grossen Pyramiden; an diesem Punkte wird die Imprägnirung fast immer unterbrochen, nur in einzelnen Fällen gelingt es, einige Balkenfasern bis in die Schicht der kleinen Pyramiden zu verfolgen. Niemals sah ich sie in die Molekularschicht eintreten. Die grosse Mehrzahl dieser Fasern bleibt in ihren ganzen Verlauf eingetheilt und giebt weder an die graue, noch an die weisse Substanz Aeste ab.

Wie ich aber in einer anderen Arbeit⁶⁶⁾ bemerkte, spalten sich gleichwohl einige Balkenfasern oder senden vor dem Eintritt in die entgegengesetzte motorische Gegend Collateralen aus, woraus sich also ergibt, dass diese Fasern mit zwei oder mehr verschiedenen Stellen des entgegengesetzten motorischen Centrums, oder vielleicht mit letzterem und anderen, sensorischen oder associativen, Centren, Verbindung haben müssen. Diese Anordnung ist jedenfalls nicht so häufig, als ich anfangs geglaubt habe.

In erster Linie kann man also als feststehend betrachten: die Betheiligung des Balkens bei dem Aufbau der motorischen Gegend. Und diese Betheiligung entspricht einem allgemeinen anatomischen Gesetz, denn nach unseren Beobachtungen treten die Balkenfasern zum

Theil auch in die acustischen Gegenden ein und Jedermann weiss, dass die vordere Commissur hauptsächlich eine Verbindung der beiden Riechcentren (bulbäre und sphenoidale), die Lyra (Psalterium) eine solche zwischen den beiden Ammonshörnern darstellt⁶⁷). Wir können daher ohne Bedenken als sicher annehmen, dass zwischen den Sinnessphären der einen und denen der anderen Hemisphäre quere Verbindungsbahnen bestehen, wenn wir auch zur Zeit nicht zu bestimmen vermögen, ob diese Verbindung sich nur auf isodynamische oder auch auf heterodynamische Gruppen der Pyramiden homonymer Regionen erstreckt.

Sind die Balkenfasern Collateralen von Axencylindern oder sind sie directe Axencylinder? Nach meinem Dafürhalten besteht das Corpus callosum, wie ich in einer schon mehrfach citirten Arbeit erwähnte, aus zwei Categorien von Fasern. Dass in den Balken Collateralen von Axencylindern, sei es der Projection oder der Association, eintreten, kann man annehmen, wenn man oft die Collateralen sieht, welche einige dieser Axencylinder, in der Ebene des Balkens angelangt, den Fasern des Letzteren einverleiben, denen sie in Umfang, Verlauf und Richtung gleichen. Trotzdem kann man nicht mit Bestimmtheit behaupten, dass diese Collateralen die Mittellinie erreichen und genuine Commissurenfasern darstellen, weil die Länge des Verlaufs unangenehmer Weise die gänzliche Verfolgung desselben verhindert. Es bleibt also noch durch die Untersuchung nachzuweisen, ob diese Collateralbahnen an dem Aufbau des Balkens Theil nehmen.

Viel bedeutender scheint mir das Contingent der directen Axencylinder. Wie ich selbst beobachtet und Kölliker⁶⁸) bestätigt hat, geht die grosse Mehrzahl der Balkenfasern aus den kleinen Zellen der Rinde hervor und besonders aus den kleinen und mittelgrossen Pyramiden.

In der That, verfolgt man eine Zahl dieser Fasern nach oben, so bemerkt man zuweilen, dass sie an Kaliber zunehmen und mit einem dicken Stiel enden, der das Aussehen des Anfangsstücks eines Axencylinders hat. Endlich habe ich in einigen Fällen den Zusammenhang dieser Axencylinder mit wirklichen Pyramiden gesehen. Uebrigens erklärt sich das Fehlen von Collateralen im Anfangstheil dieser Fasern — ein Umstand, der Zweifel erregen könnte, — dadurch dass zu der Zeit, in welcher diese Fäden sich leicht mit Chromsilber imprägniren (vier bis

zehn Tage alte Maus), die Axencylinder der mittelgrossen und kleinen Pyramiden und polymorphen Zellen noch nicht die genannten Collateralen ausgestreckt haben.

Eine noch schwierigere Aufgabe ist es, in diesen Rindenpräparaten zu bestimmen, welches die Balkenendfaser, welches die Ursprungsfaser ist. Bei der viertägigen Maus und dem achttägigen Kaninchen ist es zuweilen möglich, diese Endfasern an ihrer Feinheit zu erkennen, die erheblicher ist als diejenige der Ursprungsfaser, an ihrem varikösen Aussehen und der Anwesenheit einzelner Bifurcationen. Indess spalten sich die meisten dieser Balkenendfasern nicht, sondern enden bald schräg, bald aufsteigend verlaufend, mit freien Varikositäten. Uebrigens wäre es sehr gewagt zu behaupten, dass bei der ausgewachsenen Maus sich die Balkenendfasern in gleicher Weise verhalten; es könnte im Gegentheil im Laufe der Entwicklung eine mehr weniger verzweigte Endverzweigung Platz greifen.

Es existirt indes noch eine anatomische Thatsache, durch die es sehr wahrscheinlich wird, dass die Balkenendfasern, selbst nach Ablauf der Entwicklung, keine reichen Verzweigungen besitzen, nämlich die Thatsache, dass alle Axencylinder oder feinen Collateralen des Gehirns wie des Rückenmarks entweder keine oder nur eine sehr geringe Verzweigung haben. (Beispiel: Körner des Kleinhirns, der Fascia dentata, kleine Zellen des Ganglion habenulae u. s. w.) Wir müssen jedoch gestehen, dass dieser Punkt noch weiterer und eingehenderer Untersuchungen bedarf.

Soweit das Corpus callosum der kleinen Thiere. Natürlich ist anzunehmen, dass die motorische Sphäre beim Menschen ebenfalls Balkenfasern besitzt und zwar mehr als die Maus. Welche aber von den Fasern, welche die Glogi'sche Methode in der menschlichen Hirnrinde zu Tage fördert, sind die Balkenfasern? Wir haben schon gesagt, dass sich über den Ursprung der exogenen Endfasern in dieser Rinde nur Vermuthungen aussprechen lassen. Denn nur als eine solche kann unsere Behauptung betrachtet werden, dass die Balkenendfasern gewissen feinen, wenig verzweigten Fasern entsprechen, welche sich sowohl in der weissen Substanz wie in der zweiten und dritten Schicht der motorischen Rinde befinden.

Studirt man die Nervenfasern in der Axe der vorderen Centralwindung, so bemerkt man alsbald, dass neben dicken und mitteldicken, bald endogenen, bald sensiblen Fasern noch einige auffallend zarte existiren, welche namentlich in der Nähe der grauen Substanz hier und da gespalten sind. Die dabei entstehenden Aeste theilen sich mitunter nochmals und gelangen in ganz verschiedenen Richtungen und Stellen der Windung in die darüber gelegene graue Substanz. Das fernere Verhalten dieser feinen Zweige entzog sich stets unserer Beobachtung.

Diese Thatsache muss mit einer anderen in Zusammenhang gebracht werden, die wir im Laufe dieser Arbeit noch nicht erwähnt haben.

Es ist dies die Existenz eines ausserordentlich reichhaltigen Fibrillärplexus an gewissen Präparaten der motorischen Rinde des 15tägigen bis einmonatigen Kindes und zwar im Niveau der Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. Eigenthümlich ist an diesem Plexus die vorwiegend verticale Richtung seiner Fasern, die geringe Zahl der Verzweigungen der letzteren und die extreme Zartheit ihres Kalibers, das gewöhnlich nicht mehr als $0,2 \mu$ beträgt und zur genauen Beobachtung die Anwendung des Objectivs 1,30 von Zeiss erfordert.

Einige Fasern bilden verticale Bündel, andere verlaufen vereinzelt und wieder andere kreuzen schräg oder in anderen Richtungen die Schäfte der Pyramiden. Die obersten Fibrillen gelangen in die plexiforme Schicht, in der sie sich zuweilen spalten; solche sind aber selten; die Mehrzahl endet vielmehr in verschiedenen Ebenen der zweiten Schicht, d. h. der kleinen Pyramiden. Verfolgt man diese Fasern in die Tiefe, so sieht man sie in der Nähe der Schicht der Riesenpyramiden statt des verticalen einen gewundenen Verlauf einschlagen, worauf sie sich der ferneren Beobachtung entziehen.

Es war unmöglich, sie bis in die weisse Substanz zu verfolgen oder ihre Verbindung mit den zahlreichen kurzen, in der zweiten, dritten und vierten Schicht verzweigten Axencylindern nachzuweisen. Die Fasern, welche ihnen am meisten ähneln, sind diejenigen, welche die verticalen Bündel der Verzweigung der doppeltgebüschelten Zellen bilden; jedoch unterscheiden sie sich durch die geringe Zahl oder das Fehlen ihrer Verzweigungen auf den ersten Blick von den letzteren.

Könnten nun diese Fasern, deren Ursprung so rätselhaft ist, nicht

die Endigung von Balkenfasern darstellen? Die Beantwortung dieser Frage muss der Zukunft vorbehalten bleiben. Für jetzt genüge es zu bemerken, dass in den oberflächlicheren Schichten der motorischen Rinde zahlreiche feine Nervenfasern sich befinden, die sich dem Anschein nach weder in die Collateralen der Pyramiden noch in die Verzweigungen der Zellen mit kurzem Axencylinder, noch in die sensiblen Verzweigungen fortsetzen und die, per exclusionem zu urtheilen, sehr wohl Endäste von Balkenfasern sein könnten. Es ist klar, dass kein gewichtiger Grund vorliegt, andere Ursprünge auszuschliessen, z. B. ihre Eigenschaft von Associationsfasern in Abrede zu stellen, bei denen, wie wir an anderer Stelle erwähnten, ebenfalls Collateralzweige von gleicher Dicke wie die der Balkenfasern vorkommen.

Associationsfasern. In der motorischen Gegend des Menschen haben wir uns vergeblich bemüht, an besonderen Merkmalen oder an einer besonderen Verbindungsart exogene Associationsfasern nachzuweisen. Wir müssen indes annehmen, dass sie existiren, ja vielleicht sehr zahlreich sind und aus verschiedenen Associationscentren sowie aus anderen sensorischen Sphären stammen.

Bei der Maus waltet über das Vorhandensein dieser Fasern kein Zweifel ob, wengleich sie viel spärlicher sind als man annehmen könnte. In der That sind die meisten der bei diesem Thier in die motorische Sphäre eintretenden Fasern Balken- oder sensible Fasern; jedoch trifft man namentlich in Längsschnitten des Gehirns einer vier- bis fünfzehntägigen Maus einige sehr lange von vorn nach hinten ziehende Associationsfasern, die um so zahlreicher, je näher die Schnitte dem Bereich des bogenförmigen Bündels liegen. Diese Fasern erscheinen über die tiefen zwei Drittel der motorischen Rinde zerstreut, senden einige aufsteigende oder schräge Collateralen aus und vertheilen sich in den verschiedenen Parthien derselben. Ihre Herkunft ist noch zweifelhaft; einige lassen sich nach vorne bis in einen in der Stirngegend vor dem Corpus callosum gelegenen Zellhaufen verfolgen.

Das bogenförmige Bündel ist ohne Zweifel die wichtigste Associationsbahn des Gehirns der Nagethiere. Jedoch besitzen die meisten seiner Fasern keine Verbindung mit der motorischen Rinde, indem sie ein Verbindungssystem zwischen dem Ammonshorn und der grauen Substanz

des Hemisphärenspalts darstellen. Ein Zusammenhang mit der motorischen Sphäre könnte nur durch die äusserste Portion des erwähnten Bündels stattfinden. Wir wollen uns aber in einer anderen Arbeit bei dem Studium der Riechrinde eingehender mit den wahrscheinlichen Verbindungen der grossen von vorn nach hinten ziehenden Associationsbahn der kleinen Säugethiere beschäftigen.

Collateralen der weissen Substanz. Nach Analogie des Verhaltens der weissen Substanz des Rückenmarks, des verlängerten Marks und der Brücke ist es wahrscheinlich, dass diejenige des Rückenmarks ebenfalls Collateralen besitzt, die sich in der darüber gelegenen grauen Substanz verzweigen. Positiv ist dies der Fall im Gehirn der kleinen Säugethiere, wo alle Associationsbündel Collateralfasern, wenn auch nur wenige, aussenden. Besonders deutlich sind sie in der weissen Substanz des bogenförmigen Bündels, in den Lancisius'schen Nerven, der weissen Rinde des Ammonshorns etc. Die des bogenförmigen Bündels lassen sich bis in die Molekularschicht verfolgen.

Im menschlichen Gehirn und speziell in der weissen Substanz der Windungen sind die Collateralen wenig zahlreich und bei den vorhandenen lässt es sich schwer bestimmen, ob sie zu Associations-, zu exogenen oder zu sensiblen Endfasern oder zu den Axencylindern der in der darüber befindlichen Rinde gelegenen Pyramiden gehören.

Bei meinen Studien der Rinde der Nager habe ich jedoch den persönlichen Eindruck gewonnen, dass die meisten der aus der weissen Substanz hervorgehenden Collateralen aus Associationsfasern stammen; die Projections-Axencylinder, die Balken- und die sensiblen Fasern senden sehr selten Collateralen aus; wenn sie sich in der weissen Substanz verzweigen, so geschieht dies gewöhnlich unter der Form der Bifurcation.

Endogene Fasern. — Lange Axencylinder. Es sind dies die Axencylinder der kleinen, mittelgrossen und grossen Pyramiden, der Körner und der Spindel- und polymorphen Zellen. Bekanntlich bilden dieselben verticale Bündelchen, welche im Niveau der Schicht der mittelgrossen Pyramiden mit einer geringen Zahl von unter sich nicht sehr benachbarter Fasern beginnen und sich unter Einverleibung neuer Axencylinder allmählich vergrössern, bis sie die weisse Substanz erreichen, in welcher sie sich verlieren.

Von den aus diesen Axencylindern während der Kreuzung der grauen Substanz entspringenden Collateralen ebenso wie von den Geflechten, welche sie in der ganzen Rinde bilden, haben wir schon gesprochen. Hier wollen wir nur hinzufügen, dass beim Menschen diese Collateralen eine enorme Länge erreichen können und auf kurze wie lange Strecken ein Associationssystem zwischen Pyramiden derselben oder benachbarter concentrischer Schichten bilden. Die Mehrzahl der Fasern der inter-radiären Plexus ist nichts Anderes als Collateralen der Pyramiden-Axencylinder. Es ist überflüssig zu bemerken, dass alle diese Collateralen an ihrem Anfangstheil und an den starken Zweigen eine Markscheide besitzen, während ihre letzten varikösen Aestchen davon frei sind.

In der weissen Substanz angelangt, setzten sich die meisten Axencylinder in eine einzige Nervenfasern fort. Die Bifurcationen, welche im Gehirn der kleinen Säugethiere relativ zahlreich erscheinen, sind in der menschlichen Bewegungsrinde spärlich. Bis jetzt vermochte ich sie nur bei einigen wenigen aus Pyramiden- oder Spindelzellen der siebenten und achten Schicht stammenden Axencylindern nachzuweisen. Die Spaltung hat oft Y- oder T-Form. Nicht selten bemerkt man, dass der eine Ast zarter ist als der andere. Zuweilen wechselt der dünnere Ast, nachdem er in entgegengesetzter Richtung verlaufen ist, seine Ebene und wendet sich tiefer als der andere. Diese zarten Aeste ziehen wahrscheinlich nach anderen Radien der Windung, weshalb man sie für Associationsfasern halten muss, obgleich sich über ihr definitives Verhalten nichts Sicheres aussagen lässt.

Die verhältnissmässig geringe Zahl der Theilungen der endogenen Axencylinder in der weissen Substanz beim Menschen rührt vielleicht von rein technischen Schwierigkeiten her, z. B. von der Unmöglichkeit, ihren ganzen sehr langen Verlauf quer durch die weisse Substanz zu verfolgen. Zufolge der Schmalheit des Bandes von weisser Substanz, welches die graue Rinde vom Corpus striatum oder dem Seitenventrikel trennt, sind die Bifurcationen und Associationcollateralen bei Maus und Ratte gezwungen, sich auf einen engen Raum zu concentriren, wodurch die Untersuchung sehr erleichtert wird; beim Menschen aber können sich diese Spaltungen über den ganzen Bereich der weissen Substanz erstrecken und, gemäss dem Gesetz von der Ersparniss der Materie,

sich an günstigen und für jede Faser verschiedenen Punkten vollziehen. Es wäre daher zu viel verlangt, unter diesem Gesichtspunkte eine vollständige Untersuchung der weissen Substanz mit der Golgi'schen und Ehrlich'schen Methode zu liefern.

Was das Katzengehirn anlangt, so habe ich dasselbe zum Theil mit der Ehrlich'schen Methode⁶⁹⁾ durchforscht und mich überzeugt, dass die Theilungen und Collateralen nur in der Nähe der grauen Substanz existiren und nicht in der Axe der Windungen und rund ausserhalb derselben. Wir wollen jedoch eine Fehlerquelle nicht verschweigen, die es nicht immer gelang zu vermeiden: die Möglichkeit, eine Dichotomie einer zuleitenden sensiblen Faser für die Theilung einer endogenen oder Projectionsfaser zu halten.

Verzweigungen der Zellen mit kurzem Axencylinder. — Es war von ihnen schon bei den entsprechenden Schichten des motorischen Gehirns die Rede. Die von ihnen gebildeten Geflechte sind nicht nur in letzterem, sondern in der ganzen menschlichen Rinde ausserordentlich dicht und reichhaltig und bilden ohne Zweifel eines der charakteristischen anatomischen Merkmale derselben und den Beweis der höheren Organisation des menschlichen Gehirns. Leider ist ein systematisches Studium dieser Verzweigungen fast unmöglich wegen der Zartheit, Complicirtheit und Diffusion derselben, wegen des Fehlens einer den Schichten entsprechenden Begrenzung und wegen der nur ausnahmsweisen Möglichkeit, die Zellen zu bestimmen, mit denen sie in Verbindung stehen.

Hier lässt sich nur sagen, dass alle Schichten der Rinde reich an Nervengeflechten sind, welche von Zellen mit kurzem Axencylinder gebildet werden, besonders aber die Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden, und dass gewöhnlich die gedrängten und feinen Verzweigungen, welche aus kleinen oder mittelgrossen Elementen hervorgehen, zu den Körpern und dem Anfangstheil des Schafts der Pyramiden in Beziehung treten, während die weitmaschigen, langzweigigen Verästelungen, die aus grossen Elementen stammen, mit den Dendriten und Schäften der Pyramiden in gekreuzten, schrägen oder parallelen Contact sich begeben. Es giebt aber Ausnahmen von dieser Regel, die mir auch auf die Zellen mit kurzem Axencylinder der ersten oder plexiformen nicht in vollem Umfang anwendbar scheint.

Eine andere nicht zu bezweifelnde Thatsache ist das Fehlen von Mark bei den Endverzweigungen der kurzen Axencylinder. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man Golgi- und Weigert-Präparate vergleicht. Bei letzteren entsprechen die meisten der feinen, markhaltigen, schräg oder horizontal zwischen den Radien der Projektionsaxencylinder und in der zweiten und dritten Schicht verlaufenden Fasern, theils sensiblen oder Balkenverzweigungen, theils Collateralen der Pyramidenaxencylinder. Die Martinotti'schen Axencylinder und diejenigen der horizontalen Zellen der ersten Schicht müssen von diesem Gesichtspunkte aus für lange Axencylinder gelten, da sie mit einer Markscheide versehen sind.

SCHLUSSSÄTZE.

Wenngleich die vorstehenden mühevollen Untersuchungen über die motorische Rinde noch längst nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, so lassen sich doch daraus bereits einige allgemeine Schlussfolgerungen ziehen, deren wichtigsten die folgenden sein dürften:

1. Die vordere Centralwindung und der hintere Theil der ersten und zweiten Stirnwindung besitzen eine von derjenigen der anderen Rindengebenden verschiedene Struktur; die Besonderheit derselben besteht: in dem Fehlen einer deutlich differencirten Körnerschicht (die Körner sind ober- und unterhalb der vierten Schicht zerstreut), in der enormen Dicke der Schichten der mittelgrossen und oberflächlichen grossen Pyramiden und in dem Vorhandensein eines specifischen Nervenplexus, der aus starken exogenen Fasern besteht und im Niveau der mittelgrossen Pyramiden liegt.

2. Die hintere Centralwindung ähnelt, wenigstens in einem grossen Theil ihrer Ausdehnung, der Associationsrinde, da sie eine wohlbegrenzte Körnerschicht enthält, eine sehr geringe Schicht von mittelgrossen und oberflächlichen grossen Pyramiden und einen specifischen exogenen Nervenplexus, der hier einen anderen Platz einnimmt als in der Rinde der vorderen Centralwindung. Daraus lässt sich folgern entweder, dass die hintere Centralwindung ein besonderes motorisches Centrum darstellt, das wegen seiner besonderen Funktion eine von dem vorderen verschiedene Struktur erfordert hat, oder dass die motorische Bedeutung, die

man ihm zuschreibt, fraglich ist, da wenigstens in einem grossen Theile desselben die Characteristica der Associationsrinde überwiegen. Im letzteren Falle könnte man annehmen, dass es ein Centrum ideomotorischer Association darstellt, dessen Erregung wegen der Nähe der sensorischen und sensibel-motorischen Sphären in bestimmten Muskelgruppen Bewegungen hervorruft, ebenso wie sie bei directem Reiz der prärolandischen Gegenden entstehen.

3. Die motorische Rinde sendet aus und empfängt Balkenfasern; sie empfängt vielleicht auch Bahnen aus anderen Gehirnterritorien und schickt ihrerseits dorthin Nervenfasern, die wahrscheinlich in besonderen, gegenwärtig noch unbekanntem Associationscentren enden.

4. Wie es bei der Sehrinde der Fall, so besitzt die motorische Rinde allgemeine Factoren, (plexiforme Schicht, Schicht der mittelgrossen und kleinen Pyramiden etc.) und specifische Factoren, an denen man sie erkennt; letztere sind der sensible Plexus der dritten Schicht und die Form und bedeutende Zahl der Riesenpyramiden.

5. Da die mittelgrossen Pyramiden der Ort sind, an dem sich speciell die sensiblen Fasern vertheilen, so lässt sich vermuthen, dass diese Zellen das Substrat der Tast-, Schmerz- und Temperaturempfindung und den Ausgangspunct derjenigen Fasern bilden, welche bestimmt sind Residuen und Erinnerungen dieser Empfindungen an andere Stellen des Gehirns zu leiten.

6. Obgleich es unmöglich ist, die wahre Rolle, die den verschiedenen Arten von Pyramiden zukommt, zu bestimmen, so ergibt sich doch aus unseren Untersuchungen die hinreichend plausible Hypothese, dass die Pyramidenbahn aus den Riesenpyramiden und aus nicht wenigen der mittelgrossen Pyramiden stammt, während die Balkenbahn ihren hauptsächlichsten, wenn nicht ausschliesslichen Ursprung in den kleinen Pyramiden und vielleicht auch in den polymorphen Zellen nimmt.

Literaturverzeichnis.

- 1) Th. Meynert: Stricker's Handbuch. — Vom Gehirne der Säugethiere, p. 704.
- 2) Betz: Ueber die feinere Structur der menschlichen Gehirnrinde, Centralblatt f. die med. Wissensch., n. 11, 12, u. 13, 1881.
- 3) Bevan Lewis: Researches on the comparative structure of the Cortex cerebri. Phys. Trans., 1880.
— Bevan Lewis y Clarke: The cortical lamination of the motor area of the brain. Proceedings of the Royal Society., vol. 28.
- 4) Golgi: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886.
- 5) S. Ramón Cajal: Textura de las circunvoluciones cerebrales en los maníferos inferiores. Diciembre 1890. Barcelona.
— Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Diciembre 1890.
— Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, t. VII, 1891.
- 6) Retzius: Biol. Unters. N. F., Bd. V, 1893, u. Bd. VI, 1894.
- 7) Karl Schaffer: Zur feineren Structur der Hirnrinde und über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze, Arch. f. mikros. Anat., Bd. 48, Heft IV, 1897.
- 8) Bevan Lewis: The structure of the first or outermost Layer of the cerebral Cortex. Edinburg. Medical Journ. June, 1897.
- 9) E. Veratti: Ueber einige Structureigenthümlichkeiten der Hirnrinde bei den Säugethieren. Anat. Anzeiger n. 0 14, 1897.
- 10) A. Schaffer: The spinal Cord and Brain. Vol. III, parte 1a. Quain's Elements of Anatomy, 10 ed. 1893.
- 11) Hammarberg: Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, &. Publicirt von Dr. S. E. Henschen, Upsala, 1895.
- 12) A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. 6 Auf. Bd. II. 1896.
- 13) Edinger: Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, &, 6 Auf. Leipzig, 1899.

- 14) Schlapp: Der Zellenbau der Grosshirnrinde des Affen. Arch. f. Psychiatrie. Bd. 30, 1897.
- 15) Tuczek: Ueber die Anordnung der markhaltigen Nervenfasern in der Grosshirnrinde. Neurolog. Centralbl., 1882.
- 16) Zacher: Ueber das Verhalten der markhaltigen Nervenfasern in der Hirnrinde bei der Progressiven Paralyse Arch. f. Psych. u. Nervenkrkhten, 1887.
- 17) Bechterew: Zur Frage über die äusseren Associationsfasern der Hirnrinde. Neurol. Centralbl., 1891.
- 18) Vulpius: Ueber die Entwicklung und Ausbreitung der Tangentialfasern in der menschlichen Grosshirnrinde während verschiedener Altersperioden. Arch. f. Psych. u. Nervenkr., 1892.
- 19) Kaes: Beiträge z. Kenntniss des Reichthums der Grosshirnrinde des Menschen an markhaltigen Nervenfasern. Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkr. H. 3. 1893.
- 20) Botazzi: Intorno alla corteccia cerebrale, espezialmente intorno alle fibre nervose intracorticali dei vertebrati, 1893.
- 21) Nissl: Allgem. Zeitschr. f. Psych. Bd. 50.
— Neurolog. Centralbl., n^o 2, u. 3, 1895.
- 22) Azoulay: Siche Déjerine: Anatomie des centres nerveux, Band I, 1895. (Figura 338, gezeichnet von Dr. Azoulay.)
- 23) Van Gehuchten: Anatomie du système nerveux de l'homme, &. 3. edition. 1 vol, 1899.
- 24) Flechsig: Gehirn und Seele. 1896. Leipzig. — Die Localisation der geistigen Vorgänge, insbesondere der Sinnesempfindungen des Menschen. Leipzig, 1896.
- 25) Siemerling: Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Localisation. (Versammlung des Vereins der deutsch. Irrenärzte zu Bonn, 17. September 1898.)
- 26) Ballet u. Faure: Atrophie des grandes cellules pyramidales dans la zone motrice de l'écorce cérébrale. Société med. des hôpitaux, 30. Mars 1899.
- 27) Dotto u. Pusatteri: Rivista di patol. nervosa e mentale. N^o 1, 1897.
- 28) Marinesco: Sur les alterations des grandes cellules pyramidales consecutives aux lésions de la capsule interne. Revue neurologique, 1899.
- 29) E. Lugaro: Genesi delle circunvoluzioni cerebrali e cerebellari. Rivista di pat. ner. e ment. Vol. II, 1897.
- 30) S. Ramón Cajal: Estructura del protoplasma nervioso. Rev. trim. microgr., tomo I, 1896.
- 31) Andriezen: British medical Journal. July, 1883.
- 32) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, 1. Aufl., 1852.
- 33) Exner: Zur Kenntniss vom feineren Bau der Grosshirnrinde. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1881.
- 34) Martinotti: Beitrag zum Studium der Hirnrinde etc., Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII, 1890.

35) Hill: The Chrome Silver Method., Presidential Address to the Neurological Society. Brain, London, 1896.

— Bevan Lewis: The Structure of the First or Outermost Layer of the cerebral Cortex. Edinburg medical Journal, June, 1897.

36) S. R. Cajal: Las células de axon corto de la capa molecular del cerebro. Rev. trim. microgr., tomo II, 1897.

37) Retzius: Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde des Menschen. Biol. Unter. Neue Folge, Band VI, 1894.

38) Cajal: Rev. trim. microgr. Tomo II, 1897.

39) S. R. Cajal: Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet, etc. Intern. Monatssch. f. Anat. u. Physiol. Bd. VII, 1890.

40) Schaper: Einige kritische Bemerkungen zu Lugaro's Aufsatz: Ueber die Histogenese der Körner etc., Anat. Anzeiger, n^o 13, 1895.

41) Athias: Structure histologique de la moelle du têtard de la grenouille. Bibliogr. anatom. Vol. V, 1897.

42) Terrazas: Notas sobre la neuroglia del cerebelo y el crecimiento de los elementos nerviosos. Rev. trim. microgr. Tomo II, 1897.

43) S. R. Cajal: Sobre la existencia de células nerviosas especiales en la primera capa de las circunvoluciones cerebrales. Gaz. méd. catalana, 15 Diciembre, de 1890.

— Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores. Nota preventiva. 30. Nov. 1890. Barcelona.

44) S. R. Cajal: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. Rev. trim. microgr., tomo II, 1897.

45) K. Schaffer: Zur feineren Structur der Hirnrinde; über die functionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze. Arch. f. mik. Anat. Bd. 48, 1897.

46) A. Kölliker: Handbuch, 6. Aufl., Bd. II, p. 644 u. folgende.

47) C. Schaffer: Loc. cit.

48) Mondino: Ricerche macro — microscopiche sui centri nervosi. Torino, 1887.

49) Martinotti: Su alcuni migloramenti della tecnica della reazione al nitrato d'argento nei centri nervosi etc. Annali di Freniatria e scienze affini. Vol. I, 1889.

50) Retzius: Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. Biol. Unter. N. F. Bd. V, 1893. Siehe Tafel IV, Fig. 6, die mit k, p bezeichneten Zellen.

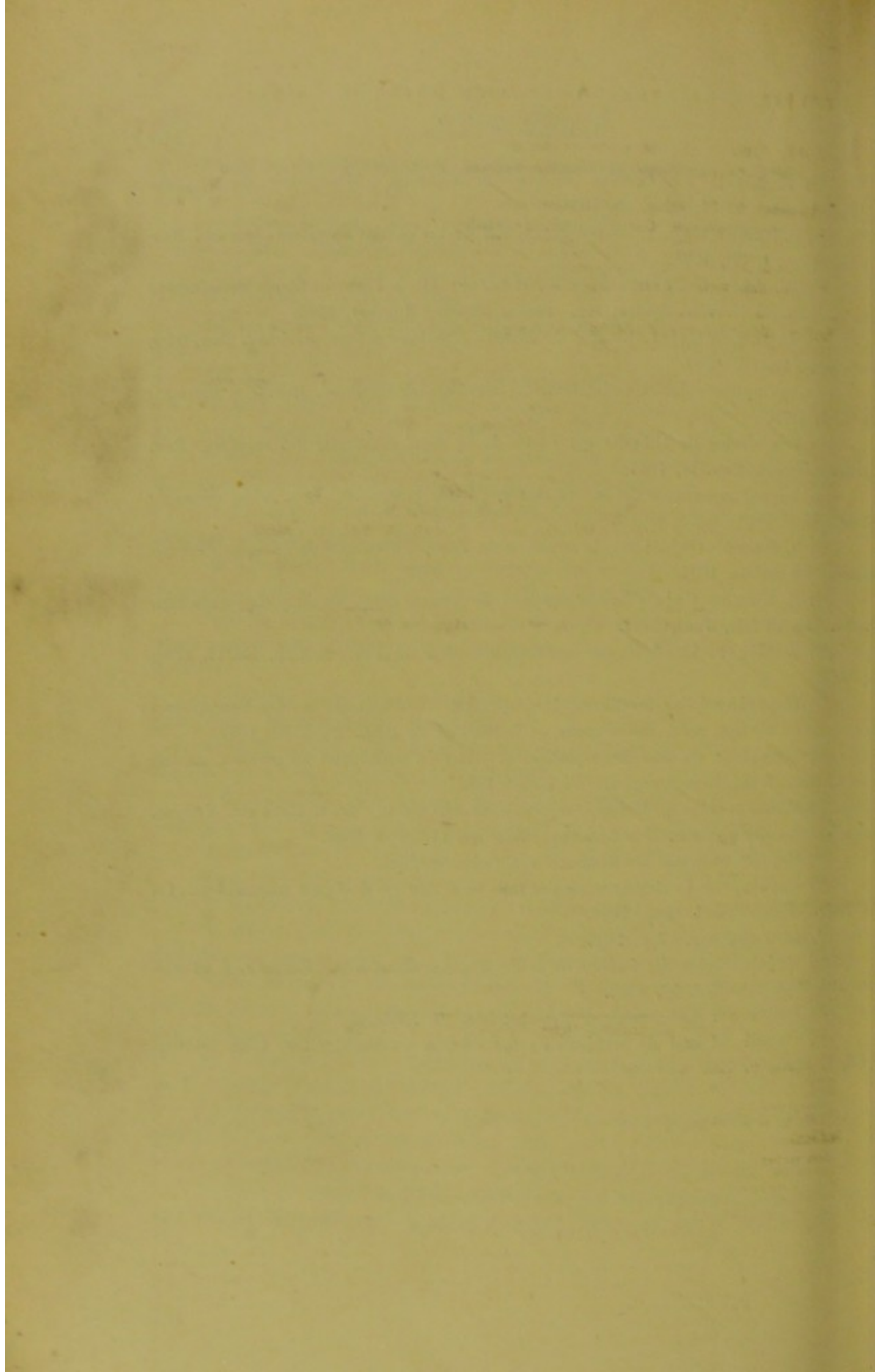
51) S. Ramón Cajal: Estructura del Asta de Ammon y fascia dentata. Anal. de la Sociedad española de Historia natural. Tomo 22, 1893.

52) Semi Meyer: Ueber die Function der protoplasm. Fortsätze der Nervenzellen. Abhand. d. Sächs Ges. d. Wiss., 1898.

— Centrale Neuritenendigungen. Arch. f. mikros. Anat., Bd. 54, 1899.

53) Bethe: Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen von Menschen und anderen Wirbelthieren. Morphol. Arbeit. v. Schwalbe, Bd. 8, Heft I, 1898.

- ⁵⁴⁾ F. Nissl: Nervenzellen und graue Substanz. Münchener medicinische Wochenschrift, n^o 31, 32 u. 33, 1898.
- ⁵⁵⁾ S. Ramón Cajal: La red superficial de las células nerviosas centrales. Rev. trim. micr., t. III, 1898.
- ⁵⁶⁾ W. Aldren Turner and W. Hunter: On a Form of Nerve Termination in the Central Nervous System etc. Brain. Spring Number, 1899.
- ⁵⁷⁾ S. Ramón Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. Rev. trim. microgr., tom. I, 1896.
- Las espinas colaterales demostradas por el azul de metileno. Rev. trim. microgr., tom. I, 1896.
- Las células de cilindro eje corto de la capa molecular del cerebro. Rev. trim. microgr., tom. II, 1897.
- La red superficial de las células nerviosas centrales. Rev. trim. microgr., tom. III, 1898.
- ⁵⁸⁾ S. Ramón Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La cellule, 1891.
- ⁵⁹⁾ S. Ramón Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, Juni, 1891.
- ⁶⁰⁾ Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl., Bd. II. 1896, p. 666.
- ⁶¹⁾ Dejerine. Sur les fibres de projection et d'association des hémisphères cérébraux. Compt. rend. des séances de la Société de Biol., 20. Febr. 1897.
- ⁶²⁾ Mahaim: Centres de projection et centres d'association du cerveau. Annal. de la Société medico-chirurgicale de Liège, 1897.
- ⁶³⁾ E. Siemerling: Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns etc. Versam. des Vereins der deutsch. Irrenärzte zu Bonn am 17. Sept. 1898.
- ⁶⁴⁾ Cajal: Structur des Chiasma opt. Schlusskapitel.
- ⁶⁵⁾ Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. Tom. VII, 1. fasc., 1891.
- ⁶⁶⁾ Loc. cit., pag. 37 u. folg.
- ⁶⁷⁾ Cajal: Ueber die feinere Structur des Ammonshorns. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 56, 1893.
- ⁶⁸⁾ Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre. 6. Auflage.
- ⁶⁹⁾ Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. Rev. trim. microgr. Bd. 1, 1896., p. 193.
-



STUDIEN
ÜBER DIE
HIRNRINDE DES MENSCHEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

OBERARZT DR. JOHANNES BRESLER

DIRIG. ARZT DES DEUTSCHEN SAMARITER-ORDENSSTIFTS, KRASCHNITZ (SCHLESIEŒ).

3. HEFT: DIE HÖRRINDE.

MIT 21 ABBILDUNGEN.



LEIPZIG
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH
1902.

STUDIUM

UND DIE

VERFAHREN DER VERFAHREN

DR. A. WILHELM Y. G. G.

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

Alle Rechte vorbehalten.

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

VERFAHREN DER VERFAHREN

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

VERFAHREN DER VERFAHREN

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
Rinde der ersten Temporalwindung	3
Frühere Forschungen	4
Aufzählung der Schichten	5
Beschreibung der einzelnen Schichten	6—33
Nervenfasergeflecht der Hörrinde	34
Exogene Fasern	37
Endogene Fasern	42
Die Hörrinde bei den gyrencephalen Säugethieren	44
Rinde der Insel	54
Corpus striatum	65
Literatur	68

Inhalt

1	Einleitung
2	Die geographische Lage
3	Die geologische Beschaffenheit
4	Die klimatische Beschaffenheit
5	Die hydrographische Beschaffenheit
6	Die zoologische Beschaffenheit
7	Die botanische Beschaffenheit
8	Die ethnographische Beschaffenheit
9	Die historische Beschaffenheit
10	Die politische Beschaffenheit
11	Die wirtschaftliche Beschaffenheit
12	Die kulturelle Beschaffenheit
13	Die soziale Beschaffenheit
14	Die rechtliche Beschaffenheit
15	Die literarische Beschaffenheit
16	Die künstlerische Beschaffenheit
17	Die wissenschaftliche Beschaffenheit
18	Die religiöse Beschaffenheit
19	Die philosophische Beschaffenheit
20	Die medizinische Beschaffenheit
21	Die juristische Beschaffenheit
22	Die pädagogische Beschaffenheit
23	Die psychologische Beschaffenheit
24	Die physiologische Beschaffenheit
25	Die pathologische Beschaffenheit
26	Die pharmakologische Beschaffenheit
27	Die hygienische Beschaffenheit
28	Die prophylaktische Beschaffenheit
29	Die therapeutische Beschaffenheit
30	Die chirurgische Beschaffenheit
31	Die ophthalmologische Beschaffenheit
32	Die otolaryngologische Beschaffenheit
33	Die dermatologische Beschaffenheit
34	Die gynaekologische Beschaffenheit
35	Die urologische Beschaffenheit
36	Die neurologische Beschaffenheit
37	Die psychiatrische Beschaffenheit
38	Die forensische Beschaffenheit
39	Die gerichtliche Beschaffenheit
40	Die strafrechtliche Beschaffenheit
41	Die zivilrechtliche Beschaffenheit
42	Die handelsrechtliche Beschaffenheit
43	Die steuerrechtliche Beschaffenheit
44	Die sozialrechtliche Beschaffenheit
45	Die arbeitsrechtliche Beschaffenheit
46	Die versicherungsrechtliche Beschaffenheit
47	Die familienrechtliche Beschaffenheit
48	Die erbrechtliche Beschaffenheit
49	Die testamentarische Beschaffenheit
50	Die schenkungrechtliche Beschaffenheit

EINLEITUNG.

Die nachstehenden Untersuchungen beschäftigen sich mit der Temporalrinde des Menschen, speciell mit der ersten Temporal- und den Inselwindungen, Bezirken, welche die Pathologen für den Hauptsitz des Hörvermögens halten. Diese functionelle Localisation ist — in ihren allgemeinen Zügen wenigstens und abgesehen von Speciesunterschieden — auch für die gyrencephalen Thiere, z. B. Hunde und Affen, bestätigt worden (Munk, Luciani, Seppilli, Ferrier, Monakow etc.). So hat Munk mittelst der Methode der Abtragung nachgewiesen, dass die Hörsphäre beim Hunde in der Mitte der zweiten und dritten Temporalwindung sich befindet. Wird dieser Theil beiderseits extirpirt, so vermag das Thier nicht mehr auf acustische Reize zu reagiren. Diese Gegend ist als ein reines Sinnescentrum zu betrachten, ganz und gar dem optischen an der Spitze des Occipitallappens vergleichbar; es handelt sich also nicht um ein Vorstellungscentrum oder ein solches für Erinnerungsbilder, sondern einzig um die Rindenstelle, in welcher acustische Wahrnehmung stattfindet. Die Sphäre für die Erinnerungstonbilder, d. h. der Ort, von dessen Thätigkeit das Verständniss der Sprache ausgeht, dürfte tiefer liegen, nicht weit von dem Temporalende. Die Abtragung dieses Theils der Rinde führt beim Hund zur Worttaubheit bezw. zu dem gänzlichen Unvermögen, die Bedeutung von Befehlsworten oder von Geräuschen und Stimmen zu verstehen.

Die Resultate der anatomisch-pathologischen Methoden stimmen mit denen der physiologischen Experimente überein. Werden die secundären, im hinteren Vierhügelpaar entspringenden acustischen Bahnen unterbrochen, so entstehen aufsteigende Degenerationen, welche im Tem-

porallappen des Gehirns enden; und umgekehrt: wird dieser Lappen exstirpirt, so entstehen Degenerationen und Atrophieen, welche bis zu den hinteren Vierhügeln und zum inneren Kniehöcker (Monakow) hinabsteigen.

Beim Menschen ist die Hörsphäre des Gehirns viel ausgedehnter als bei den Thieren und zeigt viel complicirtere Verhältnisse, was zweifellos von der anatomischen Anpassung an die Fähigkeit des articulirten Sprechens und an das musikalische Verständniss bedingt ist. Nach Déjérine umfasst beim Menschen die Sprachgegend die ganze Umgebung der Sylvius'schen Spalte und die Inselwindungen und erstreckt sich nach hinten bis auf die Supramarginalwindung und einen Theil der Basis des Occipitallappens. Nach unten zu werden ihre Grenzen gebildet durch den unteren Rand der ersten Temporalwindung. Gleiche Localisation haben andere Pathologen, besonders Monakow, Wernicke etc. festgestellt.

Leider fehlt es noch an einer präciseren Grenzenbestimmung für die Hörfunctio beim Menschen. Es wäre einestheils genau der Rindenbezirk für die Wahrnehmung der Töne, der Musik und der Worte zu erforschen und von derjenigen Sphäre zu unterscheiden, welche die acustischen Erinnerungsbilder und die ideomotorischen Coordinationsbewegungen der Sprache birgt; anderntheils die den einzelnen Species von acustischen Erinnerungsbildern entsprechenden Bezirke von einander abzusondern. Da es bisher nicht gelungen ist, solche detaillirte Localisationen zu schaffen, so müssen wir uns damit begnügen, zum Führer bei unseren anatomischen Untersuchungen die den acustischen Empfindungen und Erinnerungsbildern gemeinsame physiologische Localisation zu nehmen. Der Ort der acustischen Empfindung ist nicht genau bestimmt, jedoch weiss man, dass er im oberen Theil des Temporallappens liegt, wie aus den von Wernicke, Friedländer, Pick und Anderen veröffentlichten Fällen hervorgeht, bei denen eine mehr oder weniger ausgesprochene Erweichung der Temporallappen vollständige Taubheit verursachte.

Da also eine physiologische Localisation nicht vorhanden ist, welche eine topographische Trennung der acustischen Projections- und Associationsbezirke gestattet, so bleibt nur übrig, methodisch die ganze

Temporalrinde zu untersuchen, mit Ausnahme des Lobulus pyriformis und des Ammonshorns, deren Beziehung zum Riechvermögen nicht in Zweifel steht.

In der nachfolgenden Studie kam es uns hauptsächlich darauf an, nachzuweisen, ob, wie bei der Sehrinde, die acustische sich ebenfalls von der übrigen durch eine anatomische Besonderheit unterscheidet, welche, topographisch der physiologischen Localisation der Gehörsfunction entsprechend, uns als Richtschnur für eine bessere Absteckung der Grenzen der letzteren dienen kann. Und da alle Pathologen als Hauptsitz des geistigen Hörens die vordere Hälfte der ersten Temporalwindung bezeichnen, so wollen wir mit der Analyse dieser die anatomische Untersuchung der Temporalrinde des Menschen beginnen.

An unserer bewährten Methode festhaltend, bedienten wir uns als Materials der Hirnrinde neugeborener, oder bis zu 30 Tage alter Kinder, bei welcher das Golgi'sche Verfahren befriedigende Resultate zeitigt. Der Vollständigkeit halber untersuchten wir jedoch auch die Hirnrinde Erwachsener mit der Nissl'- und Weigert-Pal'schen Methode.

I. RINDE DER ERSTEN TEMPORALWINDUNG.

Unsere Kenntnisse von der Structur der Temporalrinde im Allgemeinen und von der ersten Windung im Besonderen sind sehr spärlich und unklar.

Nach Betz¹⁾ characterisirt die Rinde der drei Temporalwindungen die Existenz einer dicken fünften Schicht (Schicht der Spindelzellen) und das Vorhandensein von kleinen Zellen in der dritten Schicht (Schicht der grossen Pyramiden).

C. Hammarberg²⁾, der zum ersten Male sämmtliche Windungen der menschlichen Hirnrinde einer systematischen Untersuchung mit der Nissl'schen Methode unterworfen hat, kennt im Gyrus temporalis superior die folgenden Schichten:

Erste oder Molecularschicht, bestehend aus einigen kleinen, vereinzelt liegenden Zellen ohne charakteristische Anordnung. Breite ca. 0,20 mm.

Zweite Schicht (Schicht der kleinen Pyramiden); Durch-

messer $9 : 15 \mu$, nach der Tiefe hin zunehmend, woselbst der Uebergang in die

Dritte Schicht (grosse Pyramiden) stattfindet; die tiefer gelegenen Zellen derselben besitzen einen Durchmesser von $20 : 30 \mu$, während er bei den oberflächlichen nicht mehr als $12 : 22 \mu$ beträgt.

Vierte Schicht (Körner); kleine Pyramiden und unregelmässige Zellen.

Fünfte Schicht. — In ihr sind grosse Pyramiden von $20 : 30 \mu$ mit mittelgrossen oder kleinen Pyramiden von $10 : 18 \mu$ vermischl.

Sechste Schicht (Spindelzellen); sehr breit, $1,20 \text{ mm}$; besteht aus verlängerten spindelförmigen Zellen, deren Durchmesser $9 : 30 \mu$.

Die mittlere, untere und innere Temporalwindung unterscheidet sich von der vorstehenden darin, dass die Zellen der dritten Schicht und der fünften (ganglionäre Zellen) grösser sind, jedoch ohne den Umfang von Riesenzellen zu erreichen.

Nach Schlapp³⁾ entspricht die Temporalrinde dem von ihm als zweiten bezeichneten Rindentypus, d. h. jenem, bei welchem die Schicht der pygnomorphen Riesenzellen durch die Einschiebung einer Körnerschicht in zwei Lagen getheilt erscheint. Darnach enthält sie folgende Schichten: Erste oder Tangentialfaserschicht; zarter als beim ersten (motorischen) Typus. Zweite oder Schicht der äusseren polymorphen Zellen (kleine Pyramiden bei anderen Autoren). Dritte Schicht oder Schicht der parapygnomorphen Zellen (mittelgrosse Pyramiden). Vierte oder Schicht der pygnomorphen Pyramiden (oberflächliche Riesenzellen). Fünfte oder Körnerschicht, entsprechend der vierten Hammarbergs; sie enthält kleine multipolare Zellen von $6 : 6$ oder $6 : 7 \mu$. Sechste oder Schicht der pygnomorphen Pyramiden, welche dem tieferen Theil der Schicht der grossen Pyramiden des motorischen Rindentypus entspricht. Jedoch erreichen diese Zellen hier nicht dieselbe Grösse wie im motorischen Typus. Siebente oder Schicht der inneren polymorphen Zellen (Meynert's Spindelzellen).

Bezüglich der Bedeutung der Schicht der Körner meint Schlapp, dass solche kleinen Zellen nicht als Associationsneurone betrachtet werden können, da sie in beträchtlicher Menge in den eigentlich sensorischen Regionen vorhanden sind; wahrscheinlich sind sie beim

Akt der Empfindung selbst betheiligt, wenn es auch gegenwärtig unmöglich ist, die Art ihrer Betheiligung zu präcisiren.

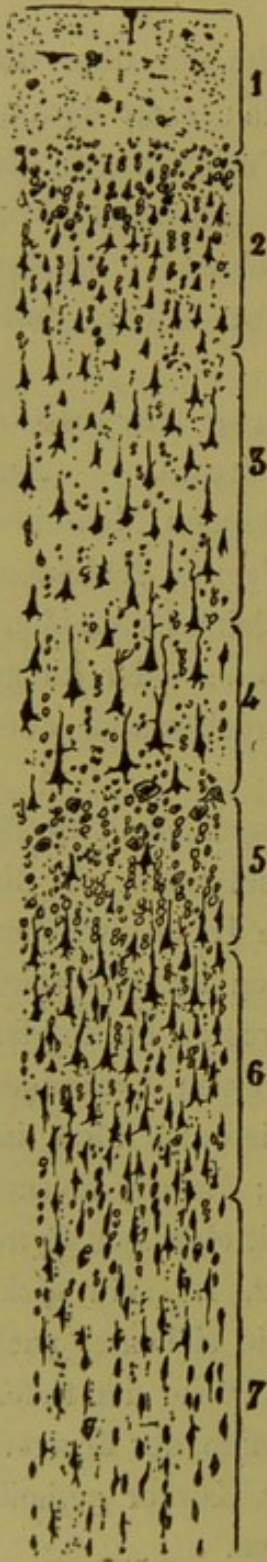
Dies sind die wenigen anatomischen Daten, welche wir über die Hörgegend der Temporallappen sammeln konnten. Man sieht daraus, dass unsere Kenntniss von der Morphologie und den Verbindungen der Zellen dieses Theils der grauen Hirnrinde sehr viel zu wünschen übrig lässt und weitere und eingehendere Untersuchungen gebietet. In den folgenden Kapiteln wollen wir die Resultate unserer Forschungen mittheilen.

Aufzählung der Schichten und Untersuchung derselben mit der Nissl-, Weigert'- und Golgi'schen Methode. — Auf senkrecht durch die erste Temporalwindung des erwachsenen Menschen gelegten und nach Nissl gefärbten Schnitten findet man folgende Schichten: 1. plexiforme Schicht (oder moleculare der Autoren); 2. kleine Pyramiden; 3. mittelgrosse Pyramiden; 4. Riesenpyramiden; 5. Körner oder kleine Nervenzellen; 6. mittelgrosse tiefe Pyramiden; 7. spindelförmige oder dreieckige Zellen.

Dicke und Ausdehnung dieser Schichten sind sehr verschieden. So ist z. B. die plexiforme Schicht, wie Schlapp bemerkt, viel zarter als die entsprechende der motorischen Rinde und schwankt ihre Dicke zwischen 0,20 und 0,22 mm. Die Schicht der kleinen Pyramiden ist sehr reich an Zellen und misst 0,26 bis 0,28 mm; die der mittelgrossen Pyramiden ist zellenärmer und misst einige 0,40 mm; die der grossen Pyramiden hat ungefähr denselben Umfang wie die plexiforme, ist also klein im Vergleich zu der gleichnamigen der motorischen Rinde; die der Körner schwankt zwischen 0,24 und 0,28 mm; die der tiefen mittelgrossen Pyramiden, von der darunterliegenden schlecht abgegrenzt, ist sehr dick: 0,70 bis 0,75 mm; es bleibt somit für die letztere, die siebente, noch ein Raum von 0,50 bis 0,55 mm übrig. Die gesammte Dicke der tiefen Schichten (5., 6. und 7.) ist daher etwas grösser als diejenige der übrigen, so dass, wenn die graue Substanz längs der Schicht der Körner getheilt wird, zwei horizontale, fast gleich dicke Lagen entstehen.

Vorstehende Maasse beziehen sich auf die convexen Theile bezw. den Gipfel der Windungen. Die ebenen oder seitlichen, den Furchen entsprechenden Partien sowie die Concavitäten haben eine geringere

Fig. 1.



Dicke. Nur die erste oder plexiforme Schicht scheint nicht dünner zu werden, vielmehr scheint sie zuzunehmen; die übrigen verlieren an Umfang, die zweite bis zu 0,18 oder 0,20 mm, die dritte bis 0,35, die vierte bis 0,18. Die fünfte verringert sich wenig; hinwiederum die beiden letzten, die statt 1,20 oder 1,30 mm nur 0,75 oder 0,80 mm messen. Diese Verringerung der von den Schichten eingenommenen Felder kompensirt sich, allerdings nur theilweise, durch eine entsprechend grössere Gedrängtheit der sie bevölkernden Zellen.

Plexiforme Schicht. In Nissl-Präparaten hat sie dasselbe Aussehen wie in der motorischen Rinde.

Neben den Neurogliakernen, die oft zu Inseln angehäuft sind, beobachtet man einige Zellen mit voluminösem Kern, welche den grossen horizontalen Zellen entsprechen, sowie den mittelgrossen und kleinen Zellen mit kurzem Axencylinder.

Die grossen horizontalen Zellen sind spärlich, die eine und die andere von birnenförmigem oder marginalem Typus (Fig. 1). Doch fehlt es auch nicht an Spindelzellen, welche sich horizontal durch diese Schicht erstrecken; jedoch scheint sich dieser Zelltypus mit Vorliebe im unteren Drittel dieser Schicht anzusiedeln, woselbst sie manchmal schräg oder vertical gerichtet sind. An guten Nissl-Präparaten beobachtet man auch, dass die kleinen und mittelgrossen Zellen mit kurzem Axencylinder häufig von einem Ring von Neurogliazellen umgeben sind, anscheinend zu dem Zwecke, um zu stürmische Berührung mit den Büscheln der Pyramiden zu vermeiden.

Die Weigert-Pal'sche Methode zeigt in der ober-

Querschnitt durch die erste Temporalwindung des erwachsenen Menschen. Nissl-Methode.

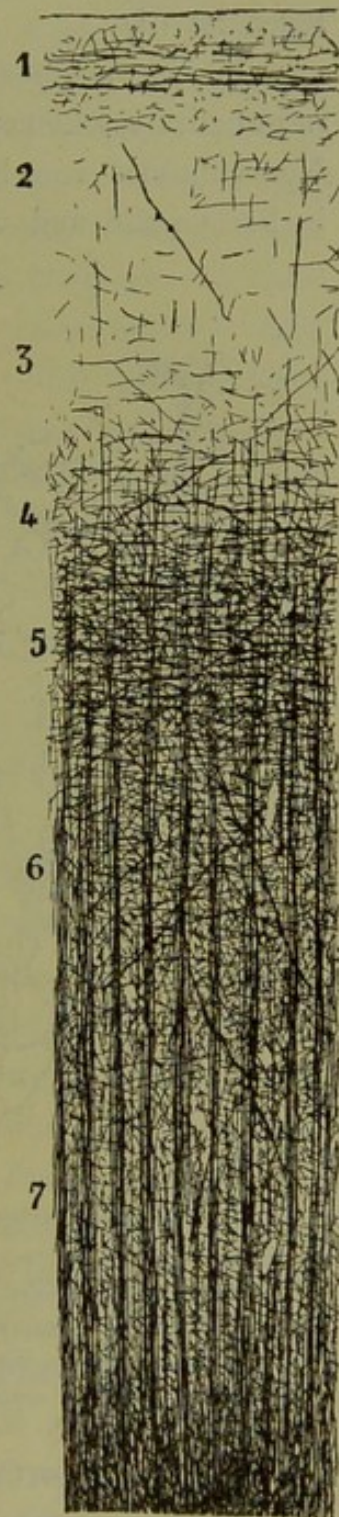
1, plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, oberflächliche grosse Pyramiden; 5, Körner oder kleine Sternzellen; 6, tiefe mittelgrosse Pyramiden; 7, Spindelzellen.

flächlichen Hälfte der ersten Schicht die bekannten Tangentialfasern, von denen einige ungewöhnliche Dicke besitzen (Fig. 2); die tiefere Hälfte beherbergt feinere Markfasern von verschiedener Richtung, zu einem weiten Geflecht angeordnet.

Die dicken Tangentialfasern verlaufen in verschiedener Richtung oft quer zur Windung, und lassen sich durch weite Strecken verfolgen, ohne dass man eine Neigung, sich in die Rinde zu versenken, beobachten kann. Ihre aussergewöhnliche Dicke sowie der Umstand, dass sie sich nicht in Radiärfasern fortsetzen, lassen auch vermuthen, dass sie, wie wir schon in der Studie über die motorische Hirnrinde zeigten, die Axencylinder der Horizontalzellen darstellen. Was die feineren Markfasern anlangt, welche nach aussen und nach unten von den Tangentialfasern liegen, so gehören sie, wie wir bald sehen werden, den präterminalen Verzweigungen der aufsteigenden Martinotti'schen Fasern an.

Die Golgi'sche Methode färbt sehr deutlich die Zellen und Fasern der plexiformen Schicht, welche in der Temporalrinde kein besonderes Verhalten zeigen. Wir stehen deshalb davon ab, hier die in den früheren Arbeiten gegebene Schilderung zu wiederholen. In Fig. 3, welche der Temporalrinde eines einmonatigen Säuglings entspricht, sind verschiedene Typen von Specialzellen (birnenförmige, dreieckige, spindelförmige etc.) dargestellt; man sieht darin auch eine kleine Zelle mit kurzem und horizontalem Axencylinder und ausserdem zwei ebensolche Zellen, deren Axen-

Fig. 2.

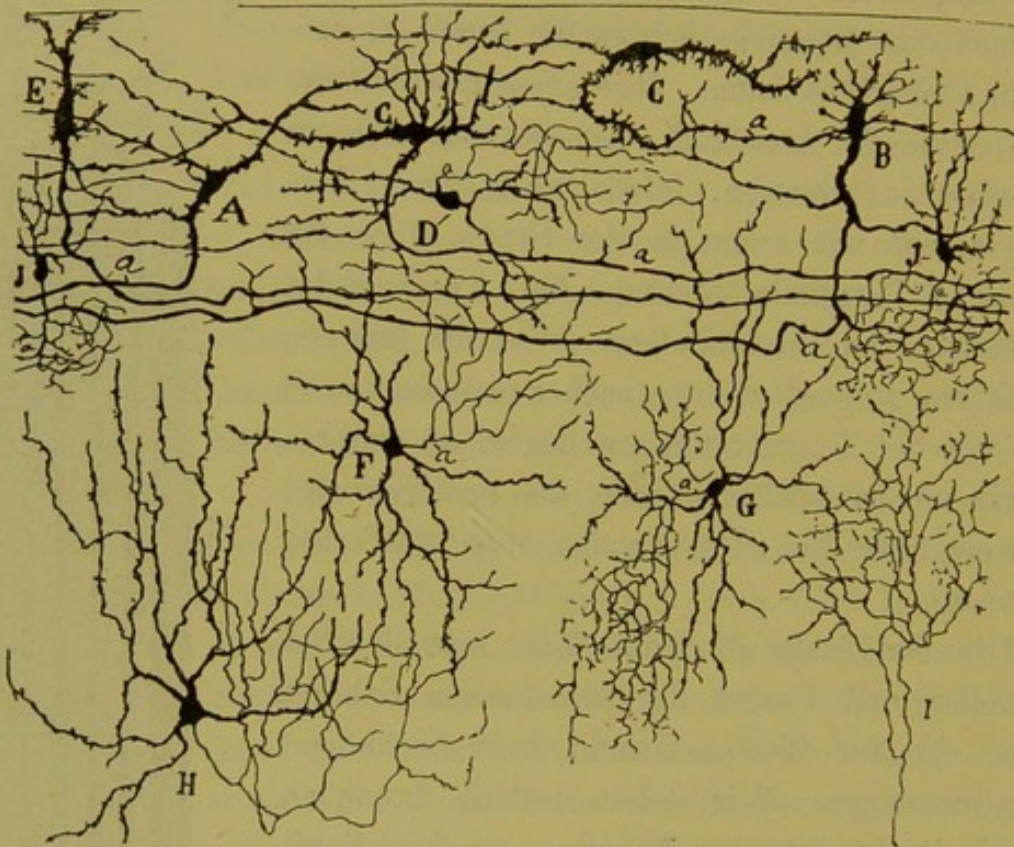


Schnitt durch die erste Temporalwindung des Menschen. Weigert-Pal'sche Methode.
Die Ziffern entsprechen den Schichten.

cylinder hinabsteigt und sich in eine dichte Verzweigung auflöst, die im tieferen Theil dieser Schicht und am oberen Rand der zweiten gelegen ist (*J*).

In Chromsilberpräparaten, in denen Nerven-Fasern und -Plexus gut imprägnirt erscheinen, zeigt die plexiforme Schicht eine grosse Zahl von Nervenfasern von bestimmter Bedeutung und Herkunft; man kann sie in horizontale und verticale trennen.

Fig. 3.



Zellen der ersten und zweiten Schicht der Rinde eines einmonatigen Kindes.

A, dreieckige Zelle; *B*, birnenförmige Zelle; *C*, spindelförmige, horizontale Zellen; *E*, bipolare verticale Zelle; *D*, Zelle mit kurzem, schlaffem Axencylinder; *J*, Zellen mit dünnem Axencylinder, aufgelöst in eine dichte Verzweigung an der Grenze der zweiten Schicht; *F*, *G*, *H*, Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht; *I*, dünner aufsteigender Axencylinder in dem oberflächlichen Theil der zweiten Schicht endigend.

Die horizontalen Fasern (Fig. 4) bilden 3 Lagen: eine mittlere, obere und untere. Die mittlere enthält, nicht ausschliesslich, aber vorzugsweise, die Axencylinder der Special- oder Horizontalzellen, Axen, welche man am sichersten an ihrer Dicke, ihrem varikösen Aussehen,

der aussergewöhnlichen Länge und der Existenz von Collateralen erkennt, die rechtwinklig entspringen und mit mässigen, kurzen Verzweigungen endigen. Jedoch sind einige Collateralen dieser Axencylinder lang genug, um bis in die Schicht der kleinen Pyramiden zu gelangen (Fig. 4, *G*). Die äussere, submeningeale Lage ist der hauptsächlichliche Verzweigungsort der aufsteigenden Martinotti'schen Fasern, welche nach ihrer Spaltung sich in variköse, häufig zu pericellulären Geflechten angeordnete Collateralen auflösen. Diese Nester oder Geflechte, welche wir in Fig. 4, *H*, darstellen, treten mit den Körpern der Special- oder Horizontalzellen der ersten Schicht in Contact. In der unteren Lage laufen ebenfalls Endverzweigungen zusammen, und zwar von aufsteigenden Axencylindern, wenn auch der hier erzeugte Plexus lockerer und schlaffer ist als der an dem submeningealen Rand befindliche. Wie aus Fig. 4, *E* und *K*, ersichtlich, senden einige Martinotti'sche Fasern Endäste nicht nur zur äusseren, sondern auch zur inneren Lage des Plexus der ersten Rindenschicht.

Die verticalen Fasern repräsentiren in der Mehrzahl aufsteigende Martinotti'sche Fasern, die aus spindel- oder sternförmigen, über die ganze Rinde vertheilten Zellen entspringen. In Fig. 4 sieht man die aufsteigenden Fasern aus guten Präparaten der Hörrinde eines einmonatigen Kindes. Der Uebersichtlichkeit halber haben wir die Ursprungszellen nicht dargestellt. Man beachte, dass diese Fasern drei Haupttypen angehören: 1. starker aufsteigender Axencylinder, in seinem Verlauf durch die Pyramiden wenig oder gar nicht verzweigt und mit einer in dem äusseren Theil der ersten Schicht gelegenen Bifurcation endigend (Fig. 4, *D*); 2. starker aufsteigender Axencylinder, der zahlreiche Verzweigungen auf der Strecke durch die dritte und zweite Schicht abgiebt und mit vielen horizontalen, öfters gespaltenen Aesten in der tiefen Partie der ersten Schicht endet (*F*); 3. aufsteigende Axencylinder, welche sich durch eine im Anfangstheil erfolgende bogenförmige Krümmung (Fig. 4, *E*), besonders aber durch zahlreiche feine verticale, bald aufsteigende (*E*), bald absteigende (*K*) Collateralen auszeichnen; 4. endlich dünne, gewundene Fasern, welche, wenn man sie nach unten verfolgt, die obersten Aestchen der Nervenfaserverzweigung irgend einer mittelgrossen doppeltgebüschelten Zelle darstellen (*L*).

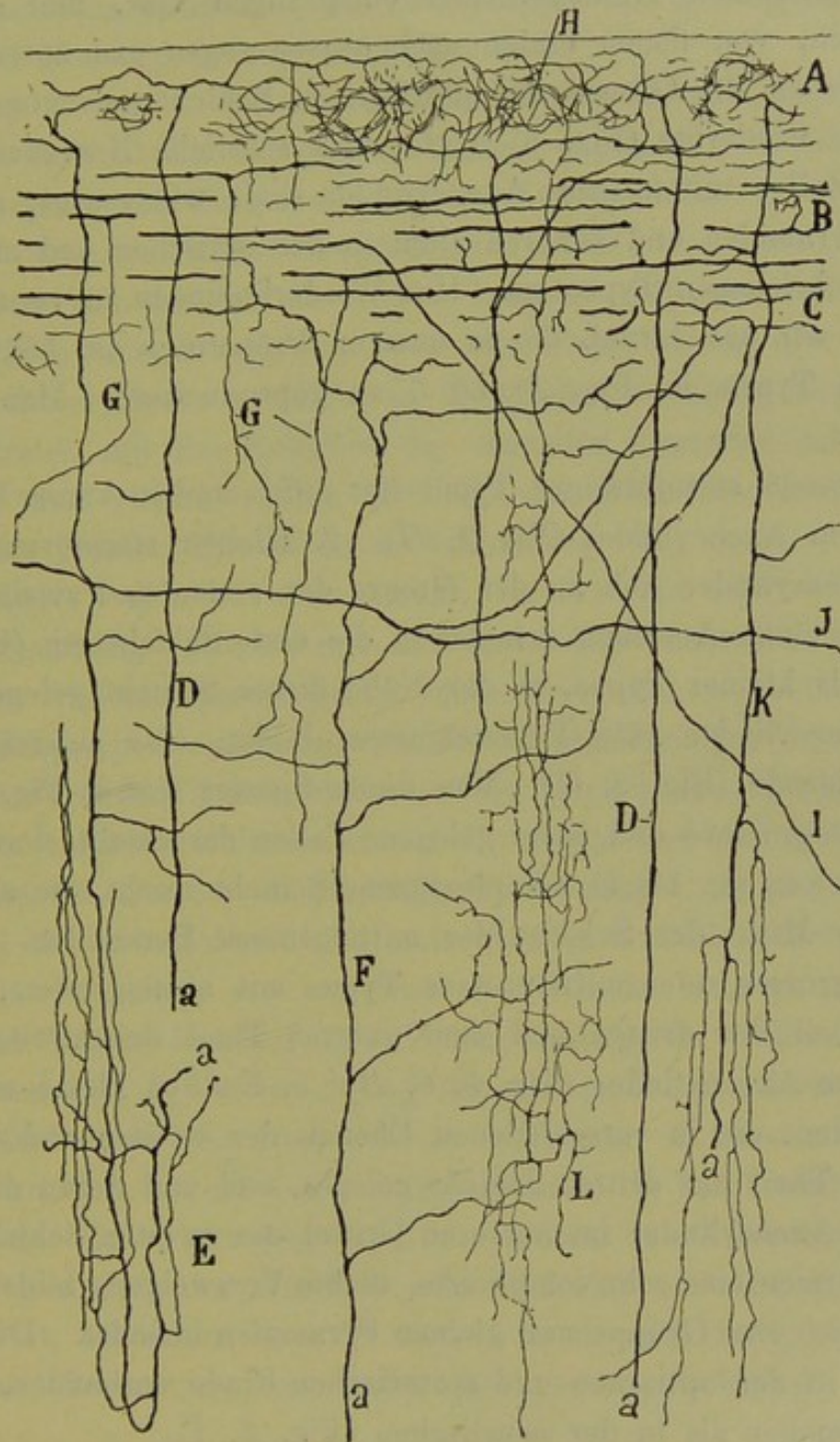
Aus der vorstehenden Uebersicht ergibt sich, dass die aufsteigenden Nervenfasern beim Menschen ein complicirtes intracorticales Associationssystem darstellen, vermöge dessen eine zweifache Verbindung mit Pyramidenzellen bewerkstelligt wird: eine directe zwischen den Anfangs-collateralen dieser Fasern und dem Schaft der benachbarten Pyramiden, und eine indirecte, entferntere, vermittelt durch die Specialzellen der ersten Schicht, welche mit ihrem Körper in Contact mit den erwähnten Verzweigungen treten und sich wahrscheinlich durch ihren Axencylinder mit weit entfernt gelegenen Gruppen von Pyramiden verbinden. Man muss jedoch gestehen, dass diese letzte Verbindung nur eine hypothetische ist, da noch unbekannt, wo der Axencylinder der Specialzellen der ersten Schicht seine Endverzweigung hat.

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir noch das Vorhandensein gewisser schräger aufsteigender, gewöhnlich dünner Fasern, deren Herkunft wir nicht näher zu bestimmen vermochten. Vielleicht stellen sie rückläufige Collateralen von Pyramidenaxencylindern dar (Fig. 4, *I*).

Schicht der kleinen Pyramiden. — In Nissl-Präparaten besteht sie aus zahlreichen kleinen oder mittelgrossen Zellen, die durch ein spärliches intercellulares Geflecht zusammengedrängt, bezw. unter einander getrennt sind. Unter ihnen treten in den oberflächlicheren Ebenen dieser Schicht einige Pyramiden hervor, erkennbar sowohl an ihrer Gestalt wie an dem verhältnissmässig grossen Umfange ($10 : 15 \mu$), überdies auch durch die Affinität des Protoplasmas zu den Anilinbasen. Die überwiegenden Zellen sind jedoch nicht Pyramiden, sondern Zellen mit kurzem Axencylinder, die sich in diesen Präparaten durch ihre dreieckige, spindelförmige oder polygonale Form und geringe Färbbarkeit mit Thionin auszeichnen. Nicht selten trifft man den Zellkörper dieser kleinen Elemente gewissermassen innerhalb der Membran retrahirt an. Zuweilen, besonders wenn man die zweite Schicht mit einer guten apochromatischen Linse untersucht, begegnet man dreieckigen oder polygonalen Zellen von relativer Grösse, die, wie aus Golgi-Präparaten ersichtlich, Zellen mit kurzem Axencylinder darstellen.

Uebrigens fördert die Golgi-Methode in der zweiten Schicht keine spezifische Zelle zu Tage, die wir nicht aus dem Studium der übrigen Rindengegenden kennen. In Fig. 6, *a, b*, stellen wir einige mittelgrosse und

Fig. 4.



Plexiforme Schicht und Martinotti'sche Fasern der Rinde des einmonatigen Kindes.

A, äussere Lage der ersten Schicht; B, mittlere; C, innere; D, dicke, wenig verzweigte Martinotti'sche Fasern; E, Fasern, die in ihrem Anfang Bündel von verticalen Collateralen bilden; F, Faser (mit weitschweifiger Verzweigung; G, Collateralen von Tangentialfasern; L, hohe Aeste des Axencylinders einer doppelgebüschelten Zelle; a, Ursprungstheil des Axencylinders.

kleine Pyramidenzellen dar, deren Axencylinder auf weite Strecken verfolgt wurde; auf seinem Anfangsverlauf entsprangen vier, fünf oder mehr Collateralen, von denen einige nach aussen zogen und unter Verzweigungen bis an die Grenze der plexiformen Schicht gelangten. Andere Pyramiden wiederum (Fig. 6) zeigten nur spärliche Nervencollateralen.

Die Zellen mit kurzem Axencylinder sind, wie gesagt, zahlreicher als die Pyramiden und gehören allen in der optischen und motorischen Rinde beschriebenen Typen an. Um Wiederholungen zu vermeiden, beschränken wir uns darauf, die in unseren Präparaten am häufigsten beobachteten Typen in Fig. 3 und 5 zu reproduciren. Man begegnet folgenden :

1. Grosser sternförmiger Typus mit diffus und in kurzer Entfernung verzweigtem Axencylinder (Fig. 3, *H*).
2. Kleiner sternförmiger Typus, dessen Axencylinder sich an der Grenze der ersten und zweiten Schicht verzweigt; einige Aestchen dringen in die erste Schicht ein (Fig. 3, *F*).
3. Ebenfalls kleiner Typus, in der Nähe dieser Schicht gelegen, dessen feiner Axencylinder zwei Verzweigungen bildet, eine aufsteigende und eine absteigende (Fig. 3, *G*). Von dieser Species sind in Fig. 5, *A* u. *B* zwei etwas grössere und tiefer gelegene Zellen dargestellt, deren aufsteigende Verzweigung bis in die plexiforme Schicht reicht, die absteigende bis in die Mitte der Schicht der mittelgrossen Pyramiden.
4. Sternförmiger, grosser oder mittelgrosser Typus mit absteigendem, in einem grossen Theil der dritten und dem unteren Theil der zweiten Schicht verzweigtem Axencylinder (Fig. 5, *C*, *B*).
5. Endlich kleine und mittelgrosse Zellen, die in verschiedenen Ebenen der zweiten und auch noch im oberen Theil der dritten Schicht gelegen sind und deren dünner aufsteigender Axencylinder im äusseren Drittel der zweiten Schicht und an der plexiformen eine sehr complicirte, dichte Verzweigung bildet, in deren Maschen sich eine Gruppe von kleinen Pyramiden befindet. Diese Zellen sind auch in der optischen und motorischen Rinde vorhanden, vielleicht noch zahlreicher als in der acustischen (Fig. 3, *I*).

Dritte Schicht oder mittelgrosse Pyramiden. — Von der zweiten deutlich abgegrenzt, setzt sie sich allmählich in die vierte fort, von der sie nur künstlich zu trennen ist. Die Nissl'sche Methode zeigt in ihr Pyramiden von 13 : 20 μ , deren Protoplasma mit feinen chromati-

schen Körnern und Gittern besetzt scheint. Zwischen den Zellen existieren weite Zwischenräume, die zweifelsohne von Protoplasmaverzweigungen und Nervengeflechten ausgefüllt sind.

In Fig. 5 und 6 sind die hauptsächlichsten Zellen, welche sich in der dritten Schicht mit Chromsilber färben, abgebildet; es sind Pyramiden mit langem, und Zellen mit kurzem Axencylinder.

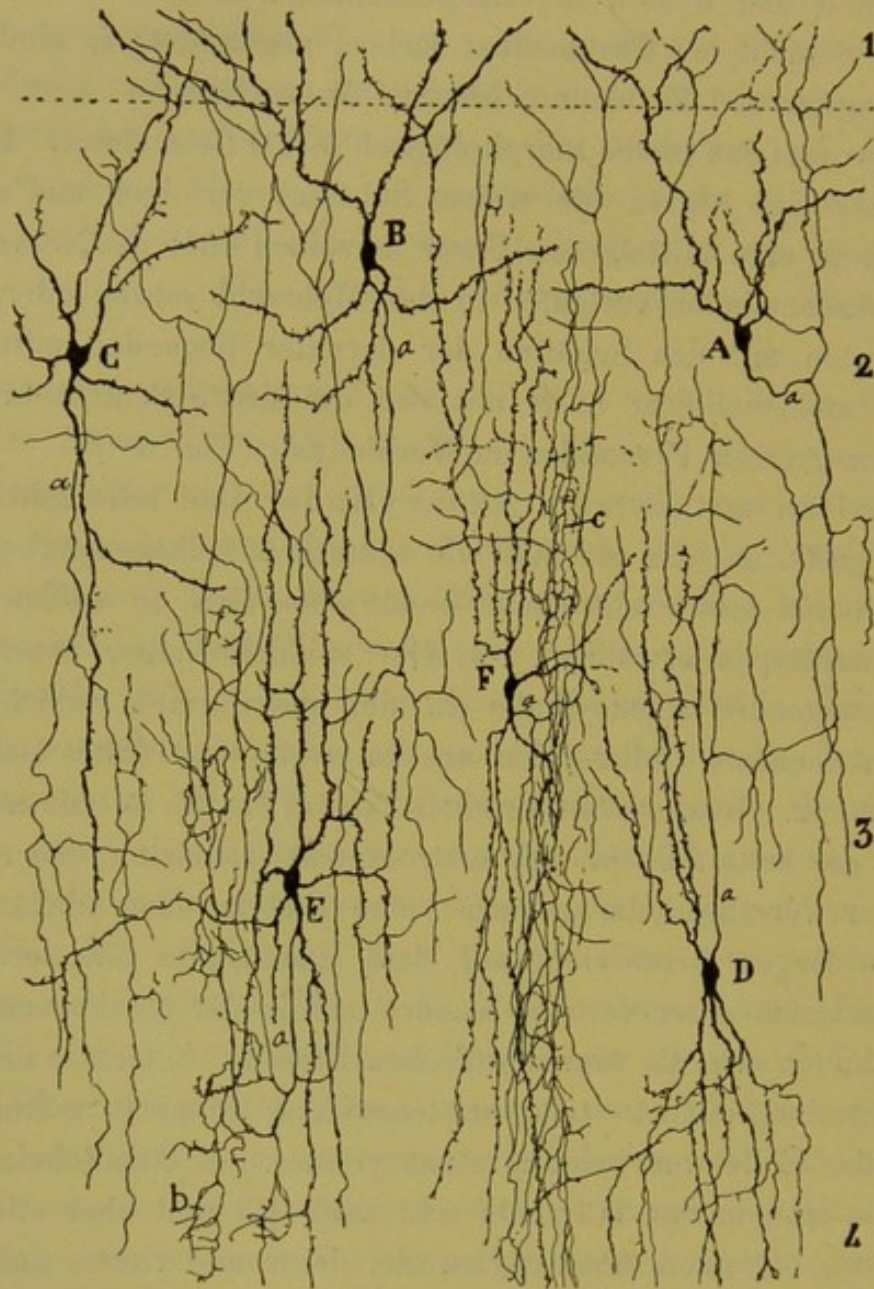
Die Pyramiden bieten morphologisch nichts Besonderes. Ihr Axencylinder liess sich bis in die weisse Substanz verfolgen und setzt sich vermuthlich in eine mittelgrosse Faser derselben fort; die Nervencollateralen der Axencylinder verlaufen in der Mehrzahl schräg oder horizontal und treten mit den Schäften der darunter liegenden mittelgrossen Pyramiden und vielleicht auch mit den die dritte Schicht kreuzenden Schäften der grossen Pyramiden in Verbindung (Fig. 6, *f*).

Die Zellen mit kurzem Axencylinder sind sehr zahlreich und verschiedengestaltig. Da sie fast alle in unseren früheren Arbeiten über die optische und motorische Rinde beschrieben sind, so wollen wir hier nur die Haupttypen erwähnen. 1. Der spindelförmige, grosse Typus, dessen aufsteigender Axencylinder in der plexiformen Schicht endigt, nachdem er mehrere Collateralen an die zweite und dritte Schicht abgegeben hat. 2. Grosser sternförmiger Typus (Fig. 6, *c*), mit aufsteigenden, bis in die erste Schicht sich erstreckenden Dendriten und mit einem Axencylinder versehen, der zunächst eine Strecke lang abwärts steigt, dabei einen Bogen beschreibt, auf dem absteigende Collateralen entspringen, und sich dann vertical wendet und in der plexiformen Schicht vertheilt, ähnlich wie die Martinotti'schen Fasern. 3. Grosse und mittelgrosse Sternzellen mit ab- oder aufsteigendem, in nicht weiter Entfernung von der Zelle verzweigtem Axencylinder. 4. Gebüschelte Zellen. Diese Zellen sind in der Hörrinde sehr zahlreich und über alle Schichten verbreitet, besonders über die zweite, dritte und vierte, und nehmen verschiedene Formen an; es lassen sich jedoch 3 Varietäten unterscheiden:

a) Grosse doppeltgebüschelte Zelle mit ziemlich starken, auf- und absteigenden Dendriten und einem auf- oder absteigenden Axencylinder, dessen Aeste eine lockere und weite, über einen grossen Umkreis sich radiär erstreckende Verzweigung bilden (Fig. 5, *D*).

b) Mittelgrosse und kleine doppeltgebüschelte Zellen, deren beide Büschel aus sehr feinen varikösen Dendriten bestehen, die sich pinsel-

Fig. 5.



Zellen mit kurzem Axencylinder in der zweiten und dritten Schicht.

1, plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; A, B, C, grosse Zellen mit einem in verticale Zweige aufgelösten Axencylinder; D, E, F, verschiedene Typen von doppeltgebüschelten Zellen; a, Axencylinder.

artig ausstrecken und von den Nervenfaserverzweigungen schwer zu trennen sind; der Axencylinder, von äusserster Zartheit, läuft in axialer

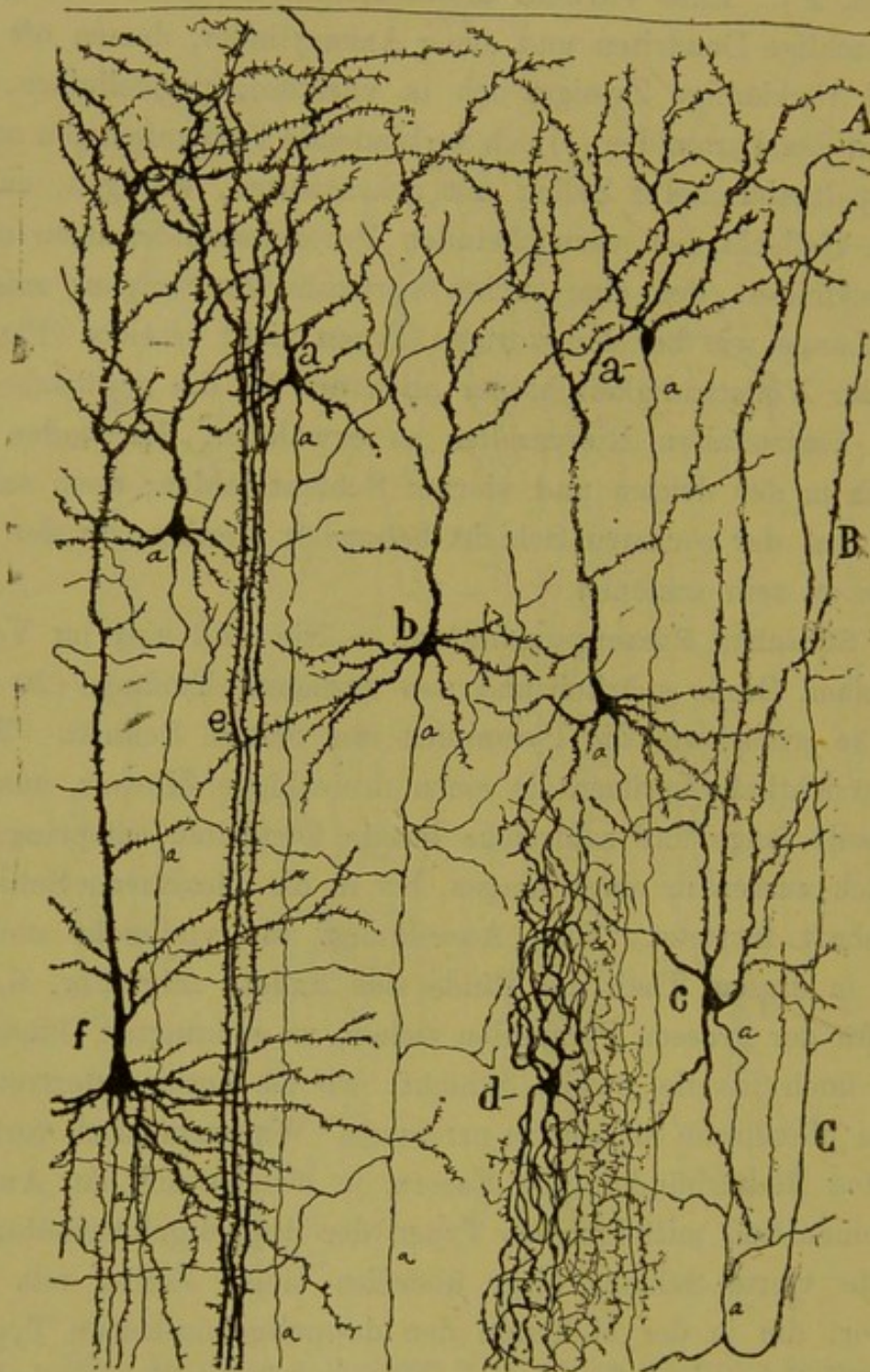
Richtung und löst sich in sehr complicirte radiäre Bündel von varikösen Fasern auf, die sich an den Schaft und den Körper der Pyramiden anlegen (Fig. 5, *F*). Eine Varietät dieser Zellart ist grösser (Fig. 5, *E*), hat stark stachlige Dendriten und einen Axencylinder, dessen oft bogenförmige und rückläufige Zweige sich in variköse, pericelluläre, wahrscheinlich mit den Pyramiden (*b*) sich verbindende Verzweigungen auflösen.

c) Doppeltgebüschelte Zellen mit gekräuselten, welligen, zu einem complicirten Geflecht sich verwickelnden Protoplasmafortsätzen und mit einem Axencylinder, der eine dichte verticale Verzweigung zeigt, die jedoch die Länge wie bei den vorigen Typen nicht erreicht (Fig. 6, *d*). Es wären der Vollständigkeit halber noch die für die acustische Rinde specifischen horizontalen Riesenzellen zu erwähnen, die weder in der zweiten noch in der dritten und vierten Schicht fehlen; doch sollen sie eingehender bei der sechsten Schicht behandelt werden, in der sie am zahlreichsten zu sein schienen.

Vierte Schicht, Riesenpyramiden. — Sie sind hier im Vergleich zur motorischen Rinde spärlich und von geringem Umfange (20 : 28 μ); einige nur so gross wie die Pyramiden der dritten Schicht. Wie aus Fig. 7, *a*, ersichtlich, besitzen sie einen dreieckigen Körper, aus dessen unterem Theile lange und zahlreiche basale Dendriten entspringen, und der sich nach aussen in einen langen, bis in die plexiforme Schicht reichenden Schaft fortsetzt. Eine Anordnung, die vielleicht nicht ausschliesslich in diesem Theil der Rinde sich findet, zeigt Fig. 6, *e*; die Radiärschäfte der grossen Pyramiden ziehen, zu gedrängten Bündeln vereinigt, bis hoch in die zweite Schicht, wo sie auseinandertreten, um getrennt die plexiforme Schicht zu erreichen. Wahrscheinlich verzweigen sich über den Radiärbündeln die Fasern, in welche sich der Axencylinder der kleinen und mittelgrossen Typen der doppeltgebüschelten Zellen auflöst. Die vierte Schicht birgt überdies einige Zellen mit kurzem Axencylinder, die in der Mehrzahl den doppeltgebüschelten Typen und den grossen Zellen mit aufsteigendem Martinotti'schen Axencylinder gleichen oder solchen mit einem Axencylinder, der in geringer Entfernung von der Zelle sich verzweigt und endet.

Fünfte Schicht, Körner oder kleine Zellen. — Die Untersuchung dieser Schicht fördert an Nissl-Präparaten bald eine grosse Vielgestal-

Fig. 6.



Pyramidenzellen der zweiten und dritten Schicht.

A, plexiforme Schicht; *B*, kleine Pyramiden; *C*, mittelgrosse Pyramiden; *a*, *b*, kleine Pyramiden; *f*, mittelgrosse Pyramide; *d*, doppeltgebüschelte Zelle mit gewundenen Dendriten; *c*, Zelle mit gebogenem und aufsteigendem Axencylinder; *e*, Bündel von Pyramidenschäften.

tigkeit der Zellen zu Tage. Die grossen Exemplare (20 zu 20 μ oder mehr) sind spärlich, von kugeliger, polygonaler oder sternförmiger Gestalt, reich an Protoplasma und mit verschiedenen divergirenden Dendriten versehen; sie sind über die ganze fünfte Schicht zerstreut, scheinen aber im äusseren Drittel derselben unterhalb der Riesenpyramiden etwas zahlreicher zu sein. Nicht selten trifft man sie in Gruppen zu zweien oder dreien. Ihr Protoplasma sieht in Nissl-Präparaten gewöhnlich sehr blass aus und bildet ebenso sehr blasse Chromatinnetze; zuweilen jedoch ist die protoplasmatische Chromatinsubstanz reichlicher und hat der Zellkörper einen dunklen Farbenton, fast so dunkel wie bei den grossen Pyramiden.

Die kleinen Zellen, deren Durchmesser nicht mehr als 7 : 9 μ zu betragen pflegt, sind viel zahlreicher und ordnen sich zu verticalen Plejaden an, in denen sich die Zellkörper oft berühren. Diese Zellen haben ein blasses spärliches Protoplasma, das fast ganz frei von Chromatinkörnern ist, und zwei oder mehr helle Fortsätze, die schwer wahrzunehmen sind, weil sie sich unmittelbar in dem Gewirr des intercellulären Plexus verlieren. Unter denjenigen Formen, welche diese kleinen Zellen in Nissl-Präparaten zeigen, findet man: die Pyramide, zweifellos den kleinen Pyramidenzellen des gewöhnlichen Typus entsprechend; die Spindel, mit zwei polaren Fortsätzen versehen, das Polygon oder die Kugel, aus deren Contur feine Dendriten entspringen. Diese beiden letzten Typen repräsentiren wahrscheinlich Zellen mit kurzem Axencylinder.

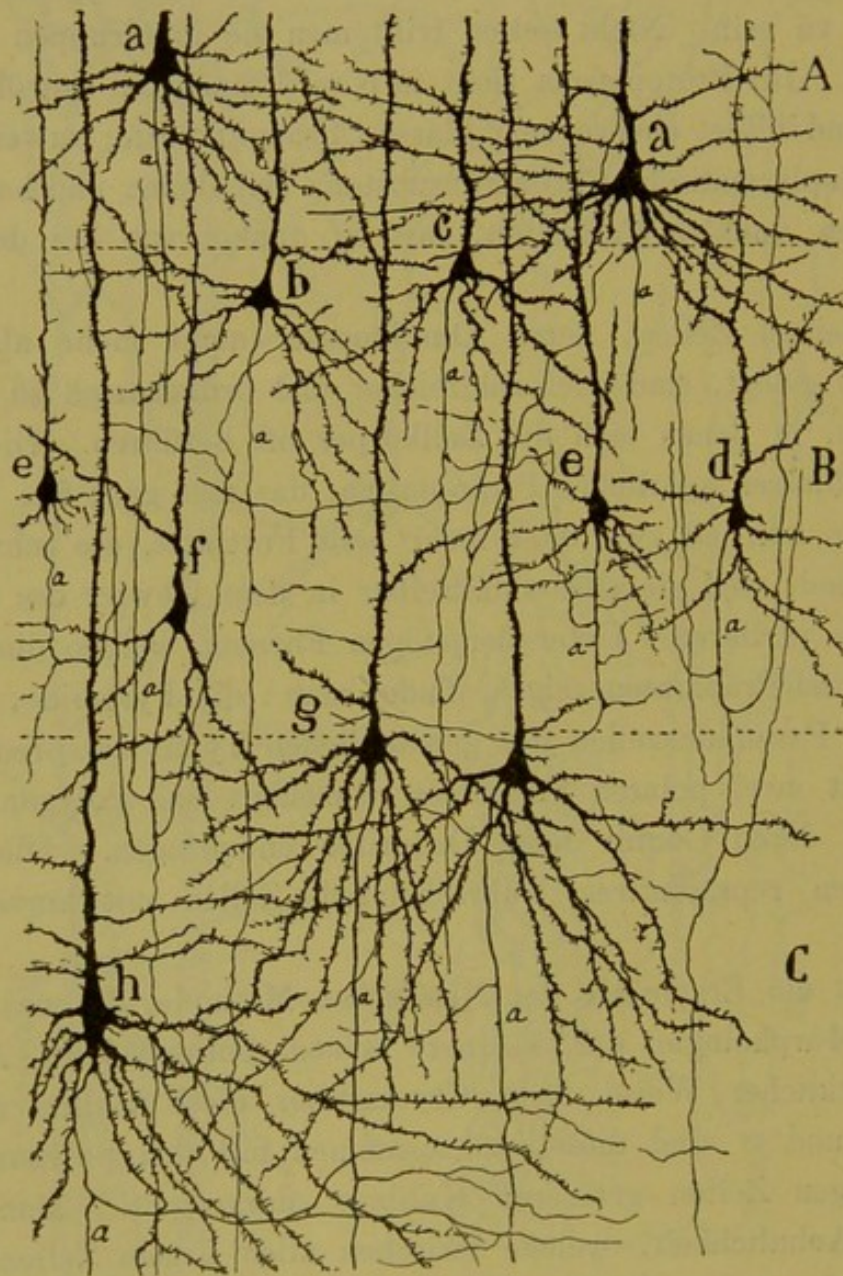
So weit die Ergebnisse der Nissl'schen Methode, die uns über die wirkliche Morphologie der Körner keinen hinreichenden Aufschluss giebt. Glücklicher Weise färbt Chromsilber diese Zellen recht gut. In Fig. 7 und 8 sind dieselben zusammen mit den polygonalen und spindelförmigen Zellen grösseren Kalibers dargestellt. Man bemerkt die grosse Aehnlichkeit, welche zwischen allen diesen Zellen und den von uns in der entsprechenden Schicht der motorischen Rinde erwähnten besteht.

Auch hier, wie dort, hat man Zellen mit langem und solche mit kurzem Axencylinder zu unterscheiden.

a) Kleine Pyramiden. Sie sind über die ganze fünfte Schicht

verstreut, jedoch etwas zahlreicher in der tieferen Hälfte derselben anzutreffen, obgleich es auch hiervon Ausnahmen giebt. Ihre Morphologie gleicht derjenigen der gewöhnlichen Pyramiden, d. h. sie haben einen

Fig. 7.



Zellen der vierten (A), fünften (B) und sechsten (C) Schicht der ersten Temporalwindung des 20 tägigen Kindes.

a, grosse oberflächliche Pyramiden; *b*, *c*, kleine Pyramiden der fünften Schicht; *c*, *d*, *f*, Pyramiden mit einem zum Theil in bogenförmige Collateralen aufgelösten Axencylinder; *g*, *h*, grosse Pyramiden der sechsten Schicht.

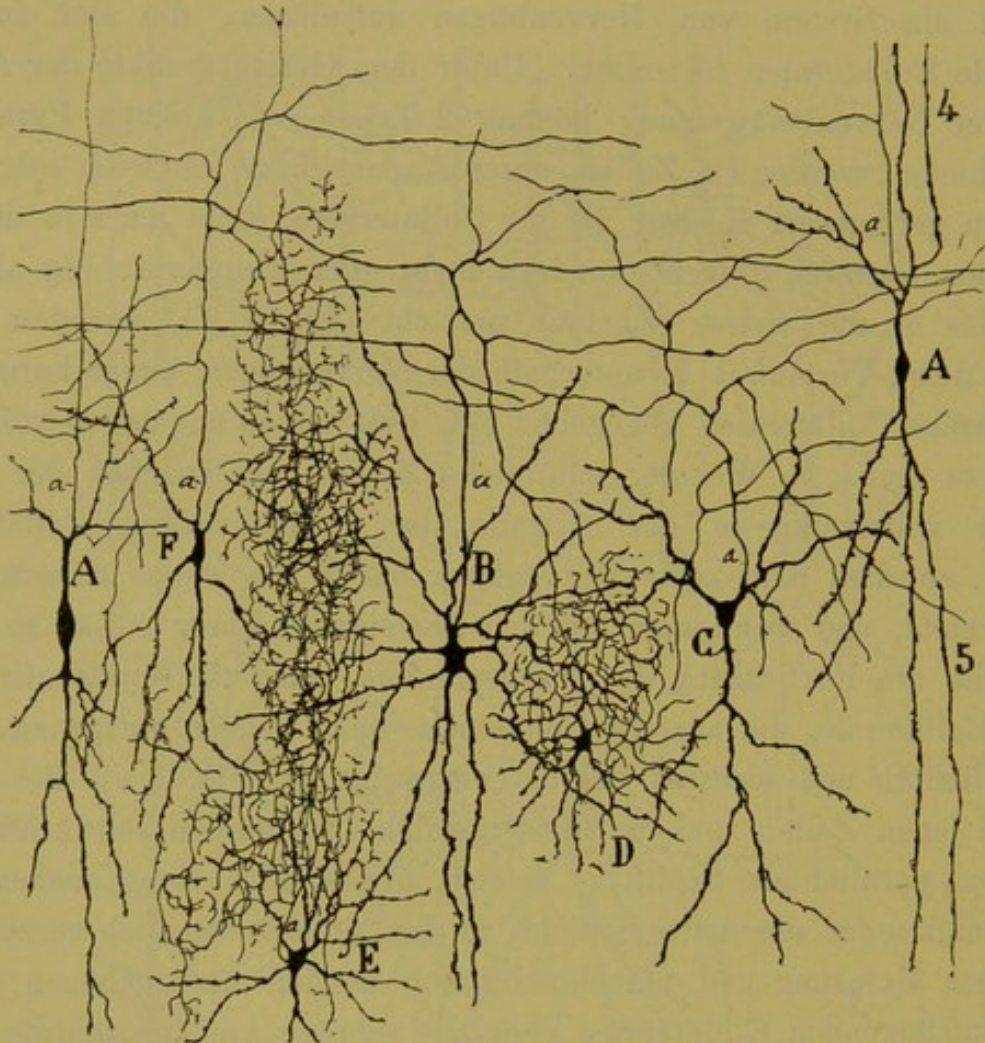
ungetheilten Radiärschaft, der bis in die plexiforme Schicht verläuft, einen mittelgrossen oder kleinen (10 : 12 oder 14 μ) dreieckigen, jedoch öfters ei- oder kugelförmigen Körper, aus dem einige zarte und nicht sehr lange laterale und absteigende Dendriten hervorgehen, und endlich einen feinen Axencylinder, der die Eigentümlichkeit besitzt, sich in ein System von Nervenbögen aufzulösen, die sich in aufsteigende Collateralen fortsetzen. Unter dem Gesichtspunkte der Anordnung der Nervenverzweigung können 2 Typen von kleinen Pyramiden unterschieden werden: 1. Zellen, deren Axencylinder, obgleich sehr dünn und von geringerem Kaliber als die Collateralen, nicht ganz in der Bildung der letzteren aufgeht, sondern mehr oder weniger schräg abwärts steigt, bis er die weisse Substanz erreicht (Fig. 7, *f*), nachdem er in seinem tiefen Verlauf, d. h. unterhalb der Nervenbögen, einige horizontale und schräge Collateralen abgegeben hat; dies schien uns der gewöhnliche Typus zu sein. 2. Weniger zahlreiche Zellen, bei welchen der Axencylinder vollständig in der Abgabe der bogenförmigen Collateralen aufgeht, so dass man keine Nervenfasern bis in die weisse Substanz absteigen sieht, und wenn man auf eine absteigende Faser stösst, so bildet sie nicht die Fortsetzung des Axencylinders, sondern repräsentirt eine dünne Collaterale, die aus der Convexität eines Bogens entsprungen und in der fünften und sechsten Schicht verzweigt ist (Fig. 7, *e*). Bei diesen wie bei jenen Zellen sind die aufsteigenden Collateralen sehr kräftig und erreichen, parallel zum Schaft zu zweien, dreien oder vieren ziehend, die vierte und sogar die dritte Schicht, in der sie sich reichlich verzweigen; an ihrem Ursprung und manchmal schon an den Anfangsbögen senden diese aufsteigenden Collateralen ebenfalls schräge und horizontale Aeste aus, die vielleicht dazu bestimmt sind, mit den Schäften der benachbarten Pyramiden in Verbindung zu treten.

b) Grosse und mittelgrosse dislocirte Pyramiden. Wenn auch spärlich vorhanden, so sind doch gewöhnlich in der fünften Schicht mittelgrosse oder grosse Pyramiden anzutreffen, die gänzlich den Riesen- und mittelgrossen Zellen der benachbarten Schichten (Fig. 7, *c*, *g*) gleichen.

c) Zellen mit kurzem Axencylinder. Diese Zellen bilden den Hauptbestandtheil der fünften Schicht und gehören verschiedenen Typen an. Die in unseren Präparaten am häufigsten angetroffenen sind:

1. Spindelzelle, mittelgross, mit langen auf- und absteigenden Dendriten versehen, die gewöhnlich aus polaren Schäften entspringen (Fig. 8, A). Der Axencylinder entspringt aus dem oberen Schaft, steigt nach

Fig. 8.



Verschiedene Typen von Zellen mit kurzem Axencylinder der fünften Schicht. Einmonatiges Kind.

A, Spindelzellen mit aufsteigendem Axencylinder; B, Zelle mit einem in sehr lange horizontale Aeste aufgelösten Axencylinder; C, F, Zellen mit weniger ausgedehnter Nervenverzweigung; E, neurogliaforme Zelle mit einem in ein sehr dichtes, mit Nestchen besetztes Netz aufgelösten Axencylinder; D, neurogliaforme Zelle mit gedrängter Nervenverzweigung; 4, Schicht der grossen oberflächlichen Pyramiden; 5, Körner.

Abgabe von Collateralen an die vierte und dritte Schicht nach aufwärts und erreicht vielleicht die erste. Diese Zelle repräsentirt vermuthlich irgend eine Kategorie von Martinotti'schen Zellen.

2. Mittelgrosse, zuweilen auch grosse Zelle, dreieckig oder sternförmig, mit langen und divergirenden Dendriten und mit einem aufsteigenden Axencylinder versehen, der sich im Niveau der oberen Grenze der fünften Schicht oder inmitten der vierten in sehr lange horizontale oder schräge Collateralen auflöst, ohne dass einige mit absteigendem Verlaufe fehlen (Fig. 8, *B, C*). Man wird sich erinnern, dass dieser Typus sich auch in der motorischen und optischen Rinde häufig findet.

3. Spindelförmige oder dreieckige Zelle, mittelgross oder klein, deren aufsteigender Axencylinder sich im äusseren Drittel der fünften Schicht und inmitten der vierten (Fig. 8, *F*) verzweigt. Bezüglich der Ausbreitung und Menge der Verzweigungen des Axencylinders existiren mannigfache Variationen dieser Zellen.

4. Mittelgrosse Spindel- oder Sternzelle mit gewundenen und verstrickten Dendriten, deren Axencylinder sich vertical in der fünften Schicht erstreckt und in ein sehr gedrängtes und im radiären Sinne verlängertes Geflecht von feinen Nervenverzweigungen auflöst, in welchem sich die Zellkörper der Körner deutlich abheben (Fig. 8, *E* und Fig. 9, *A, B*).

Diese Zellen schienen ziemlich zahlreich zu sein, und zwischen ihnen und den neurogliaförmigen beobachtete ich viele Uebergangsstufen. Wenn sich viele von ihnen auf einmal färben, berühren sich ihre äusserst zarten und varikösen, fast granulierten Nervenverzweigungen und verschmelzen in der Körnerschicht zu einem continuirlichen und sehr dichten Geflecht. Dasselbe wandelt sich zu zahlreichen pericellulären Nestern um und ist so ausgedehnt, dass es die Grenzen der fünften Schicht überschreitet und sich bis in die vierte fortsetzt, wo es allerdings viel lockerer und lückenhafter erscheint.

5. Zwerg- oder neurogliaförmige, mit dünnen und kurzen Dendriten versehene Zellen; der Axencylinder ist dünn und in dichte, kurze Verzweigungen aufgelöst (Fig. 8, *D*).

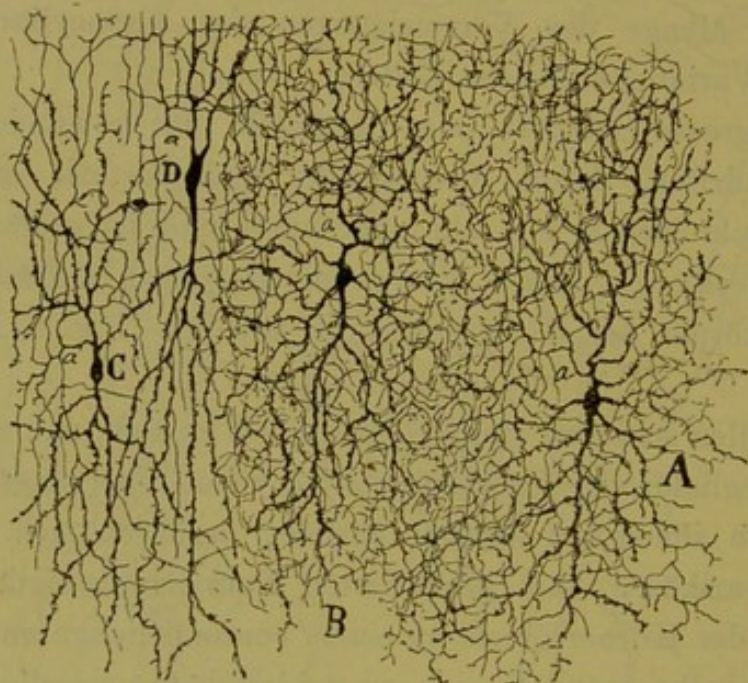
6. Mittelgrosse, spindelförmige oder dreieckige, mit verticalen zarten Dendriten versehene Zelle. Diese Dendriten sind fast glatt, sehr lang, von einander gesondert, wellenförmig und erstrecken sich über einen beträchtlichen Theil der grauen Substanz. Der Axencylinder, aus einer Dendrite hervorgehend, theilt sich in aufsteigende und absteigende Aeste,

die ein ausgedehntes Gebiet umfassen (Fig. 10, D). Dieser Typus schien mir eine Varietät der doppeltgebüschelten Zelle zu sein.

7. Gewöhnliche, kleine und mittelgrosse doppeltgebüschelte Zellen von dem bei der zweiten Schicht erwähnten Typus. Er ist characterisirt durch die wellige und gekräuselte Anordnung der Dendriten. —

Wir resumiren: Die Körnerschicht stellt dasjenige Rindengebiet dar, in welchem sich die Zellen mit kurzem Axencylinder und die Elemente mit aufsteigendem Axencylinder

Fig. 9.



Nervenplexus, in der fünften Schicht erzeugt durch die Verzweigungen der Axencylinder der verlängerten neurogliaformen Zellen und durch diejenige einer doppeltgebüschelten Zelle.

concentriren. Diese Zellen liegen nicht ausschliesslich in der Körnerschicht, sie befinden sich, wenigstens ihre Haupttypen, auch in den übrigen Schichten, aber sie bevorzugen diese Stelle der grauen Substanz als den geeignetsten Ort für die Entwicklung ihrer Thätigkeit, die ohne Zweifel darin besteht, Verbindungen mit allen Zellen mit langem Axencylinder der Rindenschichten, besonders mit den grossen und mittelgrossen Pyramiden der vierten und sechsten Schicht herzustellen. Der associative Character der Zellen der fünften Schicht markirt sich sogar in ihren kleinen Pyramiden, deren Nervencollateralverzweigung, die

von dickeren Aesten als die Fortsetzung des Axencylinders gebildet ist, viel mehr an die Elemente mit kurzem Axencylinder als an diejenigen mit langem erinnert. Aus all' dem lässt sich vermuthen, dass die Körnerschicht, ähnlich wie die in der Sehrinde, der Hauptort der Verzweigung exogener Fasern, vielleicht von acustischen Leitern zweiter Ordnung ist

Sechste Schicht, tiefe mittelgrosse Pyramiden. — Diese Schicht enthält Elemente von verschiedener Form und Ausdehnung, jedoch scheint unter ihnen, besonders in den oberflächlicheren Ebenen derselben, der Pyramidentypus vorzuwiegen, der etwas grösser ist als der der mittelgrossen Pyramiden (16 zu 28).

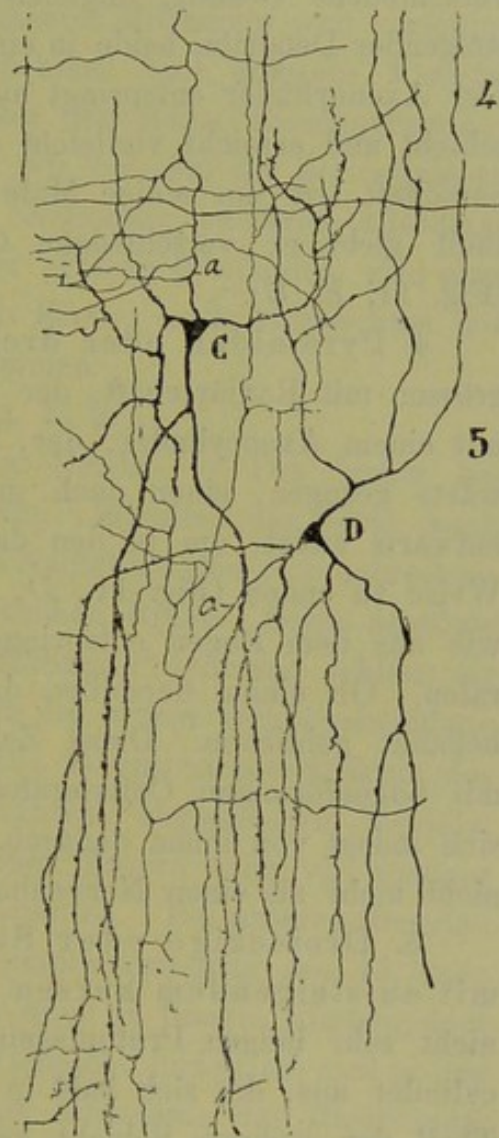
Es giebt jedoch auch Elemente, deren Aussehen sich mehr dem der Pyramiden der vierten Schicht nähert, von denen sie sich nur durch die etwas schmalere Basilarportion unterscheiden.

Mittelst der Golgi-Methode beobachtet man in dieser Schicht die folgenden Typen:

1. Mittelgrosse und grosse Pyramiden, mit einem oder mehreren radiären, bis in die erste Schicht verlängerten Schäften versehen, sowie mit einem absteigenden Büschel von Basilardendriten und mit einem Axencylinder, der vermuthlich bis in die weisse Substanz zieht und aus dem vier bis sechs, in der sechsten Schicht verzweigte Collateralen entspringen (Fig. 7, *g, h*).

2. Dreieckige Zellen mit absteigendem Axencylinder. — Analog den bei der motorischen Rinde be-

Fig. 10.



Zelltypen mit kurzem Axencylinder der fünften Schicht.

C, Zelle mit langem absteigendem Büschel und mit aufsteigendem Axencylinder; *D*, Zelle mit einem doppelten und sehr langen Büschel von Dendriten; *a*, Axencylinder.

schriebenen besitzen sie zwei Radiärschäfte, einen absteigenden und einen bis in die erste Schicht verlängerten aufsteigenden, sowie eine starke seitliche Spitze, aus der ein kurzer, in Dendriten aufgelöster Schaft entspringt. Der Axencylinder zieht in die weisse Substanz (Fig. 11, *J*).

3. Spindelförmige Zellen mit aufsteigendem Axencylinder. — Dieser Typus ist sehr häufig, sowohl in der sechsten wie in der siebenten Schicht, vielleicht noch häufiger als die Pyramide. Er besitzt verschiedene Gestalt, obgleich der bipolare Typus mit auf- und absteigender Dendrite, beide in ein Büschel von Aesten aufgelöst, vorwiegt. Der Axencylinder entspringt aus dem oberen Schaft, kreuzt die Körnerschicht und erreicht vielleicht die plexiforme Schicht, bis in deren Nachbarschaft wir ihn einige Male verfolgen konnten. In seinem Anfangstheil giebt er verschiedene Collateralen an die sechste Schicht ab (Fig. 11, *E*, *G*).

4. Pyramiden oder dreieckige Zellen, bald mittelgross, bald grösser mit Radiärschaft, der bis in die plexiforme Schicht reicht, und mit einem Axencylinder, der, nachdem er erst eine kurze Strecke abwärts gezogen, einen nach unten convexen Bogen macht und alsbald aufwärts steigt, um in den darüberliegenden Schichten auf unbekannte Weise zu enden (Fig. 11, *D*, *B*, *C*). Aus dem absteigenden Theil sowie aus dem Bogen entspringen einige quere und absteigende Collateralen. Ob einige derselben die weisse Substanz erreichen, ist uns unbekannt geblieben. Diese Zellen ähneln sehr den kleinen Pyramiden mit bogenförmigen Collateralen der fünften Schicht; sie unterscheiden sich indess von ihnen dadurch, dass sie im Allgemeinen stärker sind und nicht mehr als einen Nervenbogen besitzen.

5. Dreieckige oder Sternzelle von mittlerer Grösse und mit aufsteigendem kurzen Axencylinder. — Dieser Zelltypus, mit nicht sehr langen Protoplasmafortsätzen versehen, sendet einen Axencylinder aus, der sich bald in der Körnerschicht, bald in dem äusseren Theil der sechsten Schicht verzweigt (Fig. 11, *F*). Es existiren noch andere ähnliche Typen, deren Nervenfortsatz sich in geringerer Entfernung spaltet und eine diffuse Verzweigung bildet, welche das typische Verhalten der sogenannten Golgi'schen, von Mondino und Martinotti genau beschriebenen Zellen darstellt.

6. Golgi'sche Zellen oder Riesenzellen mit kurzem Axencylinder. — Die sechste und siebente Schicht, seltener die Schichten der mittelgrossen und grossen Pyramiden, enthalten gewisse sternförmige Riesenzellen, von denen wir ein Exemplar in Fig. 14 *E* darstellen. Sie besitzen sehr lange Dendriten, die nach allen Richtungen ausstrahlen, hauptsächlich aber radiär; der ziemlich dicke Axencylinder löst sich alsbald in eine laxe Verzweigung von sehr langen schrägen und horizontalen Aestchen auf, welche sich oft circa ein Zehntel Millimeter weit verfolgen lassen. Dieser Zelltypus ist meines Erachtens eine grössere Varietät der in der motorischen Rinde im Niveau der tiefen Riesenpyramiden gefundenen Zellspecies. Jedoch konnten wir bei ihm die pericellulären Verzweigungen nicht nachweisen. Jene Zellnester existiren allerdings auch hier, besonders in der Umgebung der grossen Pyramiden, sind aber nicht so deutlich wie in der motorischen Rinde; auch vermochten wir die Herkunft ihrer Fasern nicht zu bestimmen.

7. Kleine neurogliaforme Zellen (Fig. 11 *H*).

Specifische Zellen der acustischen Rinde. — Die bisher beschriebenen Zellen trifft man, abgesehen von Varietäten der Form, auch in allen übrigen Rindengebieten an; die im Nachfolgenden zu beschreibenden jedoch finden sich nur in der acustischen Rinde. Diese absolute Constanz (in 20 oder 21 nach Golgi gefärbten Präparaten fehlten sie nicht ein einziges Mal), mit der sie sich in der ersten Temporalwindung zeigen, nöthigt uns, sie als das anatomische Hauptcharacteristikum des acustischen Centrums der Rinde zu betrachten, obgleich wir bis jetzt weder ihre Verbindungen mit den acustischen Fasern noch viel weniger ihre physiologische Bedeutung nachweisen konnten. Bei unseren jüngsten Untersuchungen des Baues der zweiten Temporalwindung des 15 Tage bis 1 Monat alten Kindes vermochten wir auch in diesem Rindengebiet diese interessanten Zellen zu erkennen. Vielleicht finden sie sich in der gesammten Rinde des Temporallappens mit Ausnahme der Riechrinde.

Diese Zellen bewohnen alle Rindenschichten mit Ausnahme der ersten, sie sind weniger zahlreich in der zweiten, häufiger in der dritten, vierten und fünften und erreichen ihre grösste Zahl in der sechsten und siebenten; in diesem relativen Zahlenverhältniss fanden sie sich in unseren Präparaten.

In Golgi-Präparaten ist ihre Gestalt spindelförmig oder dreieckig und haben sie sehr starke horizontale Aeste (Fig. 12, *A, D*), deren

Fig. 11.

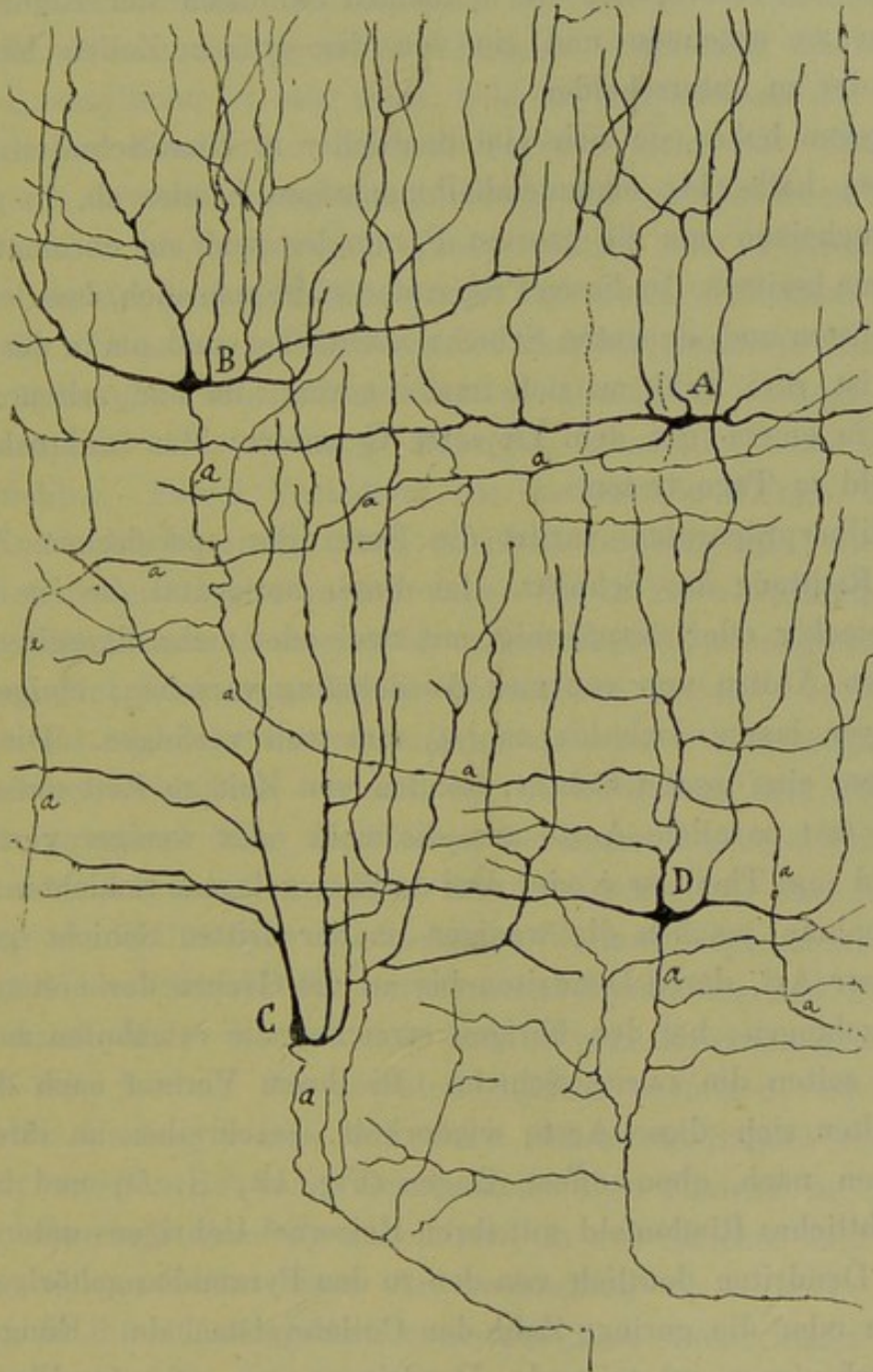


Verschiedene Zelltypen der sechsten und des Anfangs der siebenten Schicht. Einen Monat altes Kind.

5, Körnerschicht; 6, mittelgrosse, tiefe Zellen, *D, B*, grosse Zellen mit langem aufsteigenden Axencylinder; *J, K*, grosse Pyramiden mit langem Axencylinder; *C*, grosse polygonale Zelle mit langem Axencylinder, der drei starke aufsteigende Collateralen abgibt; *E, G*, kleine Zellen mit langem aufsteigenden Axencylinder; *F*, Zelle mit kurzem in horizontale Zweige aufgelösten Axencylinder; *H*, neurogliaformer Typus; *I*, spindelförmige Zellen oder kleine Pyramiden.

Kaliber 30 : 40 bis 60 μ beträgt. In, nach Nissl gefärbten Schnitten durch das Gehirn eines Erwachsenen erscheinen sie ziemlich zart, was

Fig. 12.



Vier specifische Riesenzellen der ersten Temporalwindung des einmonatigen Kindes.

A und B, Zellen, die in der vierten Schicht gefunden wurden; C, D, Zellen aus der sechsten; a, Axencylinder. — In dieser Figur ist nur ein Theil der Dendritenverzweigung sichtbar. Obj. A, Zeiss.

vermuthen lässt, dass sie ihre Fortsätze auf Kosten des Zellkörpers aussenden in dem Maasse, als sie ihre Entwicklung vervollständigen, wie dies auch bei vielen anderen Zellen der Fall. Dieser Umstand und die Blässe des Körpers, der sehr wenig Chromatinkörner besitzt, erklären die Schwierigkeit, sie in dünnen Schnitten der Rinde des Erwachsenen zu erkennen und sie von den grossen Zellen mit kurzem Axencylinder zu unterscheiden.

Hingegen heben sie sich viel deutlicher in Nissl-Schnitten des Gehirns eines halb- bis einundeinhalbmonatigen Kindes ab, in denen sie grösser erscheinen als die grossen Pyramiden und ein chromatinreiches Protoplasma besitzen. In diesen Präparaten sieht man auch, dass jene Zellen in der sechsten und siebenten Schicht zahlreicher sind als in den übrigen. Indessen ist ihre Zahl an sich immer gering, da nur selten mehr als 3 Zellen in einem mit dem Objectiv C untersuchten mikroskopischen Gesichtsfeld zu Tage treten.

In Silberpräparaten variirt die Form der specifischen Zellen je nach der Richtung des Schnitts. Ist dieser horizontal, so ist der Zellkörper dreieckig oder sternförmig, mit zwei oder mehr divergirenden und horizontalen Aesten von enormer Ausdehnung versehen; einige Zweige der letzteren lassen sich bis zu $\frac{1}{10}$ mm weit verfolgen. Diese Fortsätze haben eine rauhe Contur, senden von Zeit zu Zeit aufsteigende, manchmal fast parallele Aeste aus, die mehr oder weniger vertical aufsteigen und zum Theil zwei oder drei darüber gelegene Schichten kreuzen. Eine Ausnahme machen die wenigen in der dritten Schicht gelegenen Zellen dieser Art, deren Dendriten bis an die Grenze der ersten Schicht (Fig. 13) gelangen; bei den übrigen erreichen die erwähnten aufsteigenden Aeste selten die zweite Schicht. In ihrem Verlauf nach der Peripherie spalten sich diese Aeste wiederholt, beschreiben an ihren Theilungspunkten nach oben offene Bogen (Fig. 12, *A*, *D*) und bedecken ein beträchtliches Rindenfeld mit ihren Reisern. Uebrigens unterscheiden sich diese Dendriten deutlich von den zu den Pyramiden gehörigen durch das Fehlen oder die geringe Zahl der Collateralstacheln. Einige Zellen senden auch lange absteigende Dendriten aus, wie in Fig. 13 ersichtlich.

Die auf- und absteigenden und horizontalen Fortsätze nehmen in

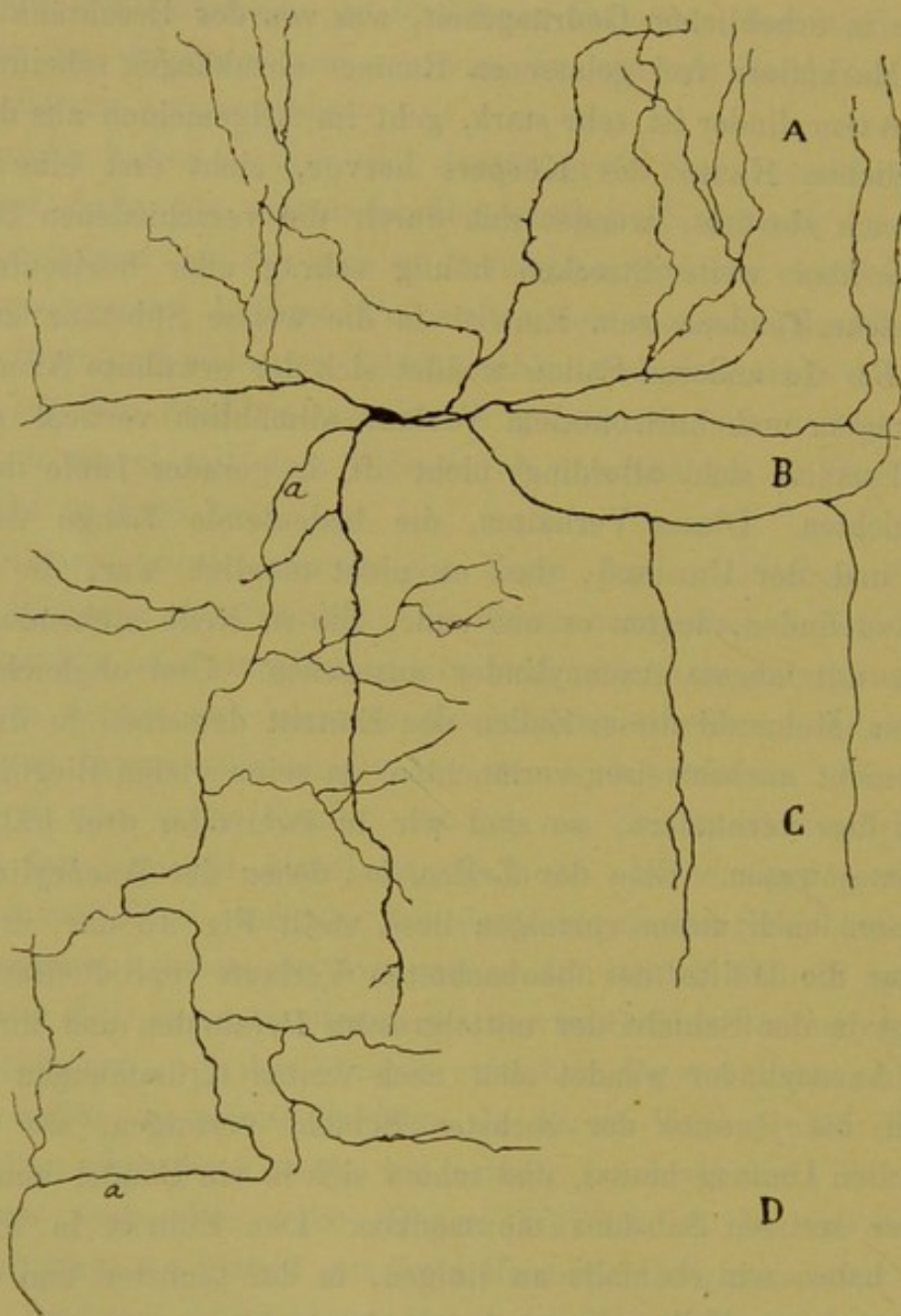
ihrer Gesammtheit eine beträchtliche Fläche ein; bei manchen Zellen beträgt sie mehr als ein Cubikmillimeter. Indess erstrecken die in der siebenten Schicht gelegenen Zellen ihre Fortsätze über ein viel geringeres Gebiet, haben oft keine absteigenden Fortsätze und die aufsteigenden in erheblicher Gedrängtheit, was von der Beschränktheit des von den Markfasern frei gelassenen Raumes abzuhängen scheint.

Der Axencylinder ist sehr stark, geht im Allgemeinen aus der tiefen oder seitlichen Kante des Körpers hervor, zieht erst eine gewisse Strecke nach abwärts, wendet sich durch die verschiedenen Schichten der Rinde über weite Strecken häufig schräg oder horizontal, ohne irgend welche Tendenz zum Eintritt in die weisse Substanz zu zeigen (Fig. 12, *B*). In anderen Fällen wendet sich der erwähnte Axencylinder nach schrägem und horizontalem Verlauf allmählich vertical nach abwärts und nähert sich, allerdings nicht oft, in gerader Linie den tiefen Rindenschichten. Dieses Verhalten, die bedeutende Länge des Axencylinders und der Umstand, dass es nicht möglich war, die Endverzweigung zu finden, legten es uns nahe, die in Rede stehenden Zellen als Zellen mit langem Axencylinder anzusehen. Und obgleich wir bei der grossen Mehrzahl dieser Zellen den Eintritt desselben in die weisse Substanz nicht nachzuweisen vermochten, da seine vielen Biegungen und Schlingen dies verhindern, so sind wir in zwei oder drei Fällen doch glücklicher gewesen. Eine der Zellen, bei denen der Axencylinder sich am weitesten nach unten verfolgen liess, stellt Fig. 13 dar, in der wir jedoch nur die Hälfte des beobachteten Verlaufs reproduciren. Diese Zelle liegt in der Schicht der mittelgrossen Pyramiden und ihr anfangs schräger Axencylinder wendet sich nach weiten Krümmungen abwärts, lässt sich bis jenseits der sechsten Schicht verfolgen, wo er noch seinen vollen Umfang besass, und schien sich in ein Bündel von Nervenfasern der weissen Substanz einzusenken. Den Eintritt in die weisse Substanz haben wir ebenfalls an einigen, in der sechsten und siebenten Schicht gelegenen Zellen dieser Art beobachtet.

Schon in ihrem Anfangstheil entsenden diese Axencylinder 3, 4 oder mehr Collateralen, die sich über ein ausgedehntes Rindengebiet reichlich verzweigen (Fig. 13). Einige dieser Collateralen ziehen rückläufig, wie aus Fig. 12 ersichtlich. Bei der in Fig. 13 dargestellten Zelle zählt

man mehr als zehn Collateralen, deren secundäre Zweige sehr dünn sind und vorwiegend horizontal verlaufen.

Fig. 13.



Spezifische Riesenzelle der Temporalrinde des einmonatigen Kindes. Der Axencylinder ist Raumersparniss halber nur in einem Theile seines Verlaufes gezeichnet.

A, Schicht der kleinen Pyramiden; B, mittelgrosse Pyramiden; C, grosse oberflächliche Pyramiden; D, Körner; a, Axencylinder. — Untersuchung mit schwacher Vergrösserung.

Es ist unmöglich, eine nur einigermaassen sichere Hypothese für die functionelle Bedeutung dieser eigenthümlichen Zellen der Hörrinde aufzustellen. Am ehesten lassen sie sich mit den grossen Sternzellen der Sehrinde vergleichen. Klarheit liesse sich hierüber gewinnen, wenn es gelungen wäre, die Nervenendfasern festzustellen, mit welchen diese Zellen sich verbinden; jedoch sind alle Bemühungen, perisomatische Verzweigungen sowie eine besondere Verknüpfung der Dendriten mit dem Plexus der fünften Schicht aufzufinden, fruchtlos geblieben.

Siebente Schicht oder Schicht der Spindelzellen. — Sie enthält dieselben Elemente wie in der motorischen Rinde, d. h. zahlreiche Spindelzellen mit aufsteigendem Axencylinder, viele Zellen mit kurzem Axencylinder und einige dreieckige, spindelförmige und auch pyramidale Zellen mit absteigendem, für die weisse Substanz bestimmten Axencylinder.

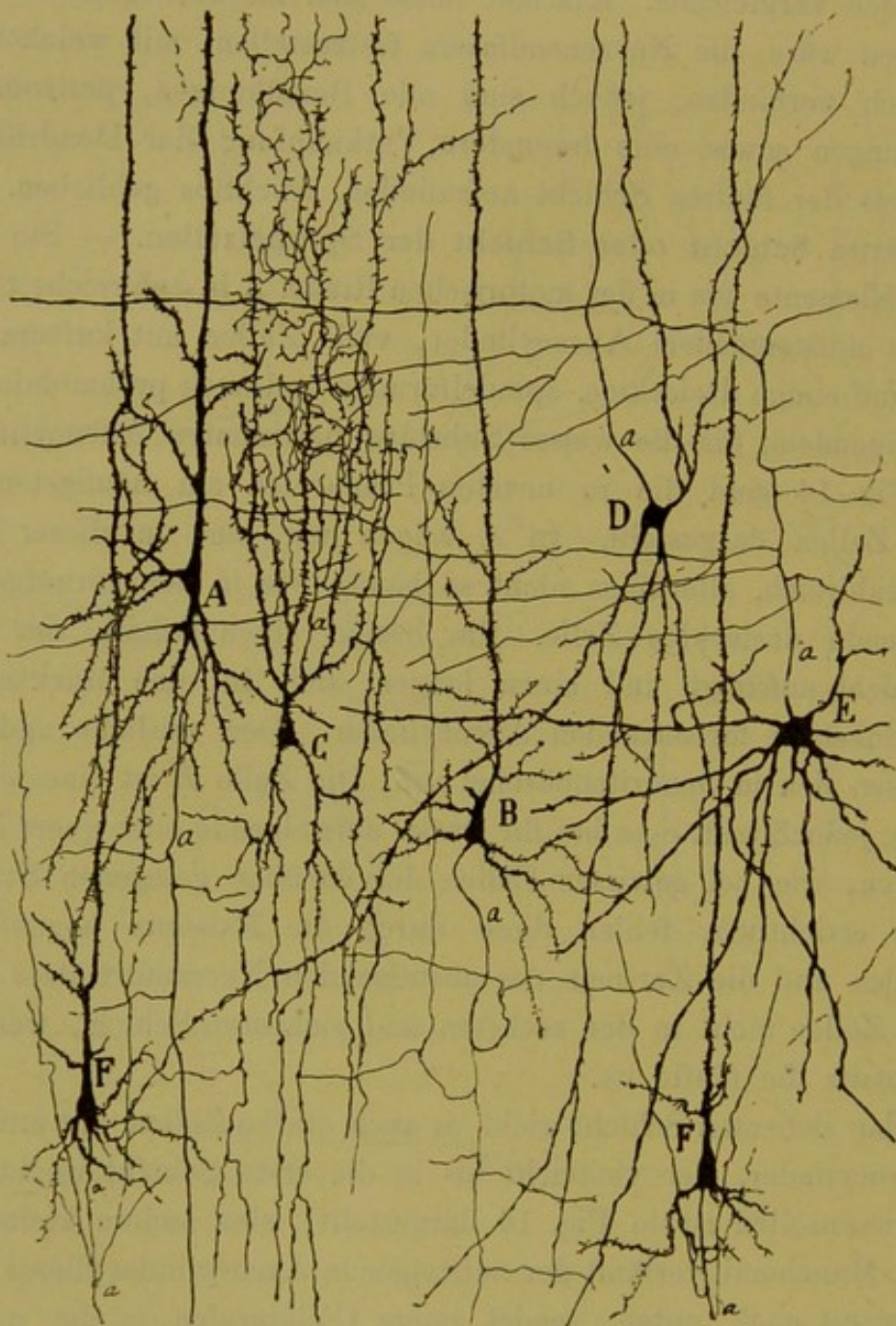
In Fig. 14 sind die in unseren Präparaten am häufigsten ange-
troffenen Zellen dargestellt. In *A* zeigen wir eine in dieser Schicht ziemlich zahlreich, allerdings nicht so häufig wie in der vorausgehenden vorkommende dreieckige Zelle. Sie besitzt einen Schaft, der in die erste Schicht aufsteigt und einen langen, sich in eine Markfaser der weissen Substanz fortsetzenden Axencylinder. Der seitliche und untere Schaft lösen sich in Dendritenbüschel auf. Die Zelle *B* ist eine wirkliche Pyramide, jedoch trifft man bei ihr starke aufsteigende oder quere Nerven-collateralen, wie bei gewissen Zellen der darüber gelegenen Schichten.

Wie ersichtlich, fehlen diese durch die Existenz bogenförmiger Collateralen und die Zartheit des absteigenden Nervenfortsatzes characterisirten Zellen nicht in der sechsten und siebenten Schicht, wenn auch ihr Hauptsitz die fünfte ist.

In der siebenten Schicht giebt es auch starke Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der vielleicht bis in die erste Schicht reicht. Eine dieser Riesenzellen ist in Fig. 14 dargestellt; eine andere kleine in *D*, Fig. 11. Manchmal verläuft der aufsteigende Axencylinder dieser grossen Zellen zuerst nach unten, sendet einige Collateralen in die unterhalb der Zelle gelegene Region und steigt nachher vielleicht aufwärts in die plexiforme Schicht.

Ein anderer sehr gewöhnlicher Typus, der namentlich in der Nähe der weissen Substanz häufig vorkommt, ist die mittelgrosse Pyramide

Fig. 14.



Verschiedene Zelltypen der siebenten Schicht. — Einmonatiges Kind.

A, dreieckige Zelle mit langem Axencylinder; F, etwas eiförmige Zelle mit kurzen basalen Dendriten und rückläufigen Nervencollateralen; B, Pyramide, deren Collateralen stärker sind als der absteigende Theil des Axencylinders; C, grosse doppeltgebüschelte Zelle; E, Riesenzelle mit kurzem Axencylinder, der sich in lange horizontale Collateralen auflöst.

(Fig. 14, *F*), arm an absteigenden Dendriten und mit einem in jene sich versenkenden Axencylinder. Dieser Zelltypus, der auch in der Seh- und Hörrinde zahlreich vertreten ist, erscheint besonders characterisirt durch die rückläufige Richtung seiner Nervencollateralen, welche sich in den höheren Ebenen theils der siebenten, theils der sechsten Schicht verzweigen. Diese Besonderheit ist sehr wichtig, da sie 2 Dinge beweist: 1. dass, welches auch die Vertheilungsebene der Collateralen ist, diese nicht die Ebene ihres Austritts bevorzugen können, welche unveränderlich in bestimmter Entfernung vom Ursprung des Axencylinders liegt; 2. dass, zufolge dem Gesetze der Raumersparniss oder anderen Bedingungen, viele Zellen in grosser Entfernung von dem Territorium liegen, wo ihre Nervencollateralen sich verzweigen, indem diese einen rückwärts gerichteten Verlauf nehmen müssen, um an ihren natürlichen Endigungsort zu gelangen.

Die doppeltgebüschelten Zellen fehlen auch in der siebenten Schicht nicht. Die in Fig. 14, *C*, dargestellte hat mittleren Umfang, stachelige aufsteigende und variköse absteigende Dendriten, welche letzteren sich bis in die weisse Substanz erstrecken, und einen aufsteigenden Axencylinder, der sich nicht in Faserpinsel, sondern in lockere pericelluläre Verzweigungen auflöst. Wie man sieht, stellen die doppeltgebüschelten Zellen einen constanten anatomischen Faktor aller Rindenschichten (mit Ausnahme der ersten) dar und ihre Nervenverzweigung passt sich der Form und Richtung der Zellen mit langem Axencylinder an, mit welchen sie sich verbinden.

Im Allgemeinen (es giebt Ausnahmen) sind die doppeltgebüschelten Zellen um so umfangreicher, je tiefer sie liegen und ihre Nervenverzweigungen werden complicirter und dichter, je kleiner der Zellkörper ist.

Zum Schluss der Schilderung der Zellen der siebenten Schicht wollen wir noch die spindelförmigen Zellen mit langem absteigendem Axencylinder erwähnen, ferner die neurogliaähnlichen Elemente und die Riesen- und mittelgrossen Sternzellen mit kurzem Axencylinder, der sich alsbald in lange horizontale Aeste auflöst, wovon wir in Fig. 14, *E*, ein Exemplar zeigten.

NERVENFASERGEFLECHT DER HÖRRINDE.

Um die Nervenfasern der Reihe nach zu studiren, wollen wir sie zuerst an Weigert-Präparaten und nachher an Chromsilberpräparaten beschreiben.

Markfasern und Geflechte an Weigert-Präparaten. — Wenn man einen Querschnitt durch die Hörrinde untersucht, der nach Weigert-Pal gefärbt ist, so beobachtet man dieselben Nervengeflechte wie in anderen Rindenregionen, jedoch mit einigen geringen Abweichungen. (Fig. 2.)

Die erste Schicht ist ärmer an Markfasern als in der motorischen Rinde und enthält drei Ebenen von solchen: a) eine äussere, submeningeale, zarte, aus dünnen, sehr spärlichen Tuben bestehend, die nach allen Richtungen verlaufen; b) eine mittlere, viel dickere, aus starken Tangentialfasern zusammengesetzt, deren einige sehr lang sind und fast vollkommen parallel zur Windung verlaufen; c) eine tiefe, ziemlich dicke, mit Fasern von geringem Durchmesser, ebenfalls horizontal gerichtet, wenn auch mit weniger Regelmässigkeit als die vorstehenden. Wie schon bemerkt, gehören die dicken Tangentialfasern sehr wahrscheinlich zu den Axencylindern der grossen Specialzellen der ersten Schicht, während die weniger voluminösen Fasern der drei Ebenen, besonders der ersten und dritten, die feinen Aeste der Martinotti'schen Fasern, vielleicht auch von aus der weissen Substanz stammenden Leitungen darstellen.

Vergleicht man diese Präparate aus der Rinde eines Erwachsenen mit den mit Chromsilber gewonnenen eines wenige Tage alten Kindes, so treten einige Unterschiede zu Tage. Zunächst bemerkt man, dass die ganze plexiforme Schicht beim Erwachsenen sich verringert hat, und dass das Gebiet, in dem sich die Tangentialfasern befinden, flacher ist und eine beträchtlich geringere Zahl von Fasern besitzt als in den erwähnten

Silberpräparaten des einmonatigen Kindes. Diese Differenz entsteht meines Erachtens daraus, dass viele der im Gehirn des Neugeborenen auftauchenden Tangentialfasern nicht Axencylinder, sondern horizontale Dendriten sind, vielleicht dazu bestimmt, zu atrophiren und ihre ursprüngliche Richtung zu ändern. Die erwähnte Verschmälerung der Ebene der Tangentialfasern könnte auch die oberflächliche Erweiterung veranlassen, welche die plexiforme Schicht während ihrer Entwicklung zufolge des progressiven Dazwischentretens von Pyramidenbüscheln zwischen die Specialzellen erfährt; diese Büschel dürften vielleicht die erwähnten Zellen und ihre Axencylinder zwingen, sich tangential zu wenden, dabei ihren Verlauf abkürzend. Jedenfalls dürfen wir nicht vergessen, dass die Golgi'sche Methode nur mehr oder weniger embryonäre Verhältnisse zu Tage fördert, welche in den späteren Jahren entsprechend der functionellen Differencirung, um sich der letzteren anzupassen, eine anatomische Veränderung erfahren.

Die Schichten der kleinen und mittelgrossen Pyramiden sind sehr arm an Markfasern. Fast alle, welche vertical diese Schichten kreuzen, gehören zu den sogenannten Martinotti'schen Fasern und sind zarter als die oben erwähnten starken Tangentialfasern. Zuweilen findet man jedoch eine dickere aufsteigende Faser, welche fern aus der Tiefe kommend sowohl eine centripetale, aus der weissen Substanz stammende Leitung als auch den Axencylinder der stern- oder spindelförmigen Riesenzellen (mit aufsteigendem Nervenfortsatz) der sechsten und siebenten Schicht darstellen kann. Was die horizontalen und schrägen Fasern anlangt, so sind sie spärlich, für gewöhnlich zart und bilden kein eigentliches Geflecht. Fast alle entsprechen Collateralen mittelgrosser Pyramiden und Aesten Martinotti'scher Fasern. Diese Faserarmuth in Weigert-Präparaten und die Lage und Richtung der wenigen in diesen zu Tage tretenden Fasern beweist, dass alle die zahlreichen Axencylinder und Nervenverzweigungen der doppeltgebüschelten und sternförmigen Zellen mit kurzem Axencylinder (kleine, mittelgrosse und Riesenzellen) keine Markscheide besitzen.

Zuweilen zeigt sich eine starke Markfaser, welche mehr weniger horizontal die dritte Schicht kreuzt; diese Leitungen, welche bezüglich der Lage mit gewissen dicken Fasern in Golgi-Präparaten überein-

stimmen, stellen wahrscheinlich, wie wir bald sehen werden, centripetale Fasern dar.

Die vierte Schicht oder diejenige der grossen Pyramiden (Fig. 2, 4.) ist viel reicher an Markfasern, die sich in verticale und transversale unterscheiden. Die verticalen, anfangs zerstreut, vereinigen sich alsbald zu radiären Bündeln, welche im tieferen Niveau dieser Schicht vollständig constituirt erscheinen. Wie bekannt, bestehen diese Bündel aus Axencylindern mittelgrosser, kleiner und grosser Pyramiden, vielleicht auch aus dieser und jener centripetalen und Martinotti'schen Faser. Das interradiäre Geflecht (aus horizontalen und schrägen Fasern) ist sehr entwickelt, nimmt nach der Tiefe progressiv zu und vermischt sich hier mit dem noch complicirteren und dichteren, das in der Körnerschicht gelegen ist.

Die Mehrzahl der Fasern des interradiären Geflechts der grossen, oberflächlichen Pyramiden stellt wahrscheinlich Collateralen von Axencylindern grosser und mittelgrosser Pyramiden dar; indess verlaufen in ihm auch, wie wir bald sehen werden, genug horizontale und schräge Aeste, welche aus centripetalen Markfasern stammen, und dicke Axencylinder aus den acustischen Specialzellen.

Im Niveau der fünften Schicht (Körner) erreicht das interradiäre Geflecht seine grösste Complicirtheit und Reichfaltigkeit (Fig. 2, 5.) und lässt sich nach Lage und physiologischer Bedeutung mit dem dichten Geflecht des Gennari'schen Streifens der optischen Rinde und dem charakteristischen der dritten Schicht der motorischen Rinde vergleichen. Indess besitzt das Geflecht in der hier in Rede stehenden Rindengegend nicht so dicke Fasern noch solche Complicirtheit wie in den anderen erwähnten Partieen. An ihm sind betheiligte ausser den radiären Bündeln zahlreiche feine oder mitteldicke Markfasern, welche bald horizontal bald schräg ziehen, und nicht wenige starke Fasern, welche diese Bündel fast rechtwinklig kreuzen und sich auf beträchtliche Strecken verfolgen lassen.

Inmitten der Maschen steckt der kleine Zellkörper der Körner. Das Geflecht setzt sich etwas weniger dicht in die sechste, siebente und achte Schicht fort und weist, je weiter es in die Tiefe dringt, einen grossen Reichthum an dicken, zur Windung parallelen Fasern auf, deren

Mehrzahl als exogene oder centripetale Leiter zu betrachten sind. Jedenfalls schien es uns, als ob die feineren Fasern und engeren Räume des Geflechts der erwähnten Körnerschicht entsprechen.

Man begreift leicht, dass bei dieser Complicirtheit der Fasern es unmöglich sein wird, jede einzelne Leitung bis in die weisse Substanz und bis an ihren Ursprung und ihr Ende zu verfolgen. In der motorischen Region ist es verhältnissmässig leicht, den Eintritt der sensiblen Fasern in den intermediären Streifen, d. h. das Nervengeflecht der dritten Schicht zu beobachten, dank der beträchtlichen Dicke und dem fast immer schrägen oder stufenförmigen Verlauf derselben; anders jedoch in der acustischen, sowohl deswegen, weil hier die centripetalen Fasern einen Durchmesser haben, welcher gewöhnlich denjenigen des Axencylinders der grossen Pyramiden nicht übersteigt, als auch weil sie weniger zahlreich sind und in den tiefen Rindengegenden verschiedene Verlaufsrichtung einschlagen.

Nervengeflechte in Golgi-Präparaten. — Wie vorauszusetzen, zeigen gute Golgi-Präparate bei einem 15 Tage bis einen und einen halben Monat alten Kinde deutlich nicht blos die mit Hämatoxylin färbbaren Fasern, sondern auch eine enorme Menge markloser Fasern, die zu sehr dichten, unentwirrbaren Geflechten angeordnet sind. Wir wollen hier nicht in eine detaillirte Beschreibung derselben eintreten, da wir uns schon in früheren Arbeiten damit beschäftigten, sondern uns damit begnügen, auf einige Eigenthümlichkeiten und auf die Vertheilung der sie zusammensetzenden Fasern hinzuweisen.

Dicke exogene Fasern, welche im Geflecht der Körnerschicht enden. — Bei der Untersuchung von Golgi-Präparaten der acustischen Rinde mit gut imprägnirten Fasern treten diese exogenen Leitungen nicht sofort zu Tage. In der That sind sie nicht zahlreich und ihr Kaliber zu gering, um alsbald die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. Bei genauerer Untersuchung gelingt es jedoch, in einigen Schnitten Fasern von mittlerer Dicke nachzuweisen, welche von der weissen Substanz bis in das Geflecht der fünften Schicht und die benachbarten reichen. In manchen gut gelungenen Schnitten erschienen diese Fasern fast ausschliesslich gefärbt. Sie kreuzen, bald radiär bald schräg, die siebente und sechste Schicht, und in letzterer oder in der fünften ange-

langt, wenden sie sich progressiv horizontal, spalten sich in ihrem Verlauf und bilden sehr lange Aeste, welche zwecks Accommodation an die Körner und Pyramiden grosse Windungen machen. Wie man in Fig. 15, *a* sieht, ordnet sich die Mehrzahl dieser Fasern parallel zur Gehirnoberfläche an und entsendet zuweilen zarte Collateralen, welche sich in die fünfte Schicht verlieren und ein reiches Geflecht erzeugen, das aber weniger dicht ist als das in der optischen und motorischen Rinde erzeugte.

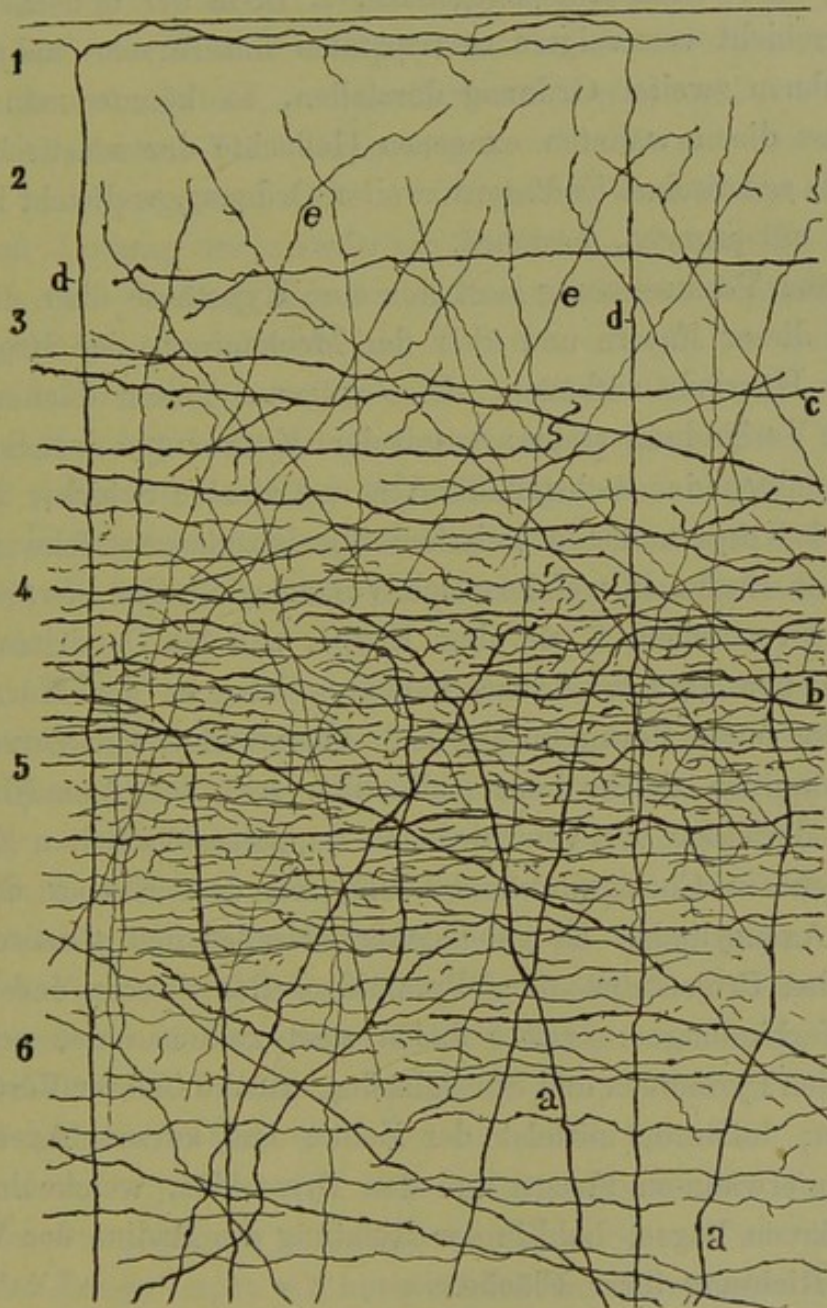
Im Allgemeinen zeigen diese wenigen Collateralen auch horizontalen Verlauf; nur ist derselbe schwer zu verfolgen. Jedoch giebt es neben den Fasern, welche in einem zur ersten Temporalwindung senkrechten Schnitt aus der weissen Substanz kommen, noch andere, welche man bis zu letzterer nicht verfolgen kann, weil sie vielleicht in gekreuzter Richtung, d. h. parallel zur Windung ziehen. Viele dieser Fasern, deren Verzweigungen das Geflecht der fünften Schicht vermehren, dürften wohl exogene Fasern von gleicher Herkunft, doch anfänglich verschiedenem und meist schrägem Verlauf sein.

Nicht alle die Fasern mit anscheinend exogener Herkunft sind in der Körnerschicht verzweigt; viele verlaufen auch durch lange Strecken horizontal durch die vierte Schicht, und es fehlen auch nicht analoge Fasern, die in der sechsten und siebenten Schicht zerstreut sind. Es giebt Stellen, in welchen es unmöglich ist, das in diesen Schichten befindliche Geflecht von dem der Körnerschicht zu unterscheiden; so ausgeprägt ist die Continuität derselben, und so gross die Aehnlichkeit hinsichtlich des Verlaufes, der Richtung und der Verzweigung der sie zusammensetzenden Fasern. Diese Vermengung der exogenen Fasern bildet eine der grössten Schwierigkeiten, welche sich dem Structurstudium dieser Rindengegend entgegenstellen. Manche Fasern gelangen bis in die dritte Schicht und verlaufen hier über lange Strecken horizontal, indem sie sich durch ihre Dicke von den Collateralen der Pyramiden und den diese Schicht kreuzenden Aesten der Zellen mit kurzem Axencylinder unterscheiden (Fig. 15, *c*).

Woher stammen die in der fünften Schicht und den benachbarten verzweigten exogenen Fasern? Es ist unmöglich, diese Frage mit einiger Sicherheit zu beantworten. Die Schwierigkeit ist um so erheblicher, als die grosse Mehrzahl der dicken horizontalen Fasern der vierten, fünften und

sechsten Schicht eine solche Länge erreichen, dass man sie niemals in die weisse Substanz hinabsteigen sieht und es deshalb nicht angängig scheint, die exogene Beschaffenheit als ausser Zweifel hinzustellen. In

Fig. 15.



Nervengeflechte der acustischen Rinde des 25 Tage alten Kindes. Golgi-Methode.

1 plexiforme Schicht; 2, kleine Pyramiden; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, grosse äussere Pyramiden; 5 Körnerschicht; 6 mittelgrosse tiefe Pyramiden; a, centripetale Faser; b, horizontale, centripetale dicke Fasern; c, horizontale dicke Fasern der dritten Schicht; e, schräge, dünne Fasern; d, lange, in die erste Schicht aufsteigende Fasern.

Anbetracht dessen jedoch, dass einige wenige Fasern dieser Art positiv in die weisse Substanz hinabsteigen, scheint die Annahme nicht gewagt, dass mindestens ihrer viele bestimmt die Fortsetzung centripetaler Leiter darstellen. Nehmen wir dies an und machen wir einen Analogieschluss davon, dass in anderen Rindengegenden, z. B. in der optischen, die in der Körnerschicht verzweigten centripetalen Fasern sehr wahrscheinlich optische Bahnen zweiter Ordnung darstellen, so könnte man hier vermuthen, dass die erwähnten exogenen Geflechte der acustischen Rinde ebenfalls aus acustischen Endfasern zweiter Ordnung, vielleicht im inneren Kniehöcker entsprungen, bestehen.

Auf dieser Voraussetzung lässt sich eine Hypothese über die Art der Verbindung dieser Fasern und über den Mechanismus der Stromverbreitung in der Hörrinde aufbauen. Die exogenen Leiter dürften mittelst Contactes in Verbindung treten: 1. mit dem Körper und dem Schaft zahlreicher Pyramiden der sechsten, fünften und vierten Schicht; 2. mit den Schäften und Körpern der acustischen Specialzellen, welche gerade in den Schichten liegen, in welchen sich vorzugsweise die erwähnten exogenen Fasern vertheilen; 3. mit dem Körper und den Dendriten der zahllosen Zellen mit kurzem Axencylinder, welche in der Körnerschicht liegen. Diese letzte Verbindung jedoch kommt einer Contactverbindung mit den Pyramiden gleich, denn schliesslich tritt der Axencylinder der Körner und derjenige der verschiedenen doppeltgebüschelten Zellen der fünften Schicht in Contiguitätsverbindung mit dem Körper der Zellen mit langem Axencylinder. Es gäbe daher zwischen den acustischen Endfasern und den Projections- oder Pyramidenzellen directe und indirecte (entfernte) Verbindungen: erstere finden statt zwischen den acustischen Fasern und den Pyramiden und Specialzellen, welche in ihrer Vertheilungssphäre liegen; letztere, mittelst der Zellen mit kurzem Axencylinder, zwischen den erwähnten Fasern und den Pyramiden, welche in grosser Entfernung davon liegen, bald in der Richtung des Radius der Windung, bald in der Richtung ihrer Fläche.

Diese muthmasslichen Verbindungen feststellen heisst den Canal der hier befindlichen Nervenströme verfolgen. Demgemäss kann der in den centripetalen Fasern herangelangte acustische Reiz, nachdem er von den verschiedenen Zellen aufgenommen ist, auf drei Wegen aus der Rinde

austreten: durch die aus den acustischen Specialzellen entspringenden starken Axencylinder, durch den dünnen und mitteldicken Axencylinder der mittelgrossen und kleinen Pyramiden, und durch den dicken Axencylinder der grossen Pyramiden und dreieckigen Zellen.

Es ist hier zu bemerken, dass diese drei Ströme den drei Fällen physiologischer Coordination entsprechen, welche die Theorie fordert: acustisches Erinnerungsbild, acustisch-motorischer Reflex, Association mit Centren von optischen Vorstellungen und vielleicht mit der acustischen Sphäre der entgegengesetzten Seite. Auch ihr Verlauf ist ein entsprechender: zur Leitung der acustischen Eindrücke dienen die erwähnten Specialzellen, zur Leitung der acustisch-motorischen Muskelreflexe die grossen Pyramiden, zur Herstellung der interencephalen Verbindungen die kleinen und mittelgrossen Pyramiden. Diese Conjectur wäre recht plausibel, entbehrt jedoch jeder anatomisch-physiologischen Stütze und hätte keine weitere Bedeutung, als zukünftigen Forschern eine von den mannigfaltigen Möglichkeiten zu bezeichnen, die man sich bei der Untersuchung der Verhältnisse und der Deutung der Befunde vergegenwärtigen muss.

Die erwähnten exogenen Geflechte der vierten, fünften und sechsten Schicht compliciren sich überdies mit einer Unzahl von Verzweigungen endogener Axencylinder, von deren genauer Analyse wir absehen. Es wird genügen, sich dessen zu erinnern, dass an dem Geflecht der fünften Schicht theilnehmen: a) Nervencollateralen der mittelgrossen und kleinen Pyramidenzellen der Körnerschicht; b) Collateralen zahlreicher aufsteigender Fasern, welche aus den Martinotti'schen Zellen stammen, die in der sechsten und siebenten Schicht liegen; c) Endverzweigungen zahlreicher Zellen mit kurzem aufsteigenden Axencylinder, welche in der fünften und sechsten Schicht sich befinden, und besonders jener Sternzellen, deren Axencylinder sich in sehr lange horizontale Aeste auflöst. Diese letzten Aeste können sowohl wegen ihrer Stärke, wie wegen ihrer beträchtlichen Länge leicht mit horizontalen exogenen Fasern verwechselt werden.

Exogene, für die erste Schicht bestimmte Fasern. — Verschiedene Autoren haben bei der Abhandlung der Markfasern der typischen Rinde angenommen, dass manche aus der weissen Substanz

kommende Fasern in der plexiformen Schicht enden, nachdem sie senkrecht alle dazwischenliegenden Schichten gekreuzt haben.

Bei unseren letzten Färbungen der acustischen Hörrinde gelang es uns oft, sehr lange, relativ starke Fasern zu beobachten, welche, arm an Collateralverzweigungen oder ganz frei von solchen, von dicht an der weissen Substanz belegenen Stellen bis in die plexiforme Schicht verfolgt wurden, in der sie sich horizontal wenden und reichlich verzweigen, nachdem sie weite Strecken tangential zurückgelegt haben. Sind auch diese Radiärfasern exogene Leiter? Es ist wahrscheinlich, aber nicht sicher. Es läuft hier leicht ein Irrthum unter, insofern man für centripetale Fasern die starken aufsteigenden Axencylinder der colossalen Martinotti'schen Zellen halten kann, welche in der siebenten Schicht und zuweilen in der Nähe der weissen Substanz liegen. (Fig. 15, *d*.)

Dünne, über die zweite, dritte und vierte Schicht vertheilte Fasern (Fig. 15, *e*). — Schon in unserer Studie über die motorische Rinde, haben wir die Aufmerksamkeit auf die Häufigkeit hingelenkt, mit welcher sich in gewissen Präparaten in den bezeichneten Schichten und besonders in der zweiten und dritten eine reichliche Menge sehr zarter, variköser Fasern findet, die zuweilen vertical, öfter jedoch schräg und sogar transversal verlaufen. Fast alle diese Fasern, deren einige in Fig. 15, *e* abgebildet sind, enden mit einer Varikosität oder Bifurcation bald in der plexiformen Schicht, bald in den verschiedenen Ebenen der zweiten. Nach unten durchlaufen sie lange Strecken ungetheilt, und im Allgemeinen entziehen sie sich dem Blicke, wohl mangels der Färbung oder aus anderen Gründen, schon vor der sechsten Schicht. Öfter und zwar im Maasse als sie in die Tiefe gelangen, werden sie dicker, treten näher an einander und bilden verticale oder schräge Bündel, deren Ursprung wir noch nicht feststellen konnten.

Diese Fasern, welche in der zweiten und dritten Schicht ein sehr dichtes Geflecht erzeugen (nicht so dicht wie in der motorischen Rinde, obgleich dieser Unterschied aus der besseren oder geringeren Färbung sich ergeben kann) und sich dem Schaft der Pyramiden anzuschliessen scheinen, — sollten es vielleicht die Endäste von Balken- oder Associationsfasern sein? Wir können keine Antwort darauf geben; nur das Eine

können wir versichern, dass sie weder rückläufige Collateralen von Pyramiden, noch aufsteigende Martinotti'sche Fasern, noch Nervencollateralen der acustischen Specialzellen, noch endlich aufsteigende Aeste des Axencylinders doppeltgebüschelter Zellen darstellen. Da es jedoch nicht möglich war, diese Fasern bis in die weisse Substanz zu verfolgen, so lässt sich die endogene Herkunft mit absoluter Sicherheit nicht ausschliessen. Man kann sich z. B. denken, dass sie feine, aufsteigende Nervencollateralen jener kleinen Pyramiden oder Körner darstellen, deren Axencylinder sich in Bögen mit daraus entspringenden verticalen Fasern auflöst. Es könnten endlich Collateralen der weissen Substanz oder vielleicht auch die höchsten Fäden des Nervenfortsatzes der Zellen mit kurzem Axencylinder sein, welche in der fünften, sechsten und siebenten Schicht liegen. Diese Frage erheischt also noch weitere und eingehendere Untersuchungen. —

DIE HÖRRINDE BEI DEN GYRENCEPHALEN SÄUGETHIEREN.

Im Anschluss an diese Beschreibung wollen wir noch das Verhalten der Temporalwindungen bei dem Hunde und der Katze, wie es sich bei Anwendung der Nissl- und der Golgi-Methode darbietet, schildern. Die schönsten Präparate haben wir bei der 20 bis 24tägigen Katze gewonnen, d. h. zu einer Zeit, in der alle Zellen, mit Ausnahme der ersten Reihen der kleinen Pyramiden, morphologisch fast gänzlich entwickelt sind.

Wie bekannt, besitzt der Temporallappen bei Hund und Katze drei parallele absteigende Windungen, welche sich an der Spitze des Lappens vereinigen. Nach Munk soll das Hörcentrum beim Hund im unteren Theil der beiden hinteren Windungen, welche die grösseren sind, seinen Sitz haben.

Es ist anzunehmen, dass die Localisation bei der Katze die gleiche ist. Jedenfalls müssen wir bemerken, dass sich unsere Beobachtungen auf den mittleren Theil der beiden hinteren Windungen erstrecken, deren Structur wir mit geringen Differenzen identisch fanden.

Es bleibt dahingestellt, ob die hier gemachten Structurbefunde ausschliesslich örtliche Eigenthümlichkeiten sind, da unsere vergleichenden Untersuchungen über die Temporalrinde und die übrigen Rindensphären der Katze und des Hundes noch sehr lückenhaft sind. Doch können wir trotz der Unzulänglichkeit der Analyse versichern, dass die Rindensfelder der Säugethiere unter sich viel weniger Unterschiede zeigen, als die des Menschen, woraus sich genügend der Umstand erklärt, warum verschiedene Autoren bei der Rinde der Maus, der Katze und des Kaninchens nur eine Structur erkennen konnten, die Structur der typischen Rinde.

Die Nissl-Methode zeigt in den Temporalwindungen von Hund und Katze die folgenden Schichten: 1. plexiforme Schicht, 2. kleine Pyramiden, 3. mittelgrosse Pyramiden, 4. Körner oder kleine Pyramiden und Sternzellen, 5. Riesenpyramiden, 6. gedrängte Spindel- und Dreieckszellen (Schicht der polymorphen Zellen des Kaninchens und der Maus), 7. fibrocelluläre Schicht (spärliche grosse Spindel- und Dreieckzellen).

Wie ersichtlich, fehlt bei Hund und Katze die Schicht der grossen oberflächlichen Pyramiden, welche durch mittelgrosse ersetzt ist. Auch die Körner bilden keine so gut abgegrenzte Schicht wie bei der menschlichen Rinde; sie stellen nur eine tiefe Lage der Schicht der mittelgrossen Pyramiden dar, in der die kleinen Zellen mit kurzem Axencylinder zahlreicher vorhanden sind als in anderen Schichten. Die fünfte Schicht markiert sich deutlich durch das Vorhandensein grosser intercellulärer Räume sowohl wie durch die Existenz grosser Pyramiden; diese Räume, interstitiellem Geflecht entsprechend, verengen sich wieder im Niveau der sechsten Schicht, deren Zellen sehr dicht liegen. Die siebente Schicht endlich erkennt man an den breiten Bündeln der weissen Substanz, welche die Zellen von einander sondern. Letztere sind spärlich, bipolar, dreieckig oder sternförmig, oft voluminöser als die Riesenpyramiden oder ebenso gross, und zeigen häufig einen Kranz von Neurogliakernen. Die Breite der sechsten und siebenten Schicht zusammen kommt gelegentlich derjenigen der Summe aller übrigen gleich, mit Ausnahme an der Concavität der Windungen, in welcher diese letzteren beträchtlich überwiegen.

Wir wollen hier keine Einzeldarstellung aller Zellen, welche die Golgi-Methode im Gehirn von Katze und Hund zu Tage fördert, geben. Ihrer viele sind identisch mit den in der motorischen und optischen Rinde liegenden und sind von den Autoren, welche die typische Rinde studirt haben, beschrieben worden.

Wir wollen uns hier mit dem Hinweis auf einige Zellen begnügen, welche in ihren wesentlichen Eigenschaften den in der menschlichen Temporalrinde beschriebenen zu entsprechen scheinen.

Plexiforme Schicht. — Sie bietet weder bei Hund noch bei Katze etwas Besonderes; man sieht in ihr die Tangentialfasern (d. h. den horizontalen Axencylinder der Specialzellen, die selten imprägnirt

Fig. 16.



(Erklärung dieser Figur siehe Seite 47 unten.)

sind), die feinen Verzweigungen der Martinotti'schen Fasern und die Nervenverzweigungen von Zellen mit kurzem Axencylinder, Zellen, die den von mir bereits an anderer Stelle⁴⁾ beschriebenen ähnlich sind.

Zweite und dritte Schicht (kleine und mittelgrosse Pyramiden). — Neben den wohlbekanntem Pyramidentypen, von denen wir einige in Fig. 16 A reproduciren, befinden sich hier verschiedene Kategorien von Zellen mit kurzem Axencylinder. Darunter sind hervorzuheben:

a) Ein Typus von doppeltgebüschelten, relativ grossen Zellen, deren Axencylinder sich in eine Verzweigung aufsteigender und absteigender Aeste auflöst, die weniger lang und weniger complicirt sind als die dem homonymen Typus der menschlichen Rinde angehörigen (J).

b) Sternförmige oder dreieckige grosse oder mittelgrosse Zellen mit langen divergirenden Dendriten und mit einem Axencylinder, der sich in eine weite und lockere Verzweigung auflöst, welche sich über einen grossen Theil der zweiten und dritten Schicht erstreckt.

In einigen Präparaten fanden wir auch gewisse sehr starke Nervenverzweigungen, deren längste Aeste die zweite, dritte und vierte Schicht durchkreuzen; einige von ihnen reichen bis in die plexiforme Schicht. Die Ursprungszellen vermochten wir noch nicht zu färben; sie dürften sehr gross sein.

c) Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der bald in der ersten, zweiten und dritten Schicht, bald ausschliesslich in der ersten verzweigt ist.

Körnerschicht. — Sie enthält ebenfalls wie in der menschlichen Rinde Zellen mit langem und solche mit kurzem Axencylinder.

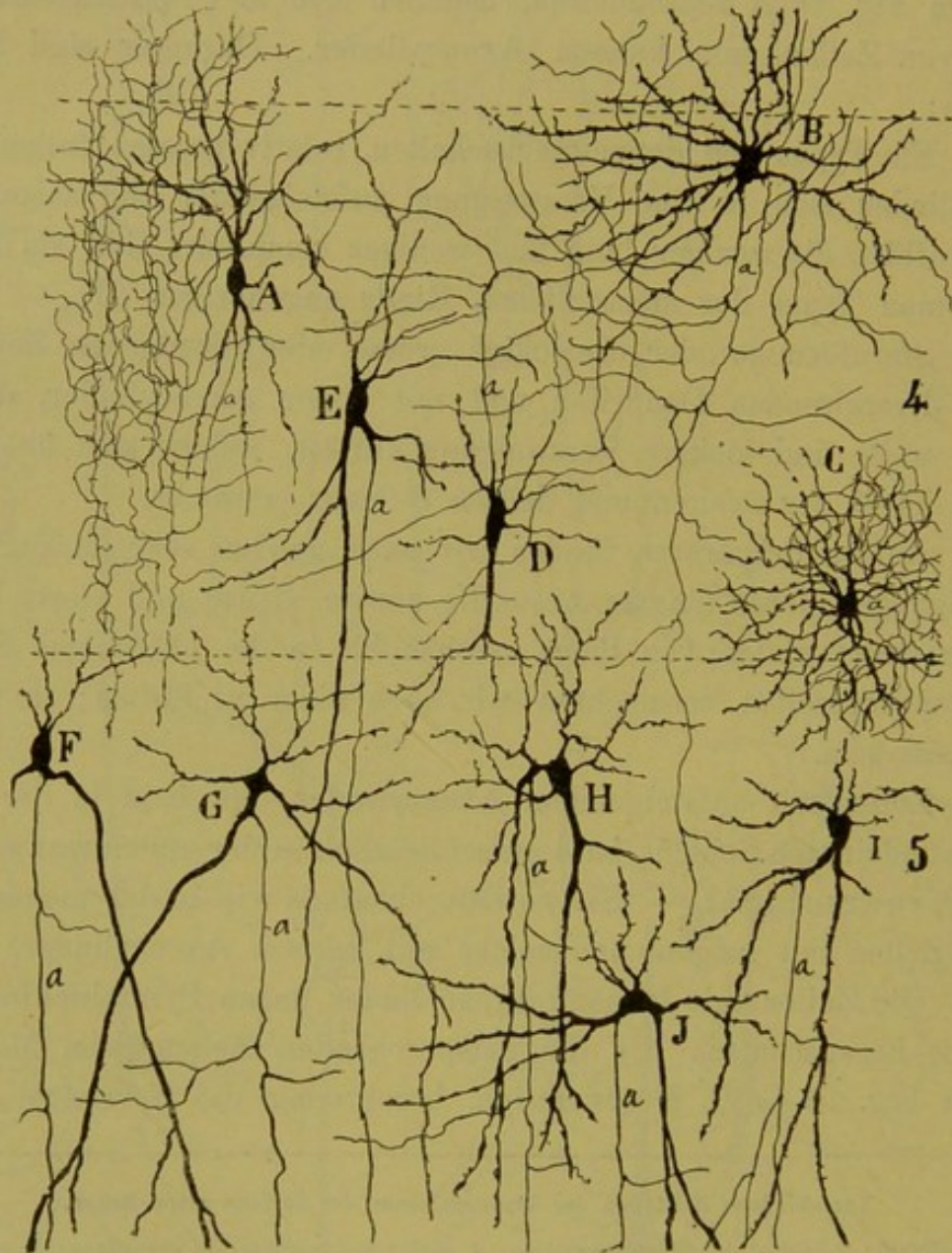
a) Die Zellen mit langem Axencylinder haben Pyramidenform und ähnliche Eigenschaften wie die entsprechenden Zellen beim Menschen. Wie in Fig. 16 C, D, E ersichtlich, beschreiben die Nervencollateralen

Verschiedene Zelltypen der Temporalrinde der 24 Tage alten Katze.

4, Körnerschicht; 5, Schicht der Riesenpyramiden; A, kleine und mittelgrosse Pyramiden; B, gewöhnliche mittelgrosse Pyramide der vierten Schicht; C, D, Körner mit aufsteigenden, in der zweiten und dritten Schicht endenden Nervencollateralen; E, Sternzelle mit Radiärschaft; F, G, Riesenpyramiden; H, doppeltgebüschelter Riesentypus mit dichter Nervenverzweigung; I, J, doppeltgebüschelte Zellen von mittelgrossem Umfang und wenig verzweigtem Axencylinder; K, Zelle mit langem, absteigendem Axencylinder; L, grosse Sternzelle mit kurzem Axencylinder, der in lange horizontale Aeste getheilt ist; M, Zelle mit aufsteigendem, in der zweiten und dritten Schicht verzweigtem Axencylinder.

dieser Zellen Bögen und ziehen zum grossen Theil rückläufig, um in der dritten und zweiten Schicht zu enden. Was den unteren Theil des Axencylinders anlangt, so besitzt er geringeren Umfang als die Collateralen und erstreckt sich in die weisse Substanz. Es giebt ausser-

Fig. 17.



Zellen der vierten und fünften Schicht des Temporalhirns der Katze.

- 4, Körnerschicht; 5, Schicht der Riesenpyramiden; A, Typus der doppelgebüschelten Zelle; C, neurogliaformige Zelle, B, Sternzelle mit kurzem Axencylinder; D, spindelförmige Zelle mit kurzem, in horizontale Aeste getheilten Axencylinder; E, F, G, H, I, J, morphologische Varietäten eines Zelltypus ohne Radiärschaft, aber mit langem absteigenden Axencylinder.

dem in dieser Schicht viele mittelgrosse Pyramiden, die den gewöhnlichen gleichen, wie z. B. *B*, Fig. 16.

b) Doppeltgebüschelte grosse oder mittelgrosse Zellen mit mässig verzweigtem und radiär gestelltem Axencylinder (Fig. 16 *J*).

c) Stern- oder kugelförmige grosse oder mittelgrosse Zellen, deren Axencylinder eine dichte vertical über die ganze Körnerschicht sich erstreckende Verzweigung bildet. Nicht selten sieht man, dass diese Verzweigung parallele und radiäre Reihen von pericellulären Nestern bildet. Zwei Beispiele solcher Zellen, die ohne Zweifel den Zellen mit reich verzweigtem Axencylinder gleichen, die wir in der Körnerschicht der menschlichen Temporalrinde beschrieben haben, reproduciren wir in Fig. 16, *H* und 17, *A*.

d) Neurogliaformer Typus (Fig. 17, *C*). Er ist im Allgemeinen dicker als derjenige in der menschlichen Rinde und unterscheidet sich, abgesehen von der zarten und dichten Verzweigung des Axencylinders, durch die beträchtliche Zahl und das sehr variköse Aussehen der Dendriten.

e) Grosse Sternzelle mit einem in dieser und den benachbarten Schichten weit verzweigten Axencylinder (Fig. 17, *B*).

f) Spindelförmige Zelle mit aufsteigendem, in lange horizontale Aeste aufgelöstem Axencylinder (Fig. 17, *D*). Man wird sich erinnern, dass dieser Typus auch in der menschlichen Rinde existirt.

g) Dreieckige, sternförmige oder spindelförmige Zelle, deren Axencylinder sich reichlich in den darüberliegenden Schichten, d. h. der zweiten und dritten (*M*) verzweigt.

h) Spindelförmige, dreieckige oder kugelige Zelle, ohne Radiärschaft, mit langem absteigenden Axencylinder (Fig. 16, *K* u. 17, *E*). Hier weniger häufig als in den darunterliegenden Schichten, characterisirt sich dieser Zelltypus dadurch, dass er statt eines aufsteigenden Schaftes ein kurzes Büschel von varikösen Aesten, welche nicht über die äussere Grenze der vierten Schicht hinausreichen, und einen oder zwei starke absteigende Schäfte besitzt.

Der Axencylinder lässt sich bis in die weisse Substanz verfolgen, in welcher er sich oft in einen dünnen und einen dicken Ast spaltet. Entsprechen diese Zellen den acustischen Specialzellen? Wir wissen es

nicht. Um diese Frage beantworten zu können, müsste man die ganze Rinde untersuchen und sehen, ob diese Zellen ausschliesslich in der Temporalrinde existiren; zu dieser Untersuchung sind wir bisher nicht gelangt. Jedenfalls stimmen sie mit den Specialzellen nur bezüglich des Fehlens des Radiärschafts überein; es fehlen ihnen der riesige Umfang, die horizontale Stellung und die langen aufsteigenden Dendriten.

Schicht der grossen Pyramiden. — Sie beherbergt starke und schlanke Riesen- und mittelgrosse Pyramiden, aus deren Körper lange und horizontale Dendriten entsprossen (Fig. 16, *G*, *F*); der dicke und absteigende Axencylinder lässt sich gut bis in die weisse Substanz verfolgen.

Neben diesem pyramidalen Typus bemerkt man noch doppeltgebüschelte Zellen, Sternzellen mit kurzem, in der genannten Schicht verzweigten Axencylinder (Fig. 16, *L*) und vor Allem die schon erwähnten Zellen ohne Radiärschaft und mit langem absteigenden Axencylinder.

Dieser letzte Typus ist sehr häufig in der fünften Schicht (Fig. 17) und zeigt mannigfaltige Formen: Mitra- (*J*), Stern- (*G*), Dreieck- (*H*, *I*), Eiform (*F*) etc. Die Collateralen des Axencylinders verzweigen sich vor Allem über die fünfte und sechste Schicht.

Eine andere etwas spezifische Zelle haben wir in Fig. 16, *K* abgebildet. Im Allgemeinen sternförmig, wie bei dem vorstehenden Typus, unterscheidet sie sich von ihm darin, dass eine der aufsteigenden Dendriten, anstatt nach kurzem Verlauf zu enden, einen Bogen beschreibt und bis in die plexiforme Schicht zieht.

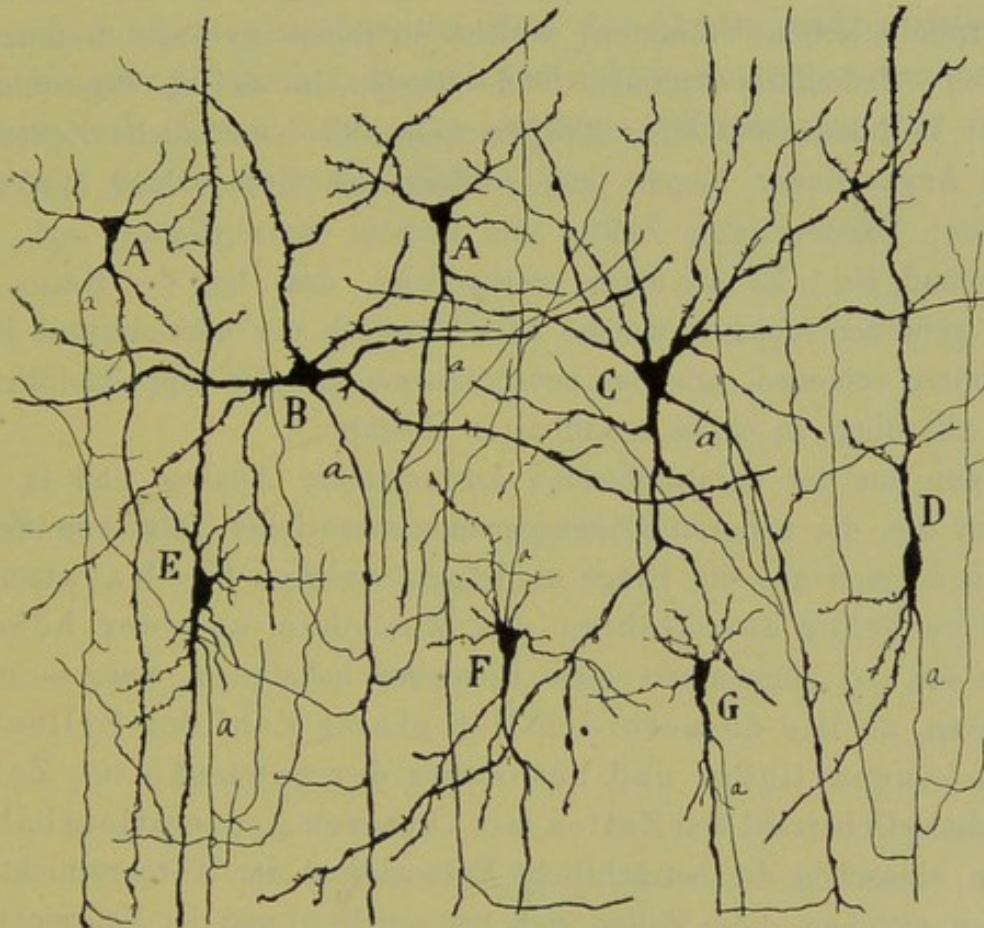
Sechste Schicht (dreieckige oder spindelförmige Zellen.) — Sie enthält dreieckige, pyramiden-, stern- oder spindelförmige Zellen, welche mit einer radiären Dendrite, die bis in die erste Schicht reicht, und mit einem in die weisse Substanz eintretenden Axencylinder versehen sind. Es fehlen hier nicht, ja sind vielleicht zahlreicher als in der voraufgehenden Schicht, die Zellen mit kurzem Axencylinder jeder Art und die Sternzellen ohne Radiärschaft und mit einem bis in die weisse Substanz sich erstreckenden Axencylinder.

Siebente Schicht (fibrocelluläre). — Sie zeigt Reihen von Zellelementen, oder vereinzelte Zellen, welche durch Wände weisser Substanz getrennt sind. Ausser den Typen, die hier gewöhnlich grösser

erscheinen, der voraufgehenden Schicht finden sich hier folgende zwei andere:

a) umgekehrte Pyramide, d. h. solche mit absteigendem Schaft und aufsteigendem, bis in die erste Schicht reichenden Axencylinder (Fig. 18, *F*).

Fig. 18.



Einige Zelltypen der siebenten Schicht der Temporalrinde der 14 Tage alten Katze.

A, G, Zellen ohne Radiärschaft und mit langem absteigendem Axencylinder; *B, C*, Riesensternzellen mit in die weisse Substanz tretendem Axencylinder, *D, E*, Spindelzellen mit langem Axencylinder und Radiärschaft; *F*, umgekehrte oder Martinotti'sche Pyramidenzelle.

b) Riesensternzelle, aus deren Körper lange, divergirende Dendriten hervorgehen und deren sehr dicker und variköser Axencylinder sich in die weisse Substanz begiebt, nachdem er lange rückläufige Collateralen abgegeben hat. Dieser Zelltypus, welcher in der siebenten Schicht sehr häufig vorkommt, obgleich er in der sechsten nicht fehlt, nähert sich mehr als die anderen dem Specialtypus der acustischen Rinde des

Menschen; indess möchten wir nicht wagen, ihn mit diesem zu indentificiren wegen des Fehlens der am meisten charakteristischen Kennzeichen, nämlich: die vorwiegend horizontale Richtung der Dendritenschäfte und die Anwesenheit zahlreicher aufsteigender secundärer Aeste.

Kurzum in der Temporalrinde von Hund und Katze finden sich Zelltypen, die denen der menschlichen Rinde ähneln; jedoch erschweren die morphologischen Varianten, welche an ihnen zu Tage treten, den Vergleich. Jedenfalls stimmen beide Rinden in einigen Eigenschaften überein: Vorhandensein einer Körnerschicht, in der ähnliche Zellen mit kurzem Axencylinder liegen; ausserordentliche Entwicklung der tiefen Schichten; Existenz von Zellen mit langem Axencylinder und ohne Radiärschaft etc. Es ist auch merkwürdig, dass bei der Katze Zellformen gefunden worden, welche ausschliesslich der menschlichen Rinde anzugehören schienen, wie der neurogliforme und der doppeltgebüschelte Typus, allerdings in etwas modificirter Gestalt.

Wenn aus der voranstehenden kurzgefassten Analyse und in Hinsicht auf die, die anderen Rindengegenden sensorieller Natur betreffenden Ergebnisse, sich uns die Frage aufdrängt, welches der Hauptunterschied zwischen dem Gehirn des Menschen und der höheren Thiere sei, so können wir ohne Bedenken behaupten, dass es nichts anderes ist, als die ausserordentlich grosse Zahl der Zellen mit kurzem Axencylinder und besonders der gebüschelten Zellen. Durch diese Ueberzahl von Zellen mit kürzeren Associationsbahnen ist beim Menschen die beträchtliche Entwicklung der Körnerschicht (des Ortes, an welchem diese Zellen sich concentriren) und der Zellreichthum der Schicht der kleinen Pyramiden bedingt.

Es ist für mich daher über jeden Zweifel erhaben, dass die Zellen mit kurzem Axencylinder und besonders die häufiger vorkommenden d. h. die doppeltgebüschelten, bei der Entstehung psychischer Vorgänge eine wichtige Rolle spielen, wenn sich auch für heute die letztere nicht genau bezeichnen lässt. Es giebt jedoch im Sinneshirn zwei Factoren von verschieden associirter Construction, entsprechend dem Grade der Entwicklung, welchen das Thier erreicht hat: Der alte phylogenetische Factor, der in keinem Gehirn von den Batrachiern bis zum Menschen fehlt und der durch die Pyramiden und die centripetalen sensorischen

Fasern repräsentirt wird; und der relativ junge phylogenetische Factor, der nur bei den gyrencephalen Säugethieren gut entwickelt erscheint und der durch die Zelle mit kurzem Axencylinder repräsentirt ist, welche in gewisser morphologischer Beziehung sich differenzirt hat. Sicherlich besteht die höhere Entwicklung des menschlichen Gehirns nicht nur in der Vermehrung der Zellen mit kurzen Associationen; es hat sich auch durch die Zunahme der Zahl der kleinen und mittelgrossen Pyramiden vervollkommnet, die sich vielleicht in lange Associationsfasern fortsetzen, und ferner durch eine grössere Differenzirung der in der plexiformen Schicht liegenden Zellen.

II. RINDE DER INSEL.

Da die Insel als ein zur acustischen Sphäre gehöriges Gebiet betrachtet wird, ist es von Interesse, nachzuweisen, ob ihre Windungen dieselbe Structur besitzen wie die erste Schläfenwindung oder eigene Charaktere, entsprechend einer besonderen physiologischen Bedeutung.

Wir haben daraufhin jüngst, mit der Nissl'schen wie mit der Golgi'schen Methode, die Inselwindungen untersucht und die bisherigen, allerdings noch unvollständigen Resultate — wir konnten nur eine kleine Zahl guter Präparate benützen — zeigen, dass die graue Substanz der Insel Structureigenthümlichkeiten besitzt, denen zufolge sie sich leicht von der Rinde der übrigen Gehirngegenden unterscheiden lässt. Diese Eigenthümlichkeiten betreffen die besondere Morphologie der Pyramiden und die Breite und Vertheilung der allen Windungen gemeinsamen Schichten.

Die bisherigen darauf bezüglichen Veröffentlichungen sind spärlich und lückenhaft. Die einschlägigen Arbeiten betreffen nur Beobachtungen über die Zahl und die Ausdehnung derselben.

Meynert⁵⁾, der zuerst genauer die Inselwindungen analysirte, bezeichnet als ihre Eigenthümlichkeit die Existenz des Claustrums, d. h. einer neuen tiefen grauen Schicht, die von den übrigen wohl gesondert und aus Spindelzellen zusammengesetzt ist. Diese Schicht soll die fünfte Schicht der gewöhnlichen Rinde darstellen.

Nach Betz⁶⁾ soll die Eigenart der Insel in dem Vorhandensein grosser multipolarer Zellen, ähnlich dem im Claustrum befindlichen, in der fünften Schicht bestehen.

Nach Mondino⁷⁾ enthält die Insel und speciell die Gegend des hinteren Sulcus marginalis spindelförmige Zellen, deren Dendriten sich wiederholt spalten und parallel der Oberfläche laufen. Was das Clau-

strum anlangt, so sieht er darin nur die Fortsetzung des vorderen Randes der Temporalrinde, welcher die weisse Substanz der Insel erreicht.

Obersteiner⁸⁾ glaubt, dass die Inselrinde wenig oder gar nicht von dem gewöhnlichen corticalen Typus abweicht, da sich in ihr die fünf classischen Schichten Meynert's finden.

Hammarberg⁹⁾, welcher mit grosser Sorgfalt alle Rindengegenden studirt hat, widmet der Insel wenig Interesse; er beschreibt folgende Schichten:

1. Molecularschicht;
2. u. 3. Kleine und grosse Pyramiden;
4. Schicht, zart und wenig ausgeprägt; kleine Pyramiden (Figur 1, Tafel 3 dieses Autors);
5. Schicht oder ganglionäre, bestehend aus Zellen von 10 : 15 μ ;
6. Schicht der Spindelzellen; sehr dick, bis zu 1,20 mm betragend; enthält Zellen von 4 : 8 μ .

Die blosse Betrachtung eines Nissl'schen Schnitts der erwähnten Windungen mittelst geringer Vergrösserungen zeigt deutlich, dass die Inselrinde ein besonderes Aussehen besitzt, das besonders durch den geringen Reichthum und die schwache Ausprägung der Körnerschicht, die Spärlichkeit der Riesenpyramiden und die enorme Dicke der letzten Schicht (Spindelzellen) characterisirt ist, welche durch eine Wand weisser Substanz in zwei Hälften getheilt erscheint.

Zwischen den verschiedenen Schichten grauer Substanz giebt es in der Insel viel weniger Contraste als in den übrigen Rindengegenden, ein Umstand, welcher beträchtlich die Bestimmung und Bezeichnung der Schichten erschwert. Gleichwohl gelang es uns, durch Vergleich von Nissl-Präparaten aus verschiedenen Gehirnen, die folgenden Schichten festzustellen.

1. Plexiforme Schicht. — Sie ist dünn, indem sie nicht über 0,18 mm zu betragen pflegt und enthält, wie die Nissl-Methode lehrt, spärliche horizontale oder Specialzellen. Mittelst der Golgi'schen Methode färben sich diese Specialzellen sehr deutlich; sie unterscheiden sich nicht von den früher erwähnten. Es existiren hier auch Zellen mit kurzem Axencylinder und ein reichliches Geflecht von Aesten, die sich in Martinottische Fasern fortsetzen.

2. Kleine Pyramiden. — Mit der gleichnamigen der Temporalrinde verglichen, erscheint sie ebenfalls schmaler und ärmer an Pyramidenzellen. Fast alle ihre Zellen scheinen Zellen mit kurzem Axencylinder zu sein. Die Plejaden von Zellen, die Betz erwähnt, erscheinen nicht deutlich. Die Golgi'sche Methode fördert dieselben Verhältnisse zu Tage wie in der Temporalrinde.

3. Mittलगrosse Pyramiden. — Diese Schicht umfasst einen grossen Theil der Rinde, und ihre Breite beträgt nicht unter 1,00 bis 1,20 mm. In Nissl-Präparaten erscheint sie aus mittelgrossen, durch Zwischenräume ziemlich von einander getrennten Pyramiden bestehend, deren Durchmesser 12 bis 15 bzw. 18 bis 20 μ betragen. Am unteren Rand dieser Schicht nimmt die Höhe der Zellen sehr wenig zu, weshalb es nicht möglich ist, eine Schicht von grossen oberflächlichen Pyramiden oder die vierte Schicht der anderen Rindengebieten zu unterscheiden.

Das Chromsilber zeigt hier nur bekannte Elemente. Neben den Pyramiden und den Zellen mit kurzem, ab- oder aufsteigendem Axencylinder giebt es hier eine grosse Zahl doppeltgebüschelter, vorzugsweise mittelgrosser und grosser Zellen.

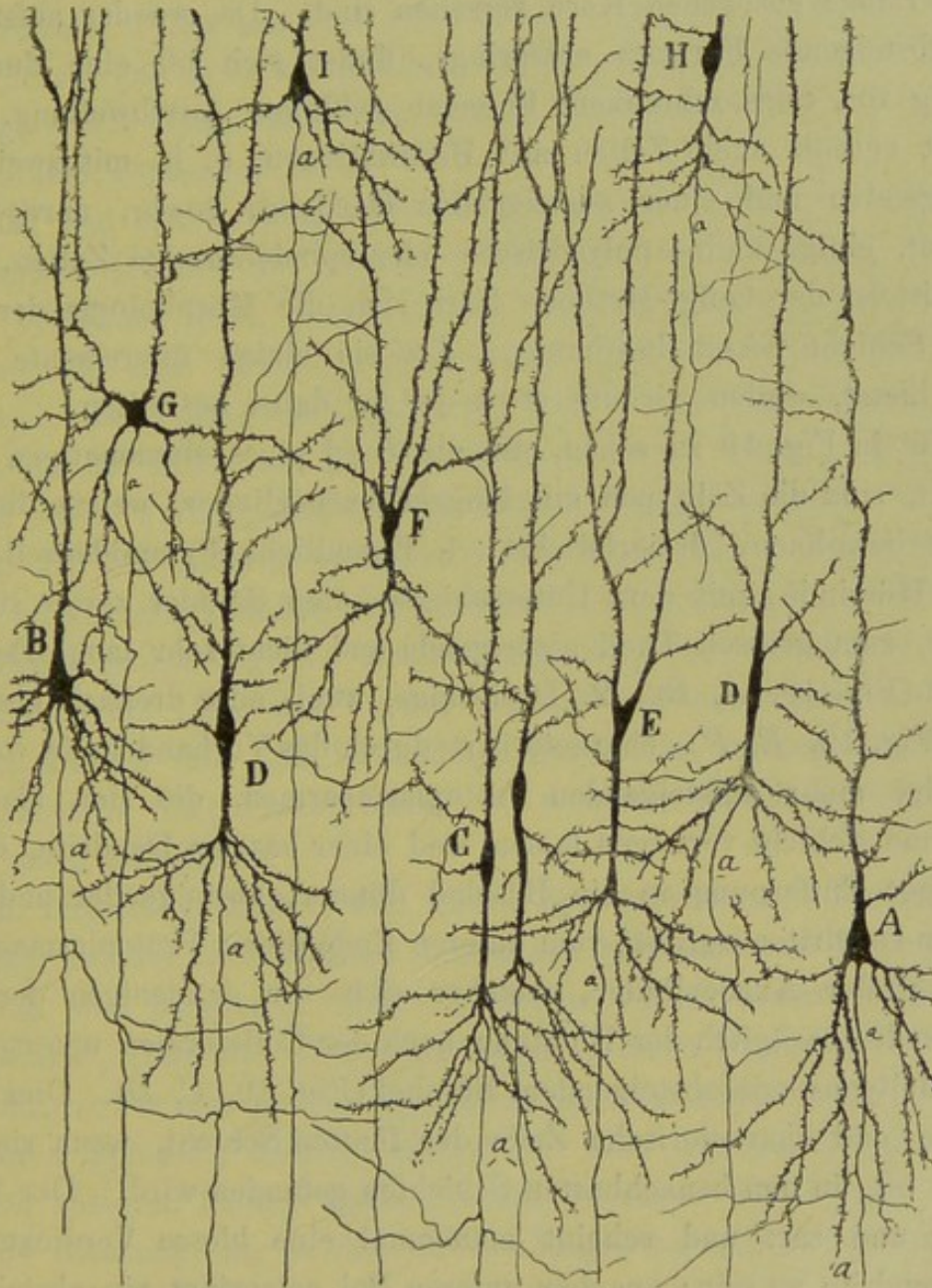
4. Körner. — Die Körnerschicht ist wenig angedeutet und scheint weniger eine besondere Region als ein Theil der dritten Schicht zu sein, insofern sich hier die über die anderen Gebiete zerstreuten Zellen mit kurzem Axencylinder etwas concentriren. In der Rinde des einmonatigen Kindes (Nissl-Methode) ist diese Schicht mehr ausgeprägt als beim Erwachsenen; bei letzterem beträgt ihre Dicke nicht mehr als 0,18 bis 0,20 mm.

Die Golgi-Methode zeigt hier die gleichen Typen wie in der Temporalrinde. Es wiegen die Stern- oder Spindelzellen mit aufsteigendem kurzen oder langen Axencylinder und die doppeltgebüschelten und neurogliformen Zellen vor. Eben so wenig fehlen die kleinen oder mittelgrossen Pyramiden mit starken bogenförmigen Nervencollateralen.

5. Grosse Pyramiden- und Spindelzellen. — Diese Schicht erreicht einen Umfang von 0,30 bis 0,60 mm und in ihr erscheinen schon etwas grössere Pyramiden, die jedoch nicht dicker als 10 bis 12 μ und nicht länger als 30 bis 40 μ sind. Im Allgemeinen bieten die

Pyramiden dieser Schicht, an Nissl-Präparaten betrachtet, eine gewisse quere Abplattung des Körpers, welche sie auf den ersten Blick von den Riesenzellen der übrigen Rindenregionen unterscheiden lässt.

Fig. 19.



Senkrechter Schnitt durch die Rinde der Insel des einmonatigen Kindes. Fünfte Schicht (Pyramiden- und grosse Spindelzellen).

A, B, gewöhnliche grosse Pyramiden; *D, C*, Spindelzellen mit absteigendem Büschel; *E, F*, Zellen mit zwei oder mehr aufsteigenden, bis in die erste Schicht verlängerten Schäften; *G*, Sternzelle mit zwei Radiärschäften; *H, I*, kleine Zellen mit langem Axencylinder der vierten Schicht; *a*, Axencylinder.

Neben den ausgesprochen pyramidalen Zellen beobachtet man namentlich in der Rinde des Erwachsenen lange spindelförmige Zellen, die mit zwei starken polaren radiären Fortsätzen und mit einem länglichen, zuweilen wie derjenige der Bindegewebszellen zu einem Stäbchen in die Länge gezogenen Kern versehen sind. Da wo der aufsteigende oder absteigende Fortsatz entspringt, findet sich oft eine durch Anhäufung von schwarzbraunem Pigment gebildete Anschwellung. Diese Schicht enthält auch Zellen mit Bifurkationen, d. h. mit zwei dicken aufsteigenden und einer absteigenden Dendrite, sowie, unregelmässig zerstreut, einige kleine polyedrische oder spindelförmige Zellen.

Mittelst der Golgi-Methode lässt sich die Morphologie der Zellen dieser Schicht besser bestimmen. Da sie einige interessante Einzelheiten bietet, wollen wir uns etwas länger dabei aufhalten.

Wie in Fig. 19 zu sehen, die die Insel eines einmonatigen Kindes darstellt, sind die Zelltypen mit langem Axencylinder, welche die fünfte Schicht bewohnen, dreierlei Art: 1. Eigentliche Pyramidenzellen, wie in der Hörrinde, mit dem Unterschiede, dass sie hier zarter sind und basilare, zum grossen Theil absteigende und nicht sehr lange Dendriten besitzen (Fig. 19, *A*, *B*). 2. Dreieckige, zwei- oder dreifach gespaltene Zelle (Fig. 19, *E*, *F*), characterisirt durch das Vorhandensein von zwei, drei oder mehr aufsteigenden Protoplasmaarmen, die sich bis in die plexiforme Schicht verfolgen lassen, und einer basalen Dendrite, die sich in einiger Entfernung in ein Büschel dünner, absteigender und divergirender Dendriten auflöst; vom unteren Ende dieses Protoplasmagebildes entspringt der Axencylinder, welcher sich von demjenigen der Pyramiden weder bezüglich der Richtung noch der Collateralen unterscheidet. 3. Spindeltypus mit absteigendem Büschel (Fig. 19, *C*, *D*). Dies ist die häufigste und characterische Zelle der fünften Schicht, wenn sie auch, weniger oft, in den benachbarten Schichten gefunden wird. Der Körper ist lang und zart und scheint manchmal eine blosse Verdickung der Radiärdendrite zu sein; aus dem unteren Pol entspringt ein absteigender Schaft, der, gewöhnlich frei von Aesten, in einiger, bei jeder Zelle verschieden grossen Entfernung sich in ein kleines Büschel von dünnen, absteigenden Dendriten auflöst; der Radiärschaft zieht quer durch die vierte und dritte Schicht und gelangt in die plexiforme, woselbst sich sein

Büschel ausbreitet. Gewöhnlich spaltet sich dieser Schaft inmitten der vierten Schicht und bildet so zwei Endbüschel. Schliesslich entspringen aus den Seiten des Körpers und ebenso aus dem Anfangstheil der Polarschäfte einige zarte horizontale Dendriten. Der Axencylinder tritt wie beim früheren Typus am Fuss oder unteren Ende des absteigenden Fortsatzes hervor und zieht bis in die weisse Substanz, nachdem er in seinem Anfangsverlauf einige horizontal, schräg oder sogar rückläufig gerichtete Collateralen abgegeben hat.

Auf den ersten Blick lässt die eigenartige Morphologie der Zellen der fünften Schicht, die offenbar Homologa der Pyramiden in funktioneller Beziehung sind, daran denken, dass die Zellen infolge seitlicher Compression eine radiäre Verlängerung erfahren haben. Jedoch der Umstand, dass diese Zellformen sich nur in gewissen Rindengegenden zeigen (in der Insel- und der Riechrinde, wie wir bald in einer anderen Arbeit sehen werden) und in dem Gipfel der gewöhnlichen Windungen fehlen, und die leicht zu erweisende Thatsache, dass neben den Spindelzellen wirkliche Pyramiden sich befinden, machen diese Annahme hinfällig.

Diese morphologische Erscheinung stellt wahrscheinlich eine Anpassung an die Lage und Vertheilung der Endverzweigungen der centripetalen Fasern dar und ist bedingt durch die Gesetze der Ersparniss von Substanz oder Protoplasma, von welchen wir in anderen Arbeiten gesprochen haben.¹⁰⁾

6. Dreieckige Zellen und kleine Spindelzellen. — Zwischen dieser Schicht und der vorstehenden lassen die verschiedenen Uebergänge unmöglich eine bestimmte Grenze erkennen. Man bemerkt nur in Nissl-Präparaten, dass die verhältnissmässig grossen Pyramiden der fünften Schicht, sowie die grossen Spindelzellen allmählich ihren Platz an die kleineren Spindel-, Stern-, dreieckigen oder Pyramidenzellen abtreten. In den äusseren Theilen dieser Schicht bewahren diese Zellen noch ihre radiäre Richtung, nur in den tieferen Lagen schwindet letztere fast ganz und sind die Dendriten nach allen Richtungen gestellt. Bemerkenswerth ist in dieser eben erwähnten tieferen Ebene noch die grosse Häufigkeit, mit welcher die dreieckigen stern- oder spindelförmigen Nervenzellen in ihrer grösseren Ausdehnung mit Neurogliakränzen umgeben sind. Es giebt Zellen, welche von 15 bis 16 Neurogliakernen umgeben erscheinen.

Die sechste Schicht umfasst einen grossen Theil der Inselrinde; beim erwachsenen Menschen beträgt ihre Breite nicht unter 3,50 mm (an den convexen Theilen).

An Golgi-Präparaten eines einmonatigen oder anderthalbmonatigen Kindes untersucht, zeigt diese Schicht eine ähnliche Structur, wie wir sie schon in unserer früheren Arbeit beschrieben. Es finden sich in ihr wirkliche Pyramiden mit langem Axencylinder, spindelförmige und dreieckige Zellen mit in die weisse Substanz reichendem Axencylinder, kugelige, dreieckige oder spindelförmige Zellen mit bald sehr langem aufsteigendem und bis in die oberflächlichen Schichten sich erstreckendem Axencylinder, bald kurzem, in feine Verzweigungen aufgelöstem, welche sich über die sechste und siebente Schicht ausbreiten.

Eine interessante Thatsache ist auch die Existenz von spezifischen acustischen Zellen in der fünften, sechsten und siebenten Schicht, wie wir sie in dem voraufgehenden Studium über die erste Temporalwindung beschrieben haben. Sie sind zwar spärlich vorhanden, fehlen aber niemals, wenn man in guten Präparaten danach sieht.

7. *Substantia fibro-cellularis* (capsula extrema der Autoren). — Unter der voraufgehenden Schicht zeigt sich eine Lamelle weisser Substanz, zwischen deren Bündeln zerstreut und durch mehr weniger grosse Zwischenräume getrennt Nervenzellen liegen. Obgleich spärlich, sind diese Zellen doch immer vorhanden; sie sind dreieckig oder sternförmig und besitzen einen durchschnittlichen Umfang von 12:20 μ . Die Dendriten ziehen nach allen Seiten, und die Zellkörper halten keine bestimmte Richtung inne. An einigen Stellen der Schicht concentriren sich diese Zellen mehr und bilden Inseln und Gruppen. Die ganze Dicke der fibro-cellulären Schicht beträgt 2,00 bis 2,50 mm.

Die Neuroglia ist in dieser Gegend sehr reichlich vorhanden und man trifft hier, wenn auch nicht so häufig wie in der vorhergehenden Schicht, ebenfalls pericelluläre Kränze an.

Mittelst der Golgi-Methode untersucht, erscheint die fibro-celluläre Schicht von einem Geflecht von nach allen Richtungen ziehenden Nervenfasern gebildet, zwischen welchem unregelmässig zerstreut grosse und mittelgrosse sternförmige und dreieckige Zellen liegen, deren Axencylinder wir wegen seiner vielen Krümmungen nicht genügend weit verfolgen

konnten. Indess schienen ihren Eigenthümlichkeiten und ihrer Richtung nach diese Axencylinder in der Mehrzahl zu der Klasse der langen zu gehören und glauben wir, dass sie sich in Markfasern fortsetzen, zwischen denen sie sich befinden.

Ueberdies besitzen diese Zellen, deren Dendriten varikös sind und verwickelten Verlauf haben, keinen Radiärschaft und sind deshalb in der plexiformen Schicht durch kein Endbüschel vertreten; einige indess, von dreieckiger Gestalt, zeigen eine lange nach aussen gerichtete Dendrite; doch liess sich dieselbe nicht genügend weit verfolgen, um ihr Verhalten bestimmen zu können.

8. Tiefe Stern- und Spindelzellen (Meynert's Clastrum). — Es handelt sich um eine tiefe Schicht grauer Substanz, welche vom Corpus striatum durch eine Lamelle weisser Substanz getrennt (*capsula externa*) und nach aussen mit den eigentlichen Inselwindungen durch die vorher beschriebene fibro-celluläre Bildung oder Uebergangsbrücke verbunden ist.

Ihre Breite beträgt beim erwachsenen Menschen nicht unter 1,50 bis 1,60 mm und variirt an den verschiedenen Stellen.

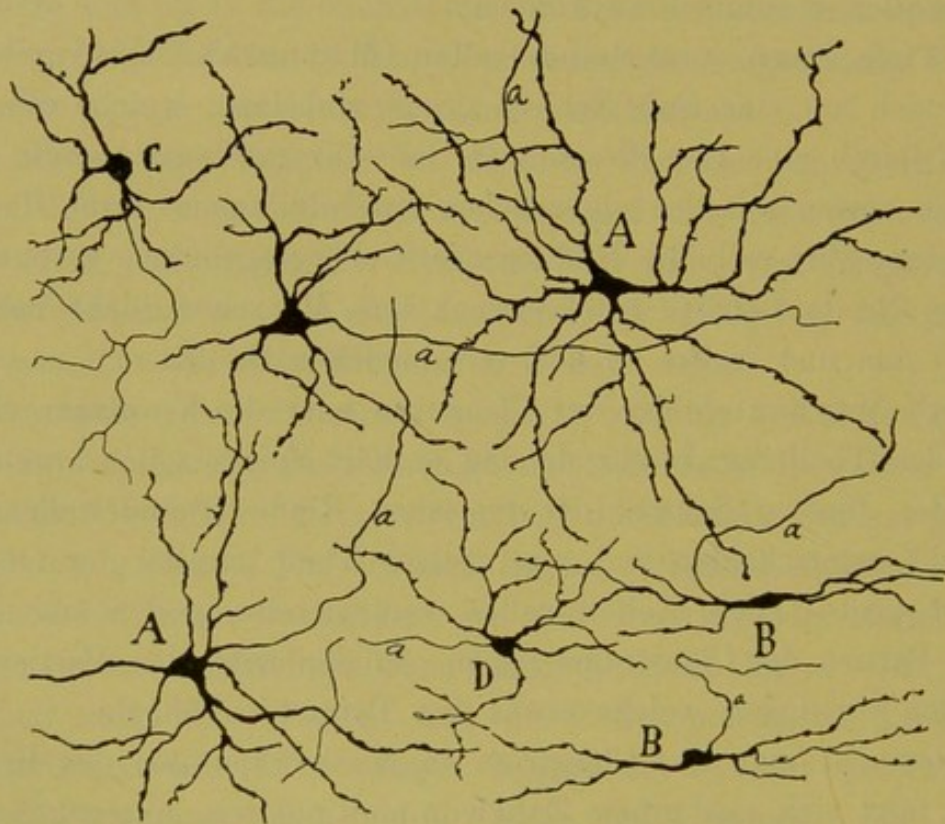
Nach Meynert bildet das Clastrum oder die Vormauer einen integrierenden Theil der Inselrinde und enthält Spindelzellen, welche von denen der fünften Schicht der typischen Rinde (Spindelzellenschicht) sich nicht unterscheiden und zum grossen Theil parallel der Oberfläche gerichtet sind. Diese Zellen sollen vorzugsweise in den äusseren und inneren Partien des Clastrums liegen, in den centralen Partien sollen die Zellen vorwiegen, welche etwas den Pyramiden ähneln.

Untersucht man das Clastrum in Nissl-Präparaten des Erwachsenen, so zeigt sich eine grosse Zahl von multipolaren, unregelmässig vertheilten und durch ein ziemlich weites interstitielles Geflecht getrennten Nervenzellen. Im Allgemeinen ist das Volumen dieser Zellen erheblich grösser als das der Zellen der sechsten und siebenten Schicht und beträchtlich grösser als das derjenigen, welche in dem darunter liegenden Corpus striatum sich befinden. Eigentliche Pyramidenzellen existiren hier nicht; wenn einige von ihnen diese Form anzunehmen scheinen, so fehlt ihnen doch immer der nach der Oberfläche hin gerichtete Radiärschaft. Jedenfalls, wenn auch die Zellen dieser Gegend eine bestimmte Richtung entbehren, schien es mir doch, dass die Mehrzahl der

Protoplasmaarme horizontal oder parallel zur Rinde verlaufen. Viele Zellen besitzen einen in gleicher Richtung sich erstreckenden Zellkörper, eine Eigenthümlichkeit, die schon von Meynert erwähnt worden ist.

In Fig. 20 reproduciren wir einige mit Chromsilber gefärbte Exemplare der häufigeren Zellen des Claustrums des einmonatigen Kindes; man sieht, dass sie zweierlei Art sind: grosse, dreieckige oder sternförmige (Fig. 20, *A*) und mittelgrosse oder kleine, unter welchen kugelige (*C*), spindel- (*B*) und sternförmige (*D*) beobachtet werden.

Fig. 20.



Zellen des Claustrum des 25tägigen Kindes.

A, sternförmiger Riesentypus; *B*, kleiner, spindelförmiger Typus; *C*, kugliger Typus, zufällig mit kurzem Axencylinder.

Die grossen Zellen senden vier, fünf oder mehr, wiederholt gespaltene Dendriten aus, welche sich divergirend über lange Distanzen erstrecken und nach allen Richtungen ziehen, jedoch innerhalb der Schicht selbst enden. Der Axencylinder ist dick, schlägt verschiedene Richtungen ein und setzt sich in eine Markfaser fort. Bei einigen Zellen stieg dieser Fortsatz direkt nach oben und gelangte bis in die Nähe der

fibro-cellulären Schicht. Da wir das Verhalten des Axencylinders jedoch nicht weiter feststellen konnten, so bleibt die Bedeutung dieser Zellen dunkel. Jedenfalls ist es unzweifelhaft, dass sie Sternzellen mit langem Axencylinder darstellen.

Was die mittelgrossen und kleinen Zellen (*B*, *C*, *D*) betrifft, so besitzen sie feinere und kürzere Fortsätze, die oft parallel der Ebene des Claustrums gerichtet sind, und einen dünnen Axencylinder, aus dem einige Collateralen entspringen. In der kugeligen Zelle *C* scheint der Axencylinder sich in eine laxe Endverzweigung aufzulösen und insofern diese Zelle mit denen mit kurzem Axencylinder, dem sensiblen Typus Golgi's, übereinzustimmen; in anderen Zellen jedoch zeigt dieser Nervenfortsatz keine Verzweigungen, weshalb wir (wenn wir auch keinen positiven Beweis haben, da die gut gefärbten Zellen spärlich waren) dazu neigen, sie für Zellen mit kurzem in eine Faser der weissen Substanz sich fortsetzenden Axencylinder zu halten.

Der Umstand, dass im Claustrum verticale spindelförmige Zellen fehlen, deren Radiärfortsatz die äusseren Schichten der Rinde kreuzt und in der plexiformen endet, lässt vermuthen, dass diese graue Formation von der Inselrinde unabhängig ist und nicht, wie Meynert meinte, für ein Anhängsel der letzten Schicht, d. h. derjenigen der Spindelzellen, gehalten werden darf. Wir vergessen nicht, dass in den gewöhnlichen Regionen des Gehirns die letzte Schicht (Spindel- und polymorphe Zellen) constant den darüberliegenden Schichten coordinirt ist, von deren Axencylinder sie Collateralen empfängt, und durch welche sie stets die bis in die erste Schicht reichenden Radiärschäfte ihrer Zellen sendet. Andererseits bezeichnen die relativ beträchtliche Grösse der Zellen des Claustrums und die bei ihnen vorwiegende Sternform ebenfalls einen Unterschied und Gegensatz zwischen diesen Zellen und den in den beiden letzten Schichten der Inselrinde gelegenen.

Ebensowenig lässt sich dieser Streif grauer Substanz mit dem Corpus striatum in Zusammenhang bringen. Letzteres characterisirt sich, abgesehen von dem fibrillären Element, durch das Vorhandensein einer sehr engen Schicht kleiner Sternzellen, die reich an divergirenden Dendriten und in ihrer Mehrzahl mit einem kurzen in der Nachbarschaft des Zellkörpers reichlich verzweigten Axencylinder versehen sind, Merk-

male, welche für die Zellen des Claustrums nicht zutreffen. Selbst in Nissl-Präparaten beobachtet man beträchtliche Unterschiede zwischen den Zellen dieser Formation und denen des Corpus striatum; so sind die Zellen jener gross und zeigen im Protoplasma Klümpchen und Netze von Chromatin, während die des Corpus striatum sehr klein, blass und frei von Nissl'schen Klümpchen sind. Wir schliessen daraus, dass das Claustrum eine besondere, von der Inselrinde und vom Corpus striatum verschiedene Formation darstellt, deren physiologische Bedeutung sich nicht näher bestimmen lassen wird, bevor nicht ihre anatomischen Beziehungen zu den grauen Nachbargebieten besser bekannt sind. Jedenfalls verbietet uns die Unzulänglichkeit unserer Kenntnisse von dem Claustrum über die anatomisch-physiologische Bedeutung desselben eine Ansicht auszusprechen.

Die Inselrinde enthält auch sehr complicirte Nervengeflechte. Viele dicke horizontale Fasern, welche unter Verzweigungen durch die Schichten der Körner und der grossen spindelförmigen Zellen ziehen, schienen exogene Leitungen zu repräsentiren; doch hinderte die geringe Zahl der gut gefärbten Fasern, sie genauer zu studiren und mit einiger Sicherheit Ursprung und Ende derselben festzustellen.

Wir fassen zusammen: die Inselrinde nähert sich im Allgemeinen bezüglich der Structur der Hörrinde (erste Temporalwindung), von der einige Merkmale bei ihr wiederkehren, insbesondere die specifischen Riesenzellen mit langem Axencylinder (unsere acustischen Specialzellen); sie besitzt jedoch auch einige Eigenthümlichkeiten, darunter das Fehlen einer Schicht oberflächlicher grosser Pyramiden, die geringe Entwicklung und unbestimmte Abgrenzung der Körnerschicht, das Vorhandensein einer siebenten fibro-cellulären Schicht, die Existenz des Claustrums und vor allem die besondere Form der Pyramiden der fünften Schicht.

CORPUS STRIATUM.

Meine wiederholten Färbungen (Golgi'sche Methode) der Inselwindungen haben einige Male auch vortreffliche Präparate aus den benachbarten Regionen der inneren Capsel und des Corpus striatum zu Tage gefördert.

Es ist nicht meine Absicht, noch wäre es der richtige Ort, hier auf die Structur des Corpus striatum näher einzugehen; um so weniger als sich mit dessen Studium unser Dr. La Villa schon seit mehreren Monaten beschäftigt. Ich will mich daher darauf beschränken mitzutheilen, dass beim Menschen die der Insel benachbarte Gegend des Linsenkernes des Corpus striatum in Beziehung auf die Structur mit dem Corpus striatum kleiner Säugethiere übereinstimmt, da es mir gelang, die verschiedenen Species der von mir im Corpus striatum von Maus und Kaninchen beschriebenen Zellen zu finden.¹¹⁾

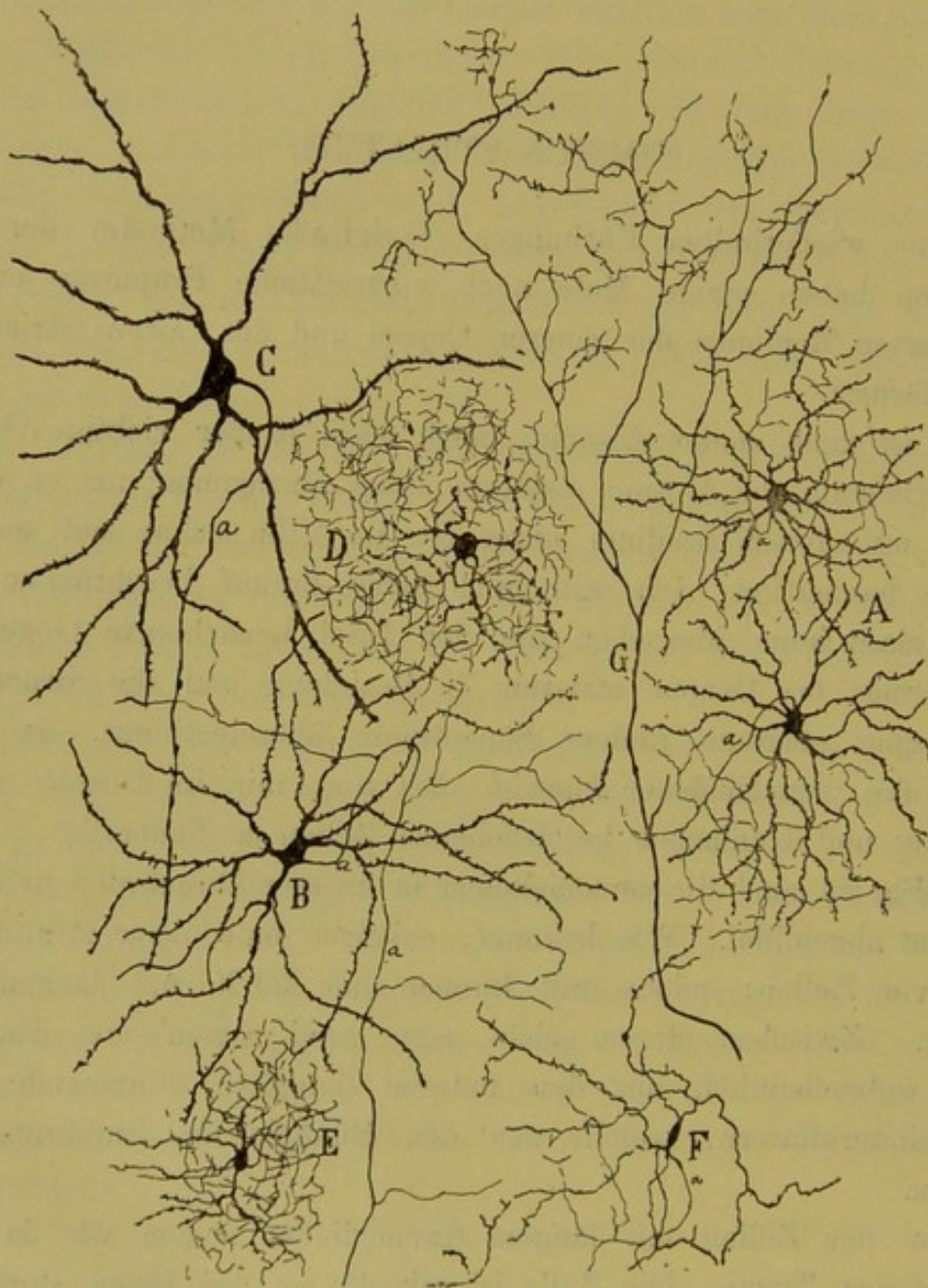
In Fig. 21 sind die verschiedenen in unseren Präparaten gefundenen Zelltypen abgebildet. Wie bekannt, existiren im Corpus striatum zwei Arten von Zellen: solche mit kurzem und solche mit langem Axencylinder. Zwischen diesen sieht man zwei Arten von Endfasern: dicke, wahrscheinlich aus den unteren Ganglien stammende Fasern und Collateralfasern, welche aus den Bündeln des Stabkranzes entspringen.

Von den Zellen mit langem Axencylinder zeigen wir in *B* den gewöhnlichen Typus. Die Zelle ist mittelgross, hat lange, starke Dendriten; der Axencylinder tritt nach einem grossen Bogen und nach Abgabe verschiedener Collateralen abwärts gerichtet in ein Markfaserbündel ein.

Indes existirt neben dieser Varietät, allerdings seltener, noch eine andere grosse Zelle, welche durch sehr lange, dicke divergirende

Dendriten (Fig. 21, C) und einen langen Axencylinder charakterisirt ist, der anscheinend abwärts steigt und sich in die Markbündel begiebt.

Fig. 21.



Einige Zelltypen aus dem Nucleus caudatus des Corpus striatum (Nachbarschaft des Claustrum). A, kleine Zellen mit kurzem Axencylinder; B, Zelle mit langem absteigenden Axencylinder; C, Riesenzelle mit langem Axencylinder.

Uebrigens kann man schon in Nissl-Präparaten diese Riesenzelle sehen und beobachten, dass sie selten vorkommt, Sternform besitzt und ihr

Körper, ähnlich wie bei einer motorischen Zelle, reich an Chromatinklümpchen ist.

Die Zellen mit kurzem Axencylinder gehören drei Typen an: a) gewöhnliche Zellen, mittelgross, sternförmig, mit zahlreichen divergirenden, nicht sehr langen stacheligen Dendriten und mit kurzem Axencylinder, der von den Autoren, besonders von Marchi¹²⁾, mir, Calleja und Cl. Sala (Vögel) schon beschrieben worden ist (Fig. 21, *A*); b) Zwerg- oder neurogliforme Zelle, mit kugligem Körper, arm an Dendriten, die zart und varikös sind, und mit einem dünnen, sich alsbald in eine sehr dichte, zarte Endverzweigung auflösenden Axencylinder, in deren Lücken die nicht gefärbten Körper von Nervenzellen stecken (Fig. 21, *D, E*). Dieser Typus ist von meinem Bruder¹³⁾ und Cl. Sala¹⁴⁾ beim Basalganglion der niederen Wirbelthiere beschrieben worden; c) spindelförmige und dreieckige Zelle, mit langen, varikösen, netzförmigen Dendriten (Fig. 21, *F*).

Als Beispiel centripetaler Endfasern diene die in Fig. 21 bei *G* reproducirte als eine der am besten gefärbten. Man beobachtet die zahlreichen präterminalen Dichotomien und die kurzen, zarten Verzweigungen, mit welchen die secundären und tertiären Aeste enden, Verzweigungen, welche zuweilen zu lockeren Nestern angeordnet sind und mit den mittelgrossen Zellen mit langem Axencylinder in Verbindung stehen. Beim Kaninchen und der Maus habe ich wiederholt beobachtet, dass diese Verzweigungen ziemlich dichte und gut begrenzte inselartige Geflechte bilden, in denen eine Gruppe von Nervenzellen lagerte. Es ist sehr leicht möglich, dass diese Zellen sämtlich der Kategorie der Zellen mit langem Axencylinder entsprechen; indes besitzen wir darüber noch keine sicheren Beobachtungen.

Literatur.

- 1) Betz, Centralblatt f. d. med. Wissenschaften, 1881, No. 11—13.
 - 2) C. Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie nebst Untersuchungen über die normale Anatomie der Hirnrinde. Upsala, 1895.
 - 3) M. Schlapp, Der Zellenbau der Grosshirnrinde des Affen *Macacus Cynomolgus*. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 30.
 - 4) S. R. Cajal, Die Zellen mit kurzem Axencylinder der Molecularschicht des Gehirns. Rev. trim. micrográfica. Tomo II, 1897.
 - 5) Meynert, Handbuch der Gewebelehre von Stricker, 1871.
 - 6) Loc. citat.
 - 7) Mondino, Ricerche sui centri nervosi. Turin 1887.
 - 8) Obersteiner, Anleitung beim Studium der nervösen Centralorgane, 3. Aufl. Wien 1897.
 - 9) Loc. citat.
 - 10) Siehe Revista trimestral micrográfica, Tomo I 1896. Gesetze der Morphologie und der Dynamik der Nervenzelle.
 - 11) Cajal, Einige Beiträge zur Kenntniss der Ganglien des Gehirns. V. Corpus striatum. Anal. de la Socied. españ. de Historia natural. 2. serie, Tomo III, Sitzung vom 1. Aug. 1894.
— Siehe auch: Corps strié, Bibliographie anat. No. 2. 1895.
 - 12) Marchi, Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici. Rev. speriment. di Freniatria. XII. 1887.
 - 13) P. Ramón y Cajal, Trabajos de la sección de técnica anatómica de la Facultad de Medicina de Zaragoza, 1889.
 - 14) Cl. Sala Pons, La corteza cerebral de las aves. Madrid 1893.
-

STUDIEN
ÜBER DIE
HIRNRINDE DES MENSCHEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

OBERARZT DR. JOHANNES BRESLER

DIRIG. ARZT DES DEUTSCHEN-SAMARITER-ORDENSSTIFTS, KRASCHNITZ (SCHLES.)

4. HEFT:
DIE RIECHRINDE BEIM MENSCHEN UND SÄUGETIER.

MIT 84 ABBILDUNGEN.



LEIPZIG
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH
1903.

STADT

DER

HIRZBRUNNEN DES HERZOGTUMS

DES HERZOGTUMS

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
I. Capitel. Bulbus olfactorius	3
II. Capitel. Secundäre Riechstationen	25
Hauptzug oder äussere Wurzel des Bulbus olfactorius	26
III. Capitel. Structur des Gyrus Hippocampi und Lobulus pyriformis	33
Regio olfactiva	47
Gegend des Subiculus	65
Präsubiculäre Gegend der Sphenoidalrinde	72
IV. Capitel. Aus der unteren Sphenoidalrinde stammende Bahnen	80
V. Capitel. Obere (oder sphenoccipitale) Riechrinde	96
VI. Capitel. Obere Olfactoriuswurzel und ihr Endkern	113
VII. Capitel. Tuberculum olfactivum	117
VIII. Capitel. Tertiäre Riechcentren. — Ammonshorn	125
IX. Capitel. Systeme exogener Fasern, welche in das Ammonshorn und in die Fascia dentata eintreten. — Sphenammonische Bahn	131
X. Capitel. Zwischenhemisphärenrinde und Gyrus fornicatus. — Cingulum	160
XI. Capitel. Striae longitudinales oder supracallosae. — Untere innere Rinde des Stirnlappens	183
Allgemeine Schlussfolgerungen	192
Literatur	193

Inhalt

Seite		
1	Einleitung	I. Kapitel
2	Heilung	II. Kapitel
3	Heilung	III. Kapitel
4	Heilung	IV. Kapitel
5	Heilung	V. Kapitel
6	Heilung	VI. Kapitel
7	Heilung	VII. Kapitel
8	Heilung	VIII. Kapitel
9	Heilung	IX. Kapitel
10	Heilung	X. Kapitel
11	Heilung	XI. Kapitel
12	Heilung	XII. Kapitel
13	Heilung	XIII. Kapitel
14	Heilung	XIV. Kapitel
15	Heilung	XV. Kapitel
16	Heilung	XVI. Kapitel
17	Heilung	XVII. Kapitel
18	Heilung	XVIII. Kapitel
19	Heilung	XIX. Kapitel
20	Heilung	XX. Kapitel
21	Heilung	XXI. Kapitel
22	Heilung	XXII. Kapitel
23	Heilung	XXIII. Kapitel
24	Heilung	XXIV. Kapitel
25	Heilung	XXV. Kapitel
26	Heilung	XXVI. Kapitel
27	Heilung	XXVII. Kapitel
28	Heilung	XXVIII. Kapitel
29	Heilung	XXIX. Kapitel
30	Heilung	XXX. Kapitel
31	Heilung	XXXI. Kapitel
32	Heilung	XXXII. Kapitel
33	Heilung	XXXIII. Kapitel
34	Heilung	XXXIV. Kapitel
35	Heilung	XXXV. Kapitel
36	Heilung	XXXVI. Kapitel
37	Heilung	XXXVII. Kapitel
38	Heilung	XXXVIII. Kapitel
39	Heilung	XXXIX. Kapitel
40	Heilung	XL. Kapitel
41	Heilung	XLI. Kapitel
42	Heilung	XLII. Kapitel
43	Heilung	XLIII. Kapitel
44	Heilung	XLIV. Kapitel
45	Heilung	XLV. Kapitel
46	Heilung	XLVI. Kapitel
47	Heilung	XLVII. Kapitel
48	Heilung	XLVIII. Kapitel
49	Heilung	XLIX. Kapitel
50	Heilung	L. Kapitel

EINLEITUNG.

Das centrale Olfactoriussystem umfasst nach der übereinstimmenden Ansicht der Neurologen zwei Nervenstationen: 1. das primäre Centrum, dargestellt durch den Bulbus olfactorius, 2. die secundären Centren, in der Hauptsache bestehend aus dem Lobulus pyriformis, ausserdem aus der grauen Substanz, welche unter der oberen, inneren und äusseren Olfactoriuswurzel liegt (graue Substanz des Pedunculus bulbaris, des Lobulus frontalis, des Tuberculum olfactorium etc.); 3. sollen, nach fast allen Autoren, noch tertiäre oder End-Stationen existiren, deren bedeutendste das Ammonshorn wäre.

Ein sorgfältiger Vergleich des Baues, der Lage und der Verbindungen dieser Centren mit den entsprechenden des optischen, tactilen und acustischen Systems lässt erkennen, dass das erste (Bulbus olfactorius) homolog ist der Retina (nicht der ganzen, sondern der inneren plexiformen Schicht, der ganglionären und den folgenden), dem ventralen und lateralen Acusticuskern in der Medulla oblongata, und den Kernen des Gollschen und Burdachschen Strangs ebendasselbst. Die zweite Station (sphenoidale Rinde) stellt wahrscheinlich ein corticales Centrum der Projection oder der Wahrnehmung (im Sinne der Flechsig'schen Theorie) dar. Wenn diese Homologie richtig ist, würde im centralen Olfactoriussystem (wenigstens in der Reihenfolge und an der Stelle, wie und wo die übrigen Systeme sie bieten) fehlen die intermediäre oder Thalamusstation, welche bei den optischen Bahnen vom Corpus geniculatum externum und Pulvinar, bei den tactilen vom Ganglion laterale des Thalamus¹⁾, bei den acustischen vom Corpus geniculatum internum²⁾ gebildet wird. Die Verbindungen, welche manche Autoren zwischen den secundären Olfactoriuscentren und der Stria thalamica, oder zwischen der

Columna fornicis und dem Thalamus vermutet haben, können, wenschon sie, was noch sehr bestreitbar, vorhanden sind, nicht als centripetale intermediäre Thalamusstationen gelten, sondern vielmehr als Reflexcentren, aus denen centrifugale Bahnen entspringen.

Die vorliegende Studie, die Fortsetzung der früheren³⁾, wird sich besonders eingehend mit dem Bau der Sphenoidalrinde, d. h. des secundären Olfactoriuscentrums beschäftigen. Um jedoch diese Arbeit zu ergänzen und dem Leser ein übersichtliches Bild von den centralen Organen des Olfactoriussystems zu geben, wollen wir auch, wenngleich nur summarisch, den Bulbus olfactorius, die Commissura anterior, den Cortex interhemisphaericus, das Ammonshorn und andere secundäre Centren und Bahnen mit in Betracht ziehen, die vermutungsweise mit jenen erstgenannten zusammenhängen.

I. Kapitel.

BULBUS OLFACTORIUS.

Entsprechend der oben mitgetheilten Absicht, auf synthetischem Wege die wesentlichen Thatsachen über den Bau des Bulbus olfactorius zu schildern, empfehlen wir dem Leser, sich in die histologische Detailbeschreibung dieses Centrums in der grundlegenden Monographie von Golgi⁴⁾ und in meinen⁵⁾ Arbeiten, sowie in denen von P. Ramón⁶⁾, van Gehuchten und Martin⁷⁾, Kölliker⁸⁾, Retzius⁹⁾, Calleja¹⁰⁾ und Blanes¹¹⁾ zu vertiefen, welche vorzugsweise auf Chromsilberpräparaten beruhen.

Bekanntlich ist der Bulbus olfactorius der Endigungspunkt der Olfactoriusnervenfibrillen, welche sich in die bipolaren Zellen der Nasenschleimhaut fortsetzen. Diese Endigungen befinden sich überall im Bulbus, demzufolge die Structur dieses Centrums in allen seinen Durchmessern fast die gleiche ist. Nur in der oberen Schicht, da wo der Bulbus das Gehirn berührt, beobachtet man einige kleine Abweichungen.

Die Bulbusrinde besteht, von aussen nach innen, aus folgenden Schichten: 1. Nervenschicht oder oberflächlicher Olfactoriusplexus; 2. Schicht der Glomeruli olfactivi; 3. periphere plexiforme Schicht; 4. Schicht der Mitralzellen; 5. innere oder centrale plexiforme Schicht; 6. Schicht der Körner und Bündel weisser Substanz, und 7. Epithel- oder Ependymschicht.

1. Periphere Nervenfaserschicht. — In Carminpräparaten als Netzwerk erscheinend, bildet sie in Methylenblau- und Chromsilberschnitten sich complicirt kreuzende Bündelchen von varikösen, parallelen, marklosen Nervenfasern, eine Art Filzüberzug, der sich über fast den ganzen

Bulbus erstreckt, besonders deutlich aber am Scheitel, sowie unterhalb desselben und an den Seitenflächen ausgeprägt ist. Zwischen den Bündeln befinden sich zahlreiche und grosse Neurogliazellen, deren lange Fortsätze in die darunter liegenden Schichten reichen.

2. Schicht der Glomeruli. — Unter der vorhergehenden Faserschicht liegt ein unregelmässiges Band, bestehend aus zwei oder mehr Reihen ei- oder birnenförmiger Massen, glomeruli olfactivi genannt. Dieselben stellen Inseln oder genau abgegrenzte Gebiete grauer Substanz dar, in welcher die Riechfasern der ersten Schicht enden.

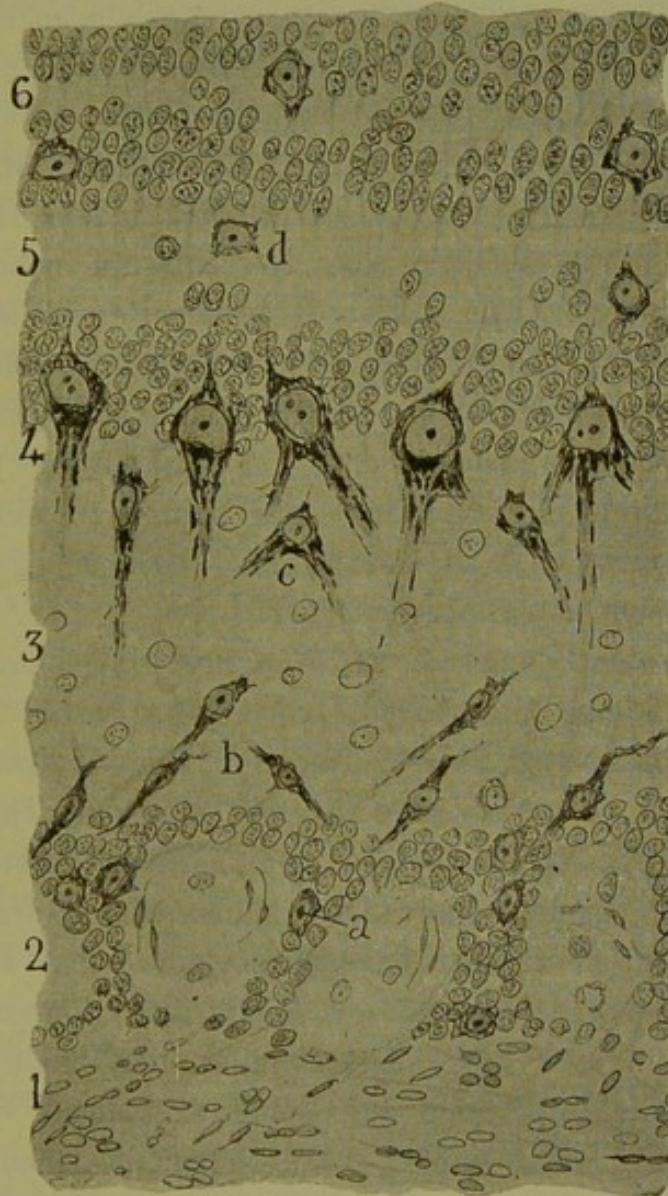
Folgende Bestandtheile bilden einen Glomerulus: die Endverzweigung der Riechfasern; das dichte Büschel aus tiefen Schichten kommender Dendriten; gewisse kleine Nervenzellen und schliesslich einige Neurogliazellen.

a) Nervenendverzweigung. — Es war Golgi, der zuerst die intraglomerulären Verzweigungen der Riechfasern nachwies; jedoch glaubte er, an der Existenz Gerlachscher Nervenfasernetze festhaltend, dass diese Verzweigungen aus dem Glomerulus entspringen und mit Nervencollateralen anastomosiren, welche letzteren aus Axencylindern von in tieferen Schichten gelegenen Neuronen stammen sollen. Genauere von mir ausgeführte Untersuchungen des Bulbus verschiedener Säugethiere förderten indess die wichtige Thatsache zu Tage, dass die Verzweigungen der Riechfasern frei im Glomerulusgebiet enden, ohne unter sich zu anastomosiren oder sich jemals in aus tieferen Schichten gekommene Nervenfasern fortzusetzen. Diese Grundthatsache der Structur des Bulbus olfactorius wurde von van Gehuchten, Kölliker, His, Retzius, P. Ramón, Calleja, Lugaro, Blanes und anderen bestätigt.

Die Endverzweigung der Olfactoriusfaser innerhalb des Glomerulus ist dünn, varikös, sehr complicirt und verwickelt; es lässt sich jedoch beobachten, dass ihre letzten Äste nach labyrinthischen Verflechtungen mit einer freien Varikosität enden. Wenn sich der Glomerulus deutlich und vollständig färbt, so bemerkt man in ihm einen sehr dichten Plexus von Nervenfasern, in welchem Löcher oder helle Stellen zu Tage treten; dieselben entsprechen kleinen Neuronen und Neurogliazellen. Dieser intraglomeruläre Plexus wird nicht von einer, sondern von einer Gruppe oder einem Bündel von Riechfasern gebildet (Fig. 2, b).

b) Dendritenbüschel. — Die Mitralzellen und andere, weniger tief gelegene Zellen, welche wir als gebüschelte bezeichnen, senden zum

Fig. 1.



Frontalschnitt durch die Rinde des Bulbus olfactorius des Kaninchens.

1, Nervenschicht; 2, Glomeruli; 3, periphere, plexiforme Schicht; 4, Mitralzellen; 5, innere, plexiforme Schicht; 6, Schicht der Körner und weisse Substanz; a, periphere Büschelzellen, b, mittlere, c, innere; d, Zelle mit kurzem Axencylinder.

Glomerulus einen dicken Protoplasmaschaft, welcher innerhalb dieses mit einem zarten Pinsel oder Büschel von zahlreichen divergierenden

und varikösen Asten endet. Diese Äste, ebenfalls frei endigend, begeben sich in die von der eben beschriebenen Nervenverzweigung frei gelassenen Räume und treten mit letzterer mehrfach in engen Kontakt (Fig. 2, c).

Diese Anordnung, welche nach den Untersuchungen von P. Ramón, Calleja, Catois und andern in gleicher Weise bei den niederen Wirbelthieren angetroffen wird, beweist, dass die Natur, wo eine dynamische Beziehung zwischen zwei Neuronen zu gewährleisten ist, die Kontakte in ausnahmsweise hohem Grade vervielfältigt, indem sie ausgedehnte und complicirte Verzweigungen von Nervenfasern neben solche von Protoplasmafortsätzen bringt. Aber da in den Bereich eines jeden Glomerulus drei, vier und mehr Schäfte von Mitral- oder Büschelzellen eintreten und ihre Endverzweigungen entfalten, so lässt sich daraus noch der interessante Schluss ziehen, dass die Ausbreitung des Nervenimpulses keine individuelle, d. h. nicht von Neuron zu Neuron gehende, sondern eine collective ist, d. h. von einer Gruppe von Nervenfasern zu einer Gruppe von Ganglienzellen zieht.

c) Innerhalb der Glomeruli, sowie in ihrer Umgebung befinden sich auch einige sehr kleine Sternzellen, welche Golgi für Neurogliazellen hielt, deren nervöse Natur jedoch, von mir¹²⁾ vor einiger Zeit nachgewiesen, jüngst von Blanes Viale in einer sehr genauen Beschreibung bestätigt worden ist. Diese Zellen, von Kölliker äussere oder oberflächliche Körner genannt, sind klein, kuglig oder polygonal, oft birnenförmig; aus ihrem Körper entspringen eine oder mehrere dünne, reichlich an der Oberfläche und der Rinde der Glomeruli verzweigte Dendriten und ein sehr zarter Axencylinder, der, mehr oder weniger horizontal durch die Interstitien der Glomeruli ziehend, sich schliesslich in denselben in Endzweige auflöst. Jenachdem die Dendriten an einen oder zwei Glomeruli herantreten, unterscheiden sich die genannten Zellen in monoglomeruläre und biglomeruläre, wie sie Blanes bezeichnet hat. Nissl-Präparate (Fig. 1) zeigen den grossen Reichthum an solchen kleinen Zellen und beweisen, dass sie hauptsächlich am inneren Rande und in den Zwischenräumen zwischen den Glomeruli liegen. Innerhalb dieser befinden sich nur zwei oder drei Kerne, welche vielleicht zu Neurogliazellen gehören.

Angesichts des Vorstehenden scheinen die kleinen intra- und periglomerulären Zellen oder Kollikers oberflächliche Körner intraglomeruläre Associationszellen darzustellen, durch welche die von den Dendriten dieser Zellen in einem Glomerulus aufgenommene Erregung auf dendritische Endbüschel übergeleitet wird, welche in mehr oder weniger entfernten Glomerulis sich befinden. Auf diese Weise wird noch mehr die Leitung gesichert und vor allem die räumliche Verbreitung und Unbestimmtheit der Riecherregung, worin die Natur bei der Etablierung der Olfactoriusbahnen eines ihrer hauptsächlichsten Ziele erblickt zu haben scheint.*)

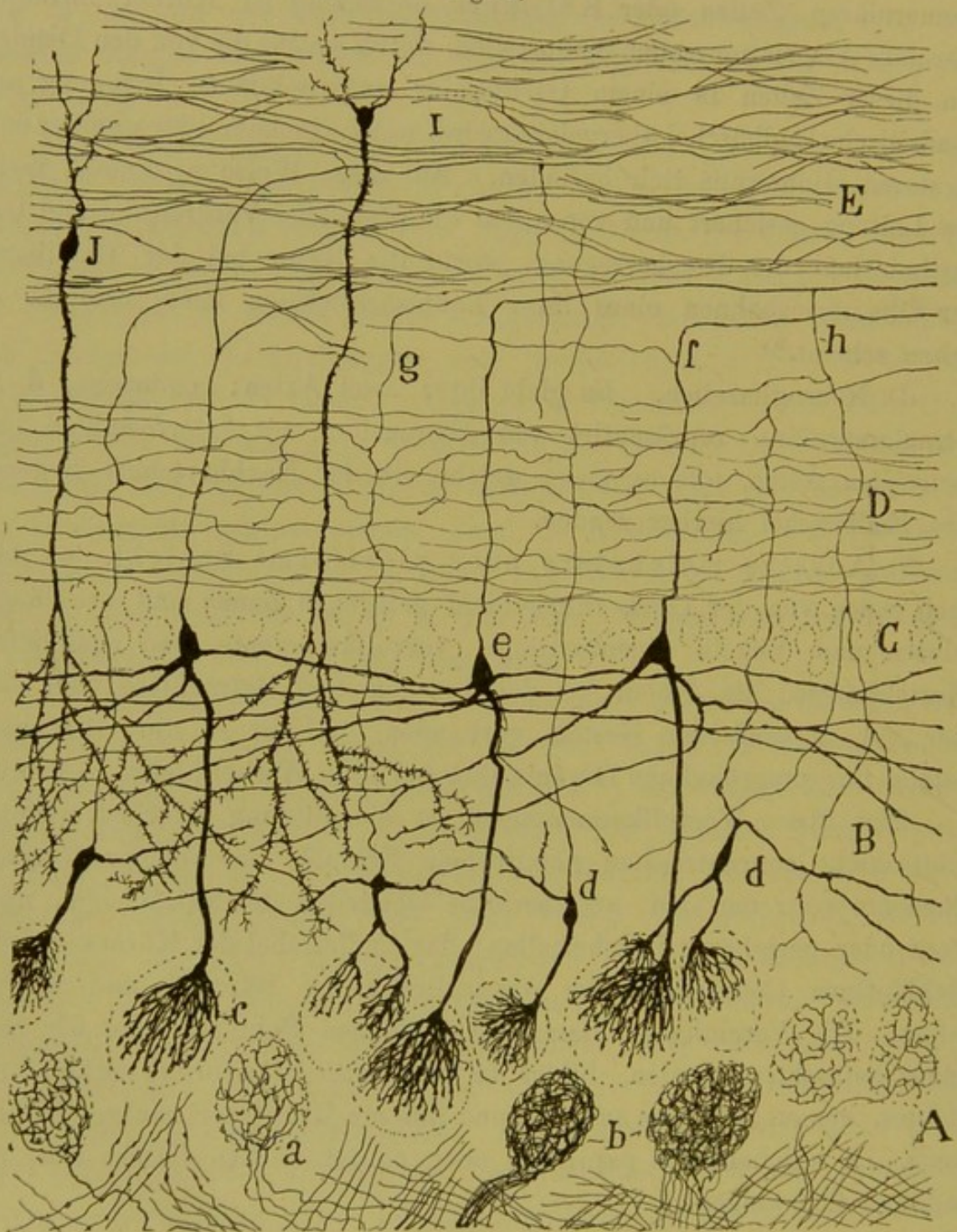
d) Neurogliazellen. Es giebt ihrer zwei Arten: endogene, d. h. intraglomeruläre, repräsentirt von Sternzellen mit federförmigen und gestreiften Ästen, und exogene, welche, in der Nachbarschaft liegend, ihre Endbüschel hierher senden.

3. Äussere molekulare oder plexiforme Schicht. — Alle nach innen von der Glomerulusschicht gelegenen Zonen sind den Säugthieren und Vögeln eigentümliche, vervollkommnete und complicirte Einrichtungen; sie fehlen bei den Fischen und Batrachiern oder sind hier nur in einfacher Gestalt vorhanden. Nicht so die Glomeruli, welche ihre ursprüngliche Organisation bei allen Wirbelthieren bewahren.

Eine dieser Vervollkommnungen ist die Bildung einer zur Glomerulusschicht concentrischen plexiformen Schicht, in welcher folgende Elemente vertreten sind: accessorische Dendriten der Mitralzellen, mittleren oder peripheren Büschelzellen; das Endbüschel der Körner und die rückläufigen Collateralen der Axencylinder der Büschel- und Mitralzellen. Die Vereinigung dieser verschiedenen Faktoren, die wir bald näher betrachten werden, bildet in erwähnter plexiformer Schicht ein dichtes, genau auf ihren äusseren und inneren Rand beschränktes Flechtwerk, in welchem die parallelen oder concentrischen Fasern über die radiären überwiegen.

*) Indess spielen diese Zellen vielleicht eine andere Rolle. Ihre Ähnlichkeit mit den Horizontalzellen der Retina, deren associative Funktion mir sehr zweifelhaft scheint, veranlasst mich jetzt, sie als einen der Akkumulation der Nervenenergie dienenden Apparat anzusehen. Siehe: Die Bedeutung der Zellen mit kurzem Axencylinder. Rev. trim. micrograf. vol. VI, 1902.

Fig. 2.



Schnitt durch den Bulbus olfactorius einer wenige Tage alten Katze.

A, Schicht der Glomeruli; B, äussere plexiforme Schicht; C, Schicht der Mitralzellen; D, innere plexiforme Schicht; E, Schicht der Körner und weisse Substanz; a, Endverzweigung einer Olfactoriusfaser; b, Glomeruli mit verschiedenen Endverzweigungen; c, Büschel einer Mitralzelle; d, Büschelzellen.

4. Schicht der Mitralzellen. — Sie wird so benannt, weil sie von einer, zwei oder drei concentrischen Reihen grosser, gedrängter, multipolarer Nervenzellen gebildet wird, unter denen die Mitragegestalt vorherrscht, obgleich auch die Ei- und Dreiecksform häufig vorkommt. Mittelst der Nissl-Färbung zeigt der Körper dieser Zellen einen voluminösen, mit einem oder zwei Nukleolen versehenen Kern und mannigfache Chromatinschollen, welche sich in die Hauptdendrite fortsetzen (Fig. 1, 4). Von den Fortsätzen, welche das Chromsilber erkennen lässt, seien erwähnt: erstens ein starker Axencylinder, welcher aus dem unteren Rande des Körpers entspringt und sich in eine Nervenfasern der darunter gelegenen Schicht fortsetzt; zweitens zwei Arten von Dendriten, welche wir in primordiale und secundäre unterscheiden wollen (Fig. 2, e).

Die primordiale Dendrite, so benannt, weil sie, selbst bei den niedersten Vertebraten, niemals fehlt, kann man als den zuerst aufgetretenen Fortsatz betrachten; er ist glatt, radiär oder peripher gerichtet und fast stets in der Einzahl vorhanden (beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren). Bei den Vögeln, Reptilien und Fischen ist er, wie mein Bruder nachwies, oft vier, sechs oder mehrfach vertreten. In seinem Verlauf nach der Peripherie schlägt er oft eine schräge Richtung ein und behält er seinen ursprünglichen Durchmesser bei, ohne (höchstens vereinzelt) Collateralen abzugeben. Er endet im Innern eines Glomerulus mit einem Pinsel oder Büschel freier Verzweigungen, welche, wie wir früher gezeigt haben, mit den Nervenverzweigungen der Olfactoriusfasern in inniger Berührung stehen.

Die accessorischen secundären Dendriten, zwei, drei oder mehr, entspringen aus den Seiten des Zellkörpers, manchmal aus dem Anfang der primordialen Dendriten, ziehen, sich wiederholt spaltend, durch die äussere plexiforme Schicht und bilden in ihr zusammen mit den Fortsätzen anderer Herkunft jenen dichten Plexus, von dem wir oben sprachen. Einige Dendriten dieser Art sind so lang, dass sie mehr als einen Dezimillimeter horizontal verlaufen. Die letzten Äste enden frei im Bereich der plexiformen Schicht, ohne jemals die Grenze der Glomeruli zu erreichen.

Bei der Beschreibung der plexiformen Schicht sagten wir, dass in ihr gewisse kleine Zellen liegen, die wir zur besseren Kennzeichnung

Büschelzellen nannten, weil sie das gemeinsame Charakteristikum einer starken, peripheren Dendrite besitzen, deren Büschel ebenfalls, wie der Schaft der Mitralzellen, in die Schicht der Glomeruli reicht. In Fig. 1 stellen wir einige dieser Zellen dar, welche man mit Rücksicht auf ihre Lage unterscheiden kann in innere (*c*), die in der plexiformen Schicht bleiben; äussere (*b*), welche an der peripheren Grenze dieser und bis in der Nachbarschaft der Glomeruli sich befinden; und interstitielle, zwischen den Glomerulis selbst, inmitten der Formation der oberflächlichen Körner befindlich (Fig. 1, *a*). Der Umfang dieser Zellen nimmt von innen nach aussen ab, sodass die in der Nähe der Mitralzellen gelegenen fast so gross sind wie diese, während die interstitiellen oder interglomerulären die kleineren sind (Fig. 1 *a*). Alle diese Zellen, deren Gestalt eiförmig, spindelförmig oder dreieckig ist, besitzen neben dem erwähnten glomerulären Schaft eine, zwei oder drei in der plexiformen Schicht verzweigte Dendriten und einen dünnen, centralen Axencylinder, welcher die tiefen Schichten des Bulbus erreicht, um nach einer Biegung in eine Markfaser der Körnerschicht sich fortzusetzen. Die Nissl-Präparate zeigen, dass das Protoplasma der Büschelzellen, besonders das der äusseren, grosse Chromatinspindeln enthält, welche sich oft längs der Hauptdendrite erstrecken.

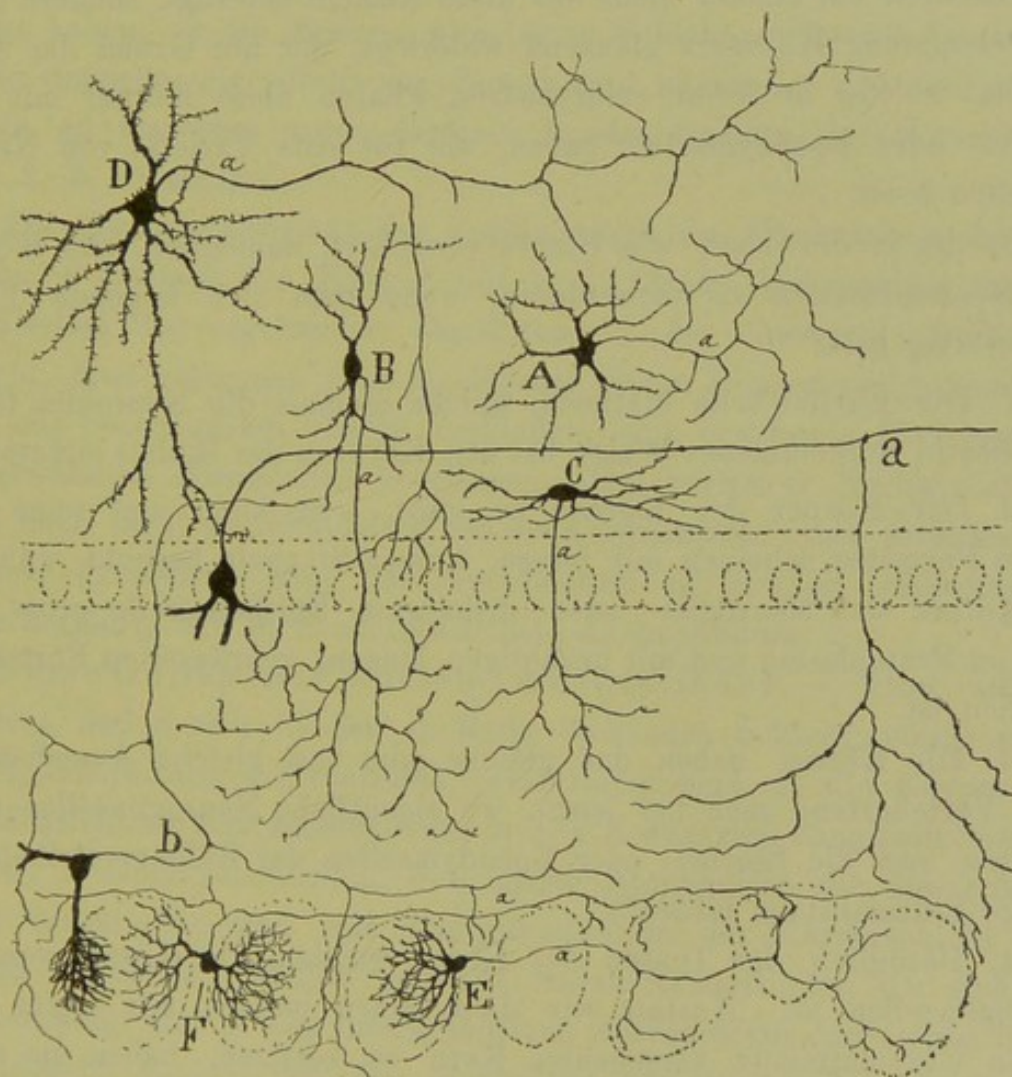
5. Innere plexiforme Schicht oder Schicht der Nervencollateralen. — Nach innen von der Reihe der Mitralzellen beobachtet man eine schmale, plexiforme zellenarme Schicht, in welcher die Mehrzahl der Collateralen des Axencylinders der Büschelzellen und gewisse centrifugale Nervenverzweigungen sich kreuzen. Von ihrer Zusammensetzung werden wir später sprechen.

6. Schicht der Körner und der Bündel weisser Substanz. — Nach innen von vorstehender Schicht beginnt ein breites Gebiet, das sich bis in die Nähe des Ependyms ausdehnt und in welchem man auf den ersten Blick zwei Theile unterscheiden kann: die Körner oder kleinen spindelförmigen und kugligen Zellen des Bulbus und die concentrischen Bündel weisser Substanz.

a) Körner. — Golgi lenkte zuerst die Aufmerksamkeit der Neurologen auf die Existenz einiger kleiner Zellen im Bulbus olfactorius, welche einen eiförmigen, spindelförmigen oder dreieckigen, radiär ge-

richteten Körper besitzen; der letztere ist mit mannigfaltigen peripheren und einem centralen dendritischen Fortsatz versehen, von denen keiner die Eigenschaft des Axencylinders besitzt. Ich habe das Fehlen des

Fig. 3.



Zellen mit kurzem Axencylinder des Bulbus olfactorius. Ein nach meinen und Blanes' Zeichnungen
arrangiertes Schema.

A, Golgische Zelle; B, Zelle mit peripherem Axencylinder; C, spindelförmige, horizontale Zelle der inneren plexiformen Schicht; D, Zelle mit horizontalem Axencylinder; E und F, periglomeruläre Nervenzellen; a, periphere Collaterale des Axencylinders einer Mitralzelle; b, Collaterale des Axencylinders einer Büschelzelle.

Axencylinders bestätigt (wegen dieses Mangels lassen sich die Körner mit den Spongioblasten oder den amakrinen Zellen der Retina vergleichen) und nachgewiesen, dass der periphere Fortsatz dieser Zellen eine

unveränderliche Richtung und Verbindung besitzt, indem er sich constant zur plexiformen Schicht hinwendet, wo er mit einem Büschel stark stacheliger, mit den secundären, aus den Mitralzellen hervorgehenden Dendriten in Contact befindlicher Äste endet (Fig. 2, *J*).

Kürzlich hat Blanes nicht nur diese Ansicht befestigt, sondern auch die Behauptung Köllikers glänzend widerlegt, der auf Grund der Ähnlichkeit, welche in ihren embryonären Phasen diese Körner mit den Epithel- oder Ependymzellen haben, sie für eine Varietät von Neurogliazellen hielt.

Es ist in der That, wie Blanes versichert, unmöglich, die Körner mit Neurogliazellen zu verwechseln, wenn man sich folgende Fakta gegenwärtig hält:

1. Die Ehrlich'sche Methode, welche niemals die Neuroglia färbt, thut dies in vollkommener Weise bei den Körnern des Bulbus olfactorius.

2. Der Körper der Körner ist glatt, sehr klein und seine sehr langen Fortsätze scheinen mit feinen, kurzen Stacheln bedeckt, während der Körper der Neuroglia- oder dislocirten Epithelialzelle gross und reich an Protoplasma und mit unzähligen langen, gekräuselten Fortsätzen versehen ist.

3. Die Körner haben das gleiche oder fast gleiche Aussehen bei allen Vertebraten, auch bei jenen, wo eigentliche Neurogliazellen nicht existiren und die Epithel- oder Ependymzellen des Bulbärventrikels die einzige Stützsubstanz bilden*).

4. Bezüglich der Textur des Kerns weichen die Körner von den Neurogliazellen ab. Anstatt wie diese einen blassen, mit einem peripheren Chromatinnetz versehenen Kern zu besitzen, haben sie einen dunklen Kern, dessen Chromatin sich zu einem starken, centralen, von zwei oder mehr grossen Kernchen besetzten Netz anordnet.

Auch wenn Körner vereinzelt in den Spalten der weissen Substanz oder in der inneren plexiformen Schicht sich zeigen, bildet ihre Mehrzahl Reihen, Inseln oder Gruppen, die von einander durch Bündel

*) Das Fehlen des Axencylinders ist ein von allen Autoren beobachtetes Merkmal. Hill jedoch wagt dieser Ansicht zu widersprechen, ein Irrthum, der von Blanes gänzlich widerlegt worden ist. Siehe Hill, Notes on granules, Brain, 1897.

weisser Substanz getrennt sind (Fig. 1, 6). Oberhalb der Mitralzellen befindet sich eine starke Schicht von Körnern, wie aus Nissl-Präparaten ersichtlich (Fig. 1, 4).

Von den polaren Dendriten oder Fortsätzen der Körner ist der äussere, fast immer einzeln vorhandene, dick und zieht, wie wir schon gesagt haben, in die äussere, plexiforme Schicht, während der innere, häufig doppelte oder dreifache, dünner und kürzer ist und sich alsbald in ein an Endästen armes Büschel in den Spalten der Nervenfasern (Fig. 2, *I, J*) auflöst.

Die absolute Constanz der Verbindungen des Endbüschels des peripheren Fortsatzes der Körner mit dem Plexus horizontaler aus den Mitralzellen hervorgehender Dendriten in der äusseren plexiformen Schicht, lässt erkennen, dass die Körner, deren Körper und innere Äste sich mit centrifugalen Fasern verbinden, eine bestimmte Erregung auf die erwähnten Mitralzellen übertragen. Der periphere Fortsatz dürfte, wenn auch nicht morphologisch, so doch dynamisch, einen funktionellen Fortsatz darstellen, weil der Nervenstrom in ihm im cellulifugalen Sinne verläuft, wie in den eigentlichen Axencylindern.

Nervenzellen mit kurzem Axencylinder. — Hier und da verstreut finden sich in der in Rede stehenden Schicht einige stern- oder spindelförmige Nervenzellen, die grösser sind als die Körner und mit Rücksicht auf den Axencylinder in drei Kategorien eingetheilt werden können: 1. Golgi'sche Zellen, d. h. grosse Sternzellen, die dieser Autor zuerst beschrieben hat, mit divergirenden, in der Körnerschicht vertheilten Dendriten versehen und mit einem Axencylinder, der sich alsbald verzweigt und in dem intergranularen Nervenplexus endet (Fig. 3, *A*); 2. Cajalsche Zellen, von van Gehuchten und Blanes so genannt, im peripheren Drittel der Körnerbildung liegend und charakterisirt durch einen Axencylinder, der constant gegen die Oberfläche gerichtet ist und sich in der äusseren plexiformen Schicht in eine dichte, die Dendriten der Mitralzellen eng umgebende Verzweigung auflöst (*B*). Blanes, der ebenfalls diese beiden Zellarten gefärbt hat, giebt noch das Vorhandensein einer Varietät an, welche durch ihren bedeutenden Umfang, die grosse Zahl von stachligen Dendriten und besonders die Länge des Axencylinders charakterisirt ist. Letzterer verläuft mehr weniger

horizontal und verzweigt sich in einem sehr ausgedehnten Gebiet der Körnerschicht (Fig. 3, *D*). Diese Zellen, von van Gehuchten schon zum Theil gesehen, können also als intrabulbäre Associationselemente (für grosse Entfernungen) betrachtet werden.

In Fig. 3 stellen wir einige schematisirte Zellen mit kurzem Axencylinder dar, welche meinen und Blanes'schen Präparaten von der Rinde einer 15 tägigen Maus entnommen sind. Der Typus mit peripherem, zwischen den Mitralzellen und in der äusseren plexiformen Schicht verzweigten Axencylinder befindet sich bei *B*; doch giebt es noch einen anderen Typus, den ich kürzlich in dieser Schicht entdeckt habe; derselbe ist horizontal und spindelförmig und mit Dendriten versehen, die vorwiegend der Schicht parallel sind, sowie mit einem radiären Axencylinder, welcher die Reihe der Mitralzellen kreuzt und sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigt (Fig. 3, *C*).

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir endlich, dass in der Körnerschicht, nicht constant, dislocirte Mitralzellen anzutreffen sind, welche van Gehuchten angegeben und Blanes genau studiert hat.

Nervenplexus. — Zwischen den Gruppen der Körner beobachtet man Bündelchen von markhaltigen und marklosen Fasern, welche ein complicirtes Gewebe bilden, in dem die von vorn nach hinten gerichteten Fasern vorwiegen. Die Analyse dieses Geflechts ist sehr schwierig, vor allem in Weigert-Pal-Präparaten, in welchen nur die Markfasern gefärbt erscheinen und keine Verzweigungen zu sehen sind. Glücklicherweise lassen sich in Ehrlich-Präparaten und noch besser in Chromsilber-Schnitten Verlauf und Verzweigungen der Tuben erwähnter Bündel verfolgen. Und zwar sind zwei Kategorien zu unterscheiden:

1. Dicke Markfasern, sich in die Axencylinder der Mitralzellen fortsetzend. — Diese Tuben kreuzen, ohne Collateralen auszusenden, die innere oder tiefe plexiforme Schicht und wenden sich, bei den Bündeln der weissen Substanz angelangt, im Bogen von vorn nach hinten. Auf diesem horizontalen Verlauf geben sie, wie P. Ramón entdeckte und ich, van Gehuchten und Kölliker bestätigten, einige Collateralen ab, die zur Verzweigung in der plexiformen Schicht bestimmt sind, d. h. in dem nach aussen von den Mitralzellen gelegenen Plexus (Fig. 2, *h*). Da in diesem Plexus der protoplasmatische Haupt-

faktor von den accessorischen Dendriten der Mitralzellen repräsentirt wird, so ist anzunehmen, dass die erwähnten rückläufigen Collateralen einen Theil des in den Glomerulis auftretenden Stromes zu mehr weniger entfernt gelegenen Mitralzellen leiten, wodurch die Leitung sich jedesmal diffuser gestaltet, d. h. sich, je tiefer gelangend, einer um so grösseren Zahl von Conductoren mittheilt (Stromschwelligung).

2. Dünne Markfasern. — Sie bilden die Fortsetzung des Axencylinders der mittleren und peripheren Büschelzellen. Diese Axencylinder kreuzen die Schicht der Mitralzellen, senden beim Durchgang durch die innere plexiforme Schicht zwei oder drei feine parallel gerichtete Collateralen aus, wenden sich beim Herantritt an die Bündel der weissen Substanz ebenfalls von vorn nach hinten und setzen sich in die zarteren Markfasern derselben fort. Oft entspringt an der Biegungsstelle der Axencylinder eine Collaterale, welche in entgegengesetzter Richtung verläuft (Fig. 2, *d*, *g*).

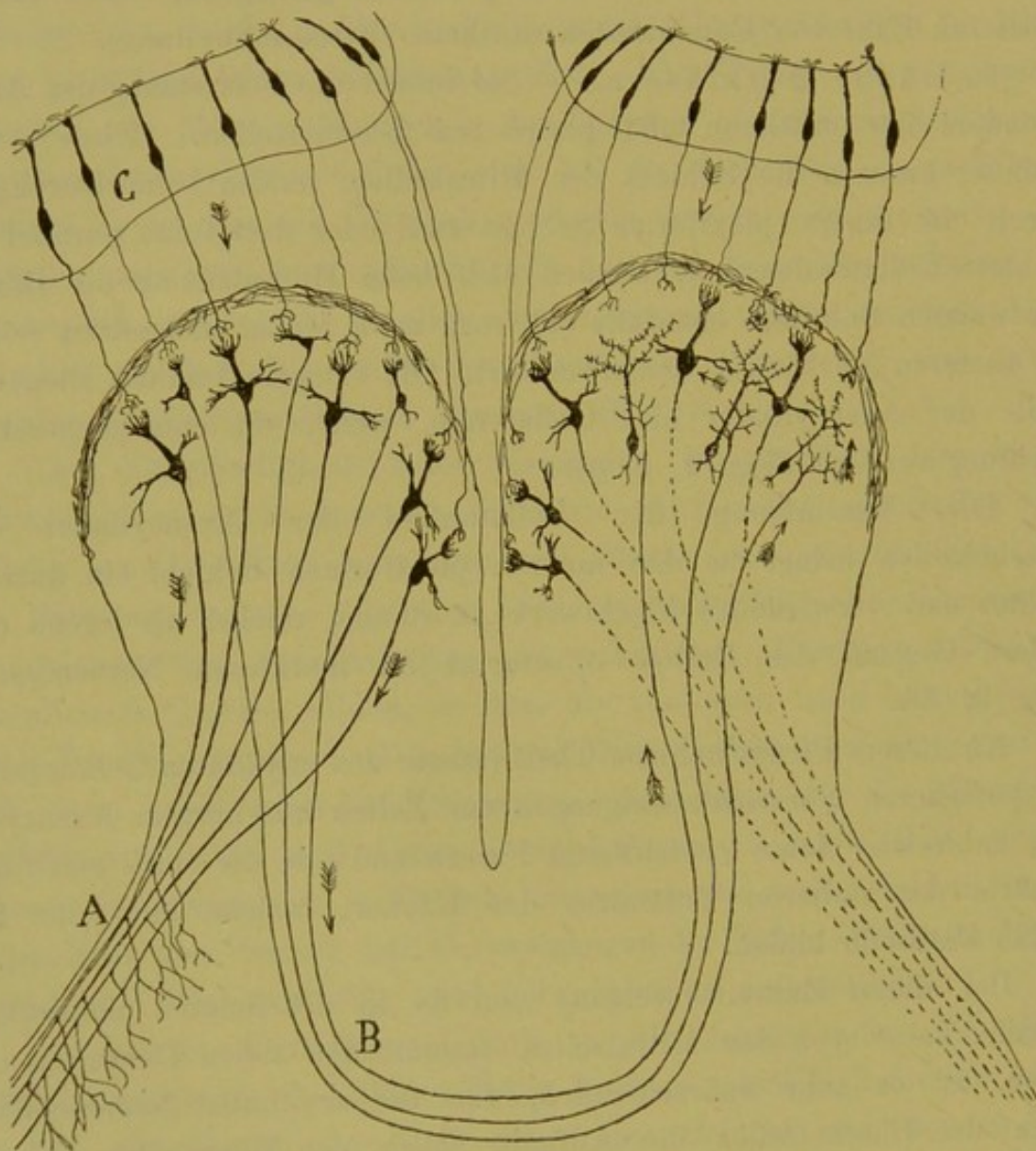
Die Vereinigung der Collateralen der Axencylinder der Büschelzellen bringt in der inneren plexiformen Schicht ein äusserst dichtes und verwickeltes Flechtwerk zu stande, reicher als irgend eine andere Gegend des Bulbus olfactorius an marklosen Nervenfasern. (Fig. 2, *D*).

An diesem Plexus nehmen Theil (ausser den erwähnten Collateralen) die peripheren Nervenverzweigungen der Zellen mit kurzem Axencylinder, zahlreiche feine centrifugale Fasern und alle die stark stacheligen Schäfte des radiären Fortsatzes der Körner, welche hier eine Art dichte Pallisade bilden.

Bei dieser Zusammensetzung und da in der inneren plexiformen Schicht keine von den Mitralzellen stammenden tiefen Dendriten existiren, ist es sehr wahrscheinlich, dass die erwähnten Nervencollateralen der Büschelzellen die Aufgabe haben, den Mitralzellen und den weiter entfernt liegenden Büschelzellen einen Theil des in den Glomerulis aufgenommenen Nervenstroms zuzuführen; jedoch ist, wohl verstanden, diese Verbindung keine direkte, sondern indirekte; sie vollzieht sich durch Vermittlung der Radiärschäfte der Körner, welche einerseits mit den erwähnten Collateralen, andererseits, d. h. im Niveau des Endbüschels, mit den Dendriten der Mitralzellen und Büschelzellen in Con-

takt treten. Auch können als Zwischenglied einige, allerdings seltene, in dieser Schicht selbst liegende Zellen mit kurzem Axencylinder dienen, welch' letzterer sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigt (Fig. 3, C).

Fig. 4.



Schema zur Demonstration des Verlaufs der Nervenströme im Bulbus.

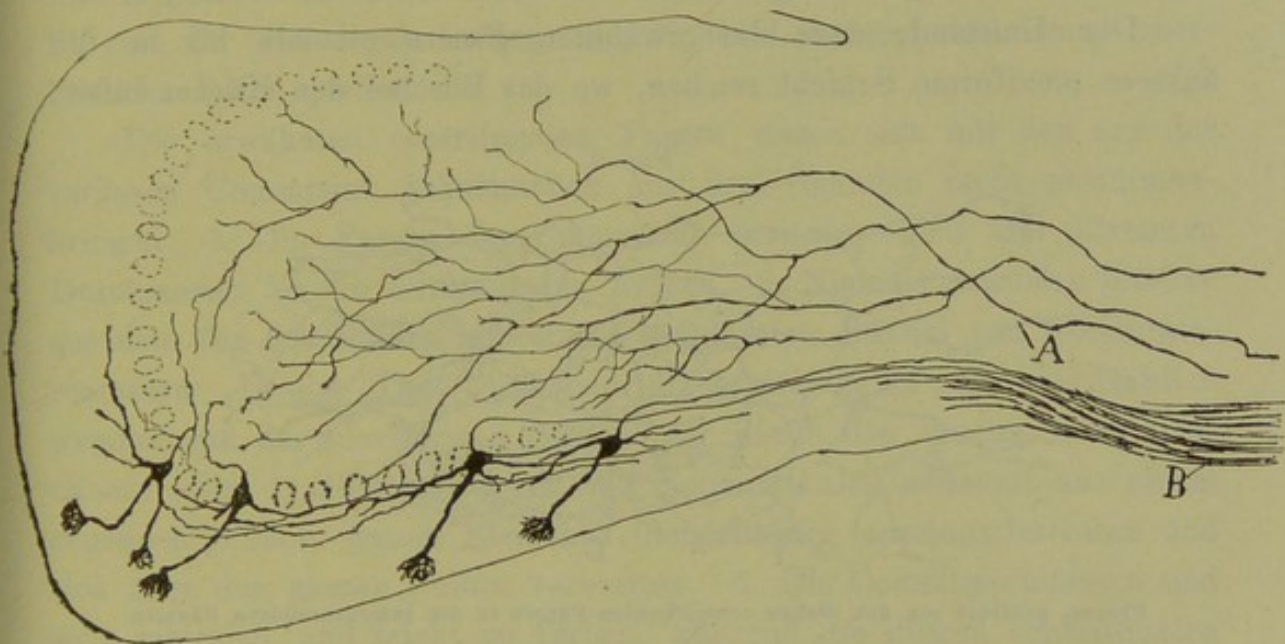
A, äussere Wurzel des Nervus olfactorius; B, Bulbärportion der vorderen Commissur; C, bipolare Riechzellen.

In der schematischen Fig. 4 ist der wahrscheinliche Verlauf der Nervenströme in den Mitral- und Büschelzellen, sowie in den centripetalen und centrifugalen Bahnen dargestellt.

3. Centrifugale Fasern. — Es giebt ihrer zwei Arten: starke und schwache.

a) Über die dicken centrifugalen Fasern, welche von mir im Bulbus der Katze und des Kaninchens entdeckt worden sind, habe ich erneute Untersuchungen bei der 8- bis 15tägigen Maus angestellt. Dieselben sind an ihrem Ursprung sehr stark, treten constant an seiner unteren

Fig. 5.



Bulbus olfactorius der wenige Tage alten Maus. — Sagittalschnitt.

A, dicke Fasern, welche aus dem unteren Theil des Gehirns (vielleicht der Rinde des Tractus) kommen. Jede von ihnen giebt eine Unzahl von Ästen an die Körnerschicht ab.

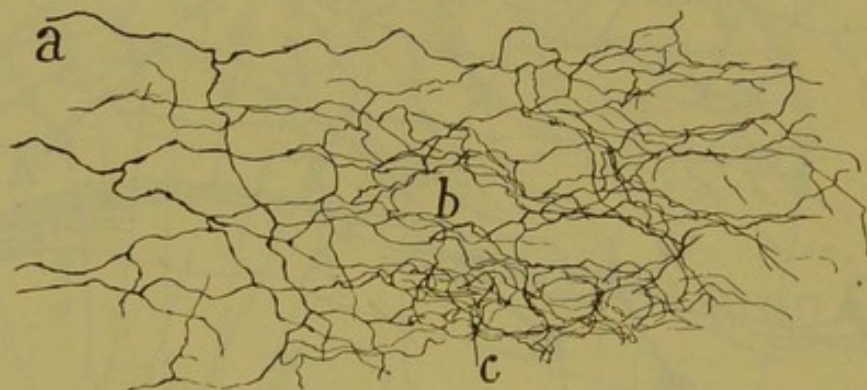
Fläche in den Bulbus olfactorius, wie wenn sie aus der Sphenoidalrinde oder aus derjenigen des Tractus olfactorius kämen. Sobald sie an die Körnerschicht gelangen, theilen sie sich wiederholt und bilden auf diese Weise eine über einen grossen Theil des Bulbus sich erstreckende Verzweigung.

In Fig. 5, A, sind einige Fasern dieser Art, so wie sie sich bei der wenige Tage alten Maus zeigen, dargestellt. Man sieht, dass die secundären Verzweigungen auf die Schicht der Körner beschränkt bleiben, ohne dass eine von ihnen die Grenze der Mitralzellen überschreitet. Die letzten Ästchen bilden dichte Geflechte an der Wand

der weissen Substanz, wohin sich die inneren Fortsätze der Körner erstrecken. Bei den älteren Thieren complicieren sich diese Endplexus und nehmen an einigen Stellen den Charakter von pericellulären Nestern an (Fig. 6). Im Allgemeinen bevorzugen diese Ästchen nicht die Pleyaden der Körner, sondern die Nachbarschaft dieser und die intergranulären Streifen. Es ist möglich, dass einige isolirte pericelluläre Plexus, welche innerhalb dieser Streifen zu Tage treten, zu Sternzellen mit peripherem Axencylinder gehören.

Der Umstand, dass die erwähnten Fasern niemals bis in die äussere plexiforme Schicht reichen, wo das Bündel der Körner endet;

Fig. 6.



Plexus, gebildet von den dicken centrifugalen Fasern in den intergranulären Räumen.

a, zuführende Faser; b, Pleyade von Körnern; c, pericelluläre Nester.

die Thatsache, dass ihre Verzweigungen die centralen Schichten bevorzugen, wo sich fast ausschliesslich die inneren Fortsätze genannter Zellen verästeln, lassen uns annehmen, dass die hauptsächliche Verbindung, wenn nicht die ausschliessliche, zwischen centrifugalen Fasern und Körnern sich im Niveau der inneren oder centralen Dendriten derselben vollzieht.

Auf diese Weise würden die Körner zwei Hauptapparate für die Stromaufnahme besitzen: die inneren Dendriten in Verbindung mit den dicken centrifugalen Fasern, und den Radiärschaft in Verbindung mit den Collateralen der Bündelzellen und vielleicht auch mit den feinen, centrifugalen Fasern oder den Commissuralfasern, von welchen wir bald sprechen werden. Das periphere Bündel dürfte das Stromabgabeorgan sein und mit den Dendriten der Mitral- und Bündelzellen in Contact treten.

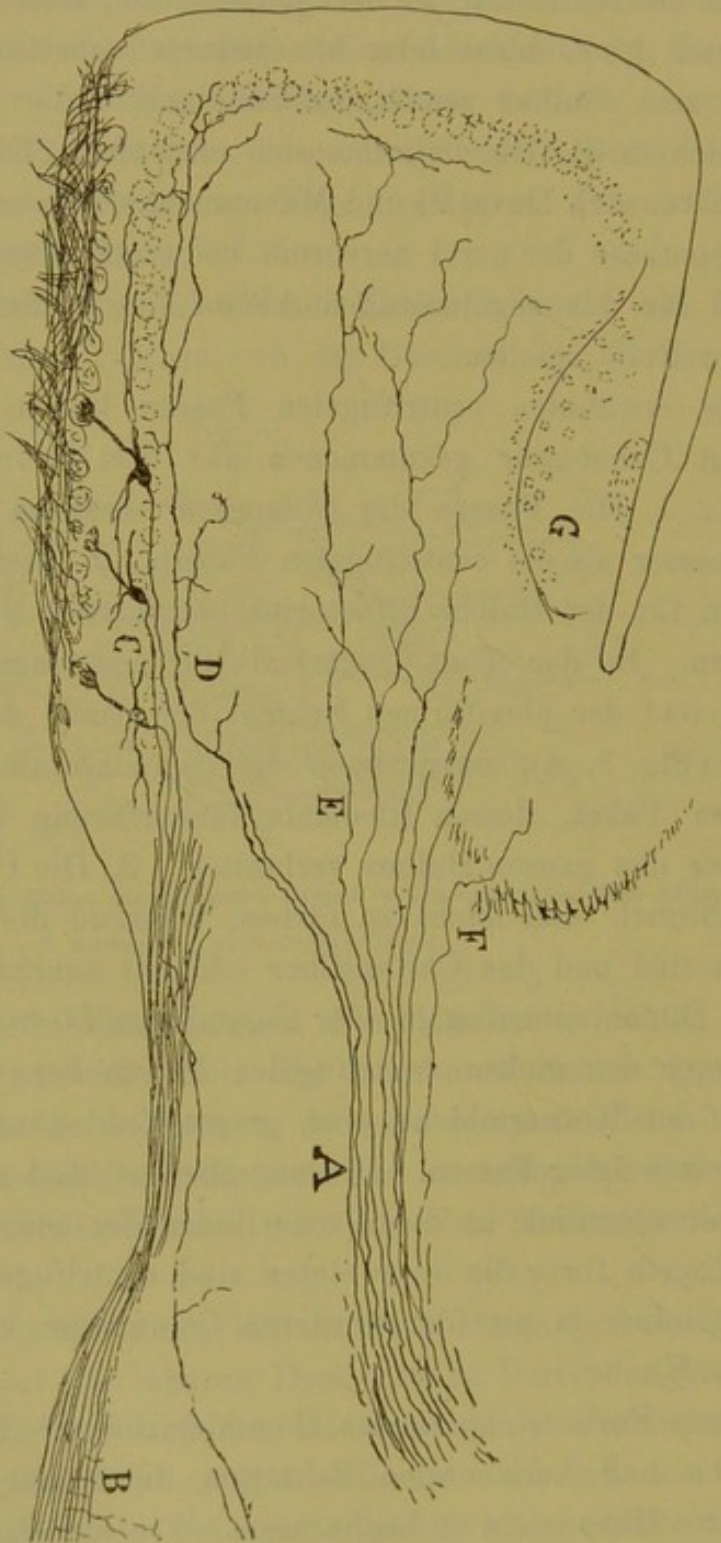
Der Ursprung der dicken centrifugalen Fasern, ebenso ihre funktionelle Bedeutung sind unbekannt. Der gegenwärtige Stand unseres Wissens berechtigt nur zu der Vermuthung, dass durch sie die Sphenoidalgegend des Gehirns oder ein anderer unbestimmter Bezirk Nervenströme zum Bulbus sendet, welche zuerst die Körner passiren und schliesslich in die Büschelzellen sich ergiessen. Diese centrifugalen Impulse, deren sich Duval¹³⁾ und Manoumelian¹⁴⁾ in so ingeniöser Weise für ihre Hypothese der nervi nervorum bedienen, könnten in den Glomerulis eine für den regelmässigen Ablauf des Leitungsmechanismus unerlässliche Rolle spielen.

Die erwähnten centrifugalen Fasern lassen sich mit den aus der vorderen Commissur gekommenen aus drei Gründen nicht zusammenbringen: 1. Die Fasern der Commissur besitzen einen viel kleineren Durchmesser als die centrifugalen Fasern. 2. Niemals entstehen letztere aus dem für den Bulbus olfactorius bestimmten Bündel von Commissurenfasern. In der That, während die centrifugalen sich oberflächlich wenden und der plexiformen Schicht der Rinde des Tractus olfactorius nähern (Fig. 5, *A*), entspringen die commissuralen constant aus einem centralen Paket, dessen Elemente fächerförmig auseinandertreten und sich über den ganzen Bulbus verbreiten. 3. Die Commissuralfasern sind sehr zahlreich und leicht zu färben, während die dicken centrifugalen spärlich sind und das Chromsilber schlecht annehmen.

b) Dünne centrifugale oder Commissuralfasern. — Ausser den Verzweigungen der dicken centrifugalen Fasern beherbergen die fibrillären Bänder der Körnerschicht eine grosse Zahl dünner, ungetheilte oder wenig verzweigte Fasern. Die ungetheilten sind centripetal und setzen sich wahrscheinlich in die Axencylinder der mittleren und peripheren Büschelzellen fort; die verzweigten sind centrifugal und verlängern sich wahrscheinlich in aus der vorderen Commissur kommende Markfasern (Fig. 7, *E*).

Diese Fortsetzung in das Commissurbündel ist an den sagittalen, vertikalen und horizontalen Schnitten durch das Gehirn der wenige Tage alten Maus leicht zu beobachten. Wie aus Fig. 7 ersichtlich, dringt der Commissuralstrang in den Bulbus nach aussen und unten vom Ventrikel und nimmt die Gestalt eines kompakten starken Bündels an, das

Fig. 7.



Bulbus olfactorius der Maus von 8 Tagen. Axialschnitt. Man sieht einige Fasern aus der vorderen Commissur kommen und sich zwischen den Körnern verzweigen.

A, vordere Commissur, B, äussere Wurzel des Bulbus olfactorius; C, Schicht der Mitralzellen; D, Faser, die in der inneren plexiformen Schicht verzweigt ist; E, verzweigte Commissuralfaser; G, accessorischer Lobulus olfactorius; F, Commissuralen, welche aus der Rinde des Bulbusfusses zu kommen scheinen.

aus dünnen Fasern besteht. Wo die Glomeruli beginnen, scheint das Bündel sich schon fächerförmig zu theilen und zwei Hauptausstrahlungen zu bilden: eine innere zarte, die für die innere Bulbärregion bestimmt ist, und eine äussere dicke, welche sich über den grössten Theil des Bulbus ausdehnt. In ihrem Verlauf nach vorn erreichen diese Fasern die Bündel der weissen Substanz und erzeugen einen bis zur Schicht der Mitralzellen sich erstreckenden complizirten Plexus.

Von allen diesen Bahnen bieten die centripetalen keine Verzweigung; die centrifugalen indess spalten sich wiederholt; sie nähern sich der inneren plexiformen Schicht und bilden in ihr ein sehr dichtes Netz. Kölliker, der letzteres bereits bei der Katze gesehen zu haben scheint, meint, dass seine Fasern die äussere plexiforme Schicht erreichen und in ihr auf unbekannte Weise, vielleicht in der Umgebung der Mitralzellen enden. Ohne leugnen zu wollen, dass einige Äste bis zu dieser Schicht kommen, und in Anbetracht dessen, dass eine rückläufige Collaterale der Mitralzellen-Axencylinder leicht mit den erwähnten Commissuralfasern zu verwechseln ist, glaube ich, dass die Mehrzahl dieser sich in der inneren plexiformen Schicht und der Schicht der Mitralzellen verzweigt.

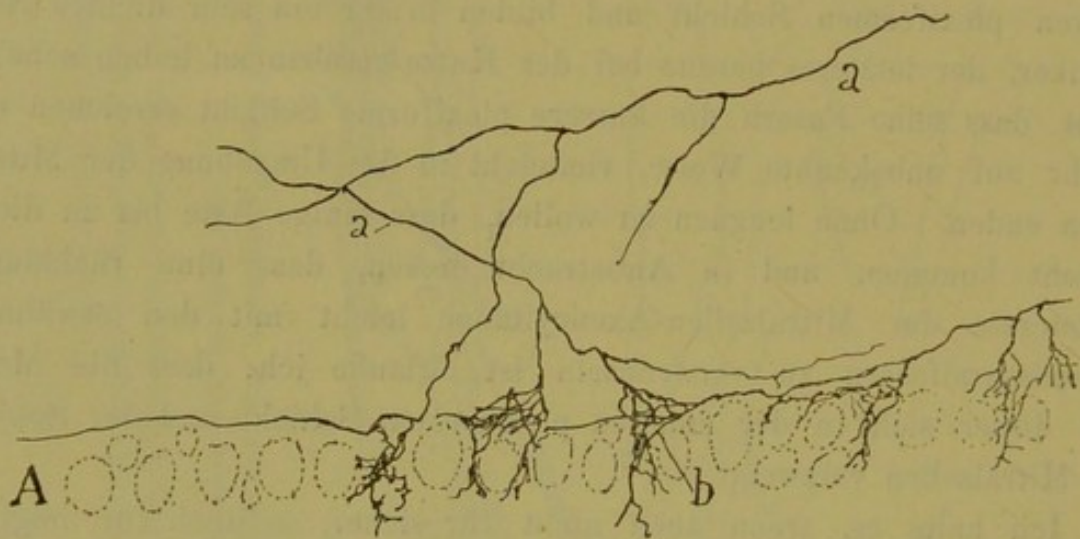
Ich halte es, wenn auch nicht für sicher, so doch für möglich, dass gewisse, mittelst Nervenfasernester in der Schicht der Mitralzellen endende Fasern, welche in meinen frischen Präparaten des Bulbus der zwanzigtägigen Katze zu Tage traten, die Endigung eines Theils der Commissuralfasern darstellen. Wie man in Fig. 8 sehen kann, verlaufen diese Fasern parallel zu den Mitralzellen und senden in Abständen einige kurze Ästchen aus. Diese letzteren lösen sich in ein Netz oder einen Endplexus auf, welcher einen Theil des Körpers jener Zellen zu umfassen scheint.

Bei der Maus fand ich ebenfalls (Fig. 7, *D*) analoge Fasern, welche in, zwischen und über den Mitralzellen verzweigte Collateralen sich auflösen, jedoch ist hier die nesterweise Verzweigung nicht sichtbar, ohne Zweifel deshalb, weil bei dem neugeborenen Thiere diese Verhältnisse noch nicht entwickelt sind.

Wenn diese Behauptung sich bestätigt, so würde daraus folgen, dass die aus dem Axencylinder der kleinen Büschelzellen der entgegen-

gesetzten Seite stammenden Commissuralfasern ihre Erregung auf die Schäfte der Körner und vielleicht sogar auf den Körper der Mitralzellen übertragen würden. Da indess der Schaft der Körner schliesslich den Strom zu den Dendriten der Mitral- und Büschelzellen leiten wird, so würde diese indirekte, durch Vermittlung der Körner geschaffene Verbindung einer direkten, zwischen commissuralen Endverzweigungen und grossen und kleinen Mitral- oder Büschelzellen bestehenden Verbindung gleichkommen.

Fig. 8.



Intercelluläre Nervenverzweigungen der Mitralzellenschicht. Bulbus der Katze von 20 Tagen.
A, Schicht der Mitralzellen; a, zuführende Faser; b, Nester.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass, für uns, die vordere Commissur in ihrem vorderen Theil positiv aus den Zellen des einen Bulbus hervorgeht und zwischen denen des anderseitigen endet. Wir können jedoch nicht die Ansicht Löwenthals¹⁵⁾ theilen, dass erwähnte Bahn im Lobulus olfactorius, und nicht im Bulbus entspringt. Den Grund für dieses scheinbare Verhalten, nämlich dass, wenn bei Abtragungen des Bulbus der Lobulus nicht betheiligt ist, die Degeneration in der vorderen Commissur fehlt, — halten wir ebenfalls für einen Irrthum, zumal wir, so oft wir beim Kaninchen vordere Portionen vom Bulbus unter Vermeidung einer Verletzung des Pedunculus bulbaris getrennt haben, mittelst der Marchi'schen Methode Degenerationen entdeckten, sowohl im vorderen Theil der Commissur wie in der Schicht der Körner des

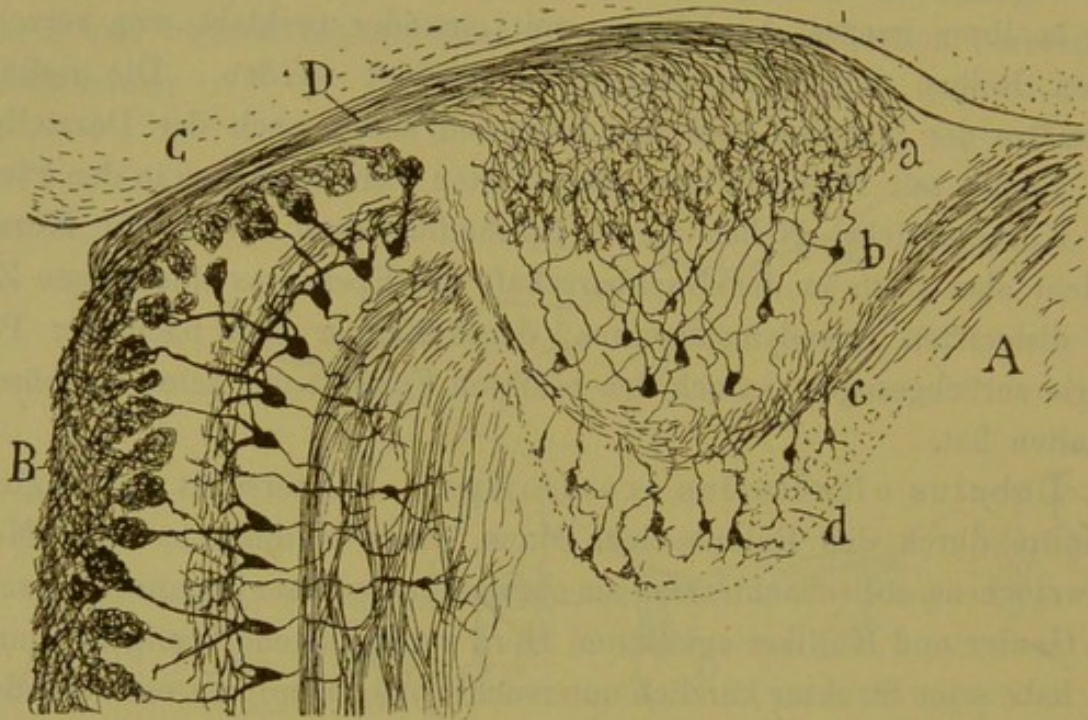
anderseitigen Bulbus. Auch Probst¹⁶⁾, welcher kürzlich mit der Marchischen Methode gearbeitet hat, behauptet, dass der Riechtheil der Commissur direkt aus dem anderseitigen Bulbus stammt.

7. Epitheliale Schicht. — Zur Vervollständigung unserer Übersicht über die Struktur des Bulbus bedarf es nur noch der Angabe, dass in der Axe dieses Organs ein ventriculärer Raum existirt, dessen Wände, fast in ihrer ganzen Ausdehnung mit einander verklebt, von verschiedenen Reihen langer Ependymzellen gebildet werden. Die radiären Fortsätze der letzteren sind sehr lang und enden nach der Darstellung von Blanes mit Büscheln und complicirten Verzweigungen in den Plexus der Körnerschicht. Neben diesen Epithelfortsätzen enthält die Körnerschicht aber noch in der Nachbarschaft des Ependyms eine grosse Zahl von dislocirten Ependymelementen, deren Körper sich nach der Peripherie zurückgezogen, jedoch den radiären Fortsatz und seine Endbüschel behalten hat.

Lobulus olfactorius accessorius. — Untersucht man sagittale Schnitte durch den Bulbus einer Maus, eines Kaninchens oder Meerschweinchens, so beobachtet man am oberen Rande dieses Organs einen schon von Ganser und Kölliker erwähnten Herd von halbmondförmigem Umriss. Ich habe seine Struktur kürzlich untersucht¹⁷⁾; er empfängt ein besonderes Bündel von Riechfasern, welche quer verlaufen und mit kurzen dicken, wenig ausgedehnten Verzweigungen enden. Unterhalb der Glomeruli befinden sich nicht Mitralzellen, sondern dreieckige oder sternförmige Elemente von mittlerem oder geringem Umfange, welche nach Art der Mitralzellen bei den Vögeln mannigfache periphere zarte Dendriten aussenden, die in ebenso vielen schwachen, faserarmen Büscheln enden. Der Axencylinder dieser Zellen endet in einer darunterliegenden Schicht weisser Substanz, welche, wie es in den Horizontalschnitten des Bulbus den Anschein hat, ihre Bestandtheile vorzugsweise in die äussere Riechwurzel sendet (Fig. 9, A). — Als zu jenem Herd gehörig existirt unterhalb dieser zarten Schicht weisser Substanz eine besondere Pleyade von sehr feinen Körnern mit peripherem Büschel, das zarter ist als bei den gewöhnlichen. Ausserdem zeigen noch weiter in der Tiefe Nissl-Präparate eine Gruppe voluminöser Neurone, deren Eigenthümlichkeiten wir nicht feststellen konnten.

Die Bedeutung dieses Riechganglions lässt sich gegenwärtig nicht bestimmen; seine Struktur, feiner und zarter als im übrigen Bulbus, erinnert an diejenige der Fossa centralis retinae. Der Umstand, dass es, ohne Übergänge, von der Rinde des Bulbus vollständig getrennt ist,

Fig. 9.



Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius der 20tägigen Maus.

A, accessorischer Lobulus olfactorivus; B, gewöhnliche Riechrinde (innere Seite des Bulbus); C, Spitze des Gehirns; D, Nervenzug, der im Lobulus accessorivus endet; a, Schicht der Glomeruli; b, mit den Riechfasern in Verbindung stehende Zellen; c, Schicht der Nervenfasern; d, Körner des genannten Centrums.

dass es ein besonderes, von der Mittellinie her kommendes Olfactorius-Nervenbündel empfängt, dass es eine etwas eigenartige Textur besitzt, giebt der Vermuthung Raum, dass dieser Herd den Zweck hat irgend eine besondere Art von Riecheindrücken zu sammeln. Morphologisch stellt er vielleicht den äusseren und hinteren Focus olfactorivus der Batrachier und Reptilien dar.

II. Capitel.

SECUNDÄRE RIECHSTATIONEN.

Wie wir eben sahen, befindet sich der erste Sammelpunkt für die Riecheindrücke in den Glomerulis, dem Ausgangspunkt der von den Mitralzellen repräsentirten Bahn.

Die Axencylinder dieser centralen Neurone verlaufen nach hinten und bilden verschiedene Züge, welche den Pedunculus des Bulbus olfactorius erreichen, in dessen oberflächlicher oder molekulärer Schicht sie sich concentriren. Der bedeutendere dieser Züge, derjenige, welcher die grosse Mehrzahl der Mitralaxencylinder vereinigt, ist der an der äusseren und unteren Seite des Pedunculus olfactorius gelegene, d. h. die äussere Wurzel der Autoren. Die Horizontalschnitte zeigen deutlich, dass von allen Bulbärregionen Mitralfasern zu dieser Wurzel ziehen, die der äusseren Bulbusseite direkt, die des oberen, unteren und inneren Randes in schräger oder querer Richtung.

Es existiren jedoch noch andere, accessorische Züge.

Einer von diesen, den wir als obere Wurzel bezeichnen wollen, entsteht am oberen Rande des Pedunculus lobuli olfactorii und endet in der Nähe der Frontalspitze des Gehirns.

Einen anderen, weniger deutlichen beobachtet man an dem unteren inneren Rande des Pedunculus, er endet anscheinend im Tuberculum olfactorium. Dies ist die mittlere Wurzel der Autoren. Alle diese Züge erscheinen nicht immer deutlich abgegrenzt. In Wirklichkeit sind sie nichts Anderes als Theile der oberflächlichen fibrillären Kapsel, welche den Pedunculus bulbaris umgiebt und an einer Stelle eine beträchtliche Verdickung und Concentration (die sogen. äussere Wurzel) erfährt.

Neben diesen oberflächlichen, durch die Vereinigung der Axencylinder der Mitralzellen gebildeten Bahnen giebt es aber noch eine centrale, welche wir schon berührten. Dieses System von dünnen, in der Axe des Bulbus liegenden Fasern entsteht aus der Vereinigung der zarten Axencylinder der Büschelzellen (nicht der mitralen), der kleinen, mittleren und grossen.

Hauptzug oder äussere Wurzel des Bulbus olfactorius.

Diese Wurzel ist ein weisser, starker, dreieckiger Strang, der zunächst längs der äusseren und unteren Seite des Pedunculus des Bulbus olfactorius verläuft, dann in der Richtung von vorn nach hinten und etwas schräg nach aussen den unteren Rand des Lobulus frontalis kreuzt und zuletzt sich in die plexiforme oder oberflächliche Schicht des Lobulus pyriformis der Thiere oder des Gyrus hippocampi beim Menschen versenkt, welche er von vorn nach hinten durchläuft. Auf dieser langen Strecke verschmälern sich die anfangs dicken Fasern dieser Wurzel allmählich und begeben sich im Niveau der Sphenoidalrinde in die äussere Hälfte des Lobulus pyriformis und besonders in die Nähe des Sulcus externus oder der Grenze zwischen diesem Lobulus und dem übrigen Theil der Hirnrinde (Fissura limbica oder rhinalis der Autoren).

Die Fortsetzung der Fasern der äusseren Wurzel in die Nervenzellen des Bulbus, von Gudden, Ganser, Golgi und Anderen vermuthet, ist von mir im Bulbus kleiner Säugethiere aufs Bestimmteste nachgewiesen worden, ebenso von van Gehuchten, Retzius, Calleja und Kölliker. In Fig. 6, B, von der neugeborenen Maus stammend, tritt dieser Zusammenhang deutlich zu Tage. Auch Löwenthal¹⁸⁾ hat mit der Marchischen Methode diese heute unbestrittene Thatsache bestätigt.

In ihrem sehr langen Verlauf von vorn nach hinten sendet die äussere Radix olfactoria eine grosse Zahl von in rechtem oder spitzem Winkel entsprossenen Collateralen aus, welche in der plexiformen Schicht der darunter gelegenen Bulbär- oder Gehirnrinde sich verzweigen. Die letzten Äste, ausserordentlich dünn, verlieren sich in der Sphenoidalrinde, senden ebenfalls Collateralen aus und enden, wie diese, mit varikösen, langen, über die ganze plexiforme Schicht sich erstreckenden Fasern. In manchen Fällen sahen wir einige dislocirte Wurzelfasern,

d. h. von der oberflächlichen Lage losgesprengte, welche durch die zweite Schicht der Sphenoidalrinde in grossen Krümmungen und Windungen verlaufen. Unterwegs geben sie Collateralen an die tiefen Schichten ab. Die Existenz dieser dislocirten Wurzelfasern, welche sich bei der Katze relativ leicht färben lassen, erklärt die von Löwenthal angegebene Thatsache, dass sich nach Exstirpation eines Lobulus olfactorius secundäre Degenerationen in der zweiten Schicht (oder tiefer) der von der äusseren Wurzel bedeckten Rinde finden.

Die Collateralen der äusseren Wurzel, welche einen der intricatsten Plexus der Nervencentren bilden, wurden von mir¹⁹⁾ im Gehirn der Maus entdeckt. Später gab Calleja²⁰⁾ davon eine sehr genaue, von Kölliker und Anderen bestätigte Beschreibung.

Eine interessante Thatsache ist die, dass diese Collateralen sich fast ausschliesslich in der Molecular- oder plexiformen Schicht der Frontal- und Sphenoidalrinde verzweigen, und da in dieser Schicht die Büschel der Pyramiden enden, so folgt daraus, dass die von der äusseren Wurzel zugeführte Riecherregung durch die Dendriten des Schaftes in die corticalen Zellen dringt, um sich auf den Körper und schliesslich auf den Axencylinder der Pyramiden weiterzuverbreiten.

Entgegen unseren früheren Annahmen stellt dieses Verhalten der sensorischen Endigungen kein für alle sensorischen Centren des Gehirns gültiges Gesetz dar, da unsere neuesten Forschungen²¹⁾ zeigen, dass in anderen Gehirnbezirken, in dem motorischen und optischen, die centripetalen sensorischen Leitungen ihre Endverzweigung in tiefen Schichten der grauen Substanz localisiren (Schicht der Körner in der Sehrinde, Schicht der mittelgrossen Pyramiden in der motorischen).

Es sei bemerkt, dass auch in der Riechrinde nicht selten ebenfalls, wie Kölliker erkannte, einige der erwähnten Collateralen angetroffen werden, welche über die plexiforme Schicht hinaus nach abwärts steigen; diese langen Collateralen, bei Maus und Kaninchen selten, weniger spärlich bei der Katze und dem Hunde, verzweigen sich im Niveau des Körpers der kleinen Pyramiden oder oberflächlichen polymorphen Zellen.

Die graue Rinde, welche die Fasern der äusseren Wurzel aufnimmt, umfasst drei Regionen: den Pedunculus des Lobulus olfactorius, den Lo-

bulus frontalis und das äussere Territorium der Sphenoidalrinde. Diese drei Regionen besitzen im Grunde dieselbe Structur, wie Calleja in seiner ausgezeichneten Arbeit über dieses Thema ausgeführt hat. Jedoch existiren bezüglich der Sphenoidalrinde genügende Structurdifferenzen, um eine gesonderte Beschreibung dieser Gegend, als der hauptsächlichsten Secundärstation der Riecherregungen, zu rechtfertigen.

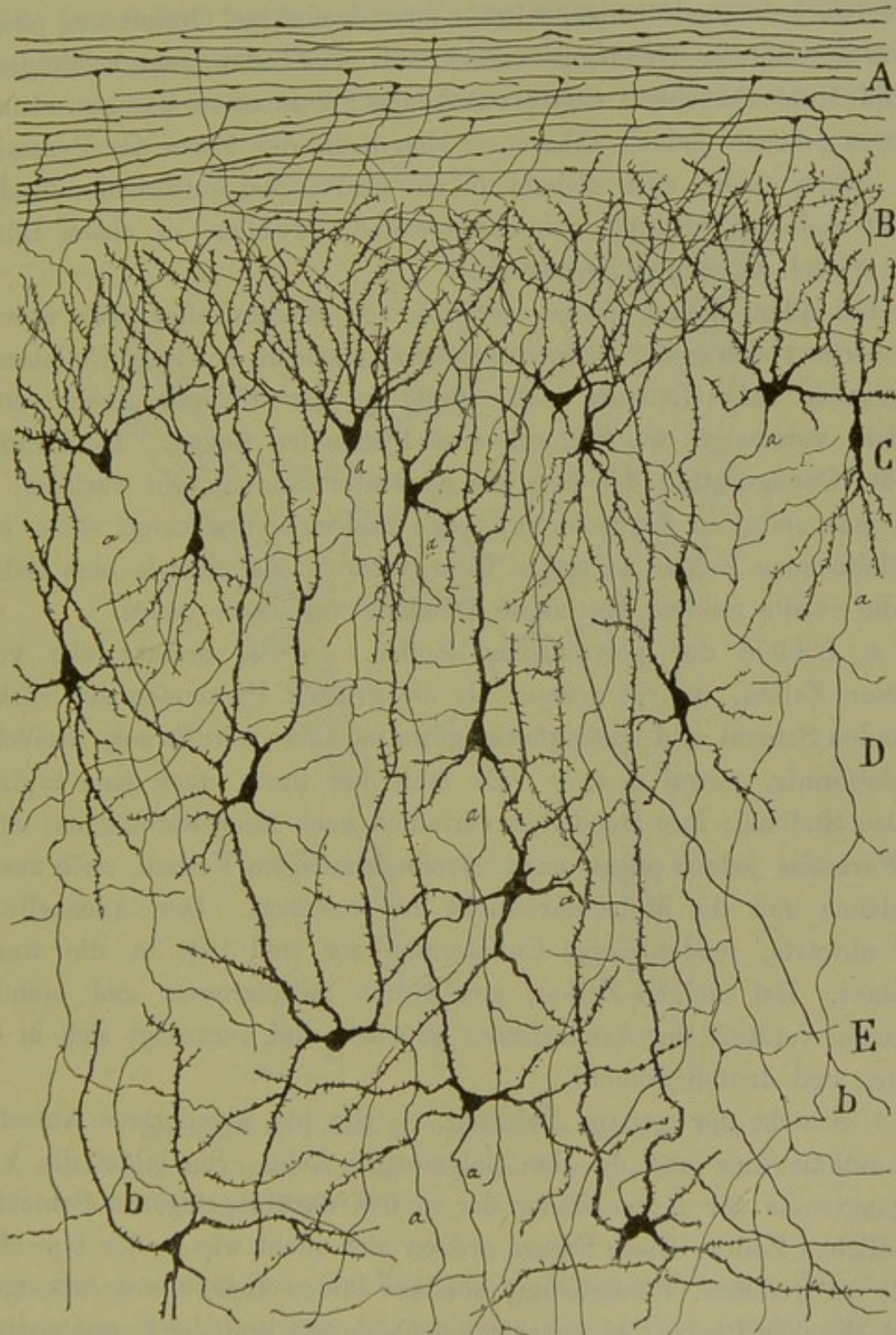
Structur der unter der äusseren Wurzel gelegenen Bulbärrinde und Frontalrinde. — Die Rinde des Tractus olfactorius und des von der äusseren Wurzel bedeckten Lobulus frontalis ist von Calleja genau studiert worden, der folgende Schichten unterscheidet: 1. fibrilläre Schicht oder Schicht der äusseren Wurzel; 2. moleculare oder plexiforme; 3. Schicht der kleinen und grossen Pyramiden; 4. der polymorphen Zellen; 5. der weissen Substanz.

1. Die fibrilläre Schicht ist nichts anderes als eine Masse von vorn nach hinten gerichteter Fasern der äusseren Wurzel. In dieser Schicht sind die unzähligen absteigenden Collateralen der schon erwähnten Olfactoriusfasern zu beachten und einige Endfasern, welche, wie Golgi erkannte und Calleja bestätigte, schräg durch die moleculare oder plexiforme Schicht abwärts verlaufen und sich verzweigen, aber nicht, wie der italienische Histologe glaubte, ein Netz bildend, sondern eine variköse und vollkommen freie, auf die zweite Schicht beschränkte Verästelung, wie der andere Autor nachwies.

2. Molecularschicht. — Sie besitzt einen aussergewöhnlichen Umfang und zeigt dieselbe Structur wie in den übrigen Rindengegenden, d. h. einen dichten Plexus, in welchen eintreten: die Büschel der Pyramiden, die Dendriten autochthoner horizontaler Zellen, bald mit kurzem, bald mit langem Axencylinder; die Nervenverzweigungen von aufsteigenden Martinottischen Fasern und endlich, wie schon bemerkt, die Collateralen und Endäste der Fasern der äusseren Wurzel.

3. Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. — Diese Schicht, welche vielleicht besser als Schicht der oberflächlichen polymorphen Zellen zu bezeichnen wäre, weil sie in Wirklichkeit sehr verschiedene Zellformen besitzt, bildet ein gewundenes und welliges, von den benachbarten Zonen deutlich abgegrenztes Band.

Fig. 10.



Rinde der Stirngegend, von der äusseren Wurzel bedeckt.

A, Schicht der Olfactoriusfasern; B, plexiforme Schicht; C, Schicht der polymorphen, oberflächlichen Zellen; D, Schicht der Pyramiden; E, tiefe, polymorphe Zellen; b, Bifurkation von Axeneylindern.

Wie aus Fig. 10 ersichtlich, haben die oberflächlicheren Zellen derselben halbmondförmige, mitrale oder dreieckige Gestalt und pflegen, abwärtsgerichteter Dendriten entbehrend, vier oder mehr aufsteigende, in die Molecularschicht sich erstreckende Fortsätze zu besitzen. In den tieferen Ebenen jedoch nähern sie sich mehr der Form der Pyramiden und zeigen einen, sich alsbald in ein Endbüschel auflösenden Radiärschaft und eine Gruppe von absteigenden, zuweilen zu einem Bündel oder Pinsel vereinigten Dendriten.

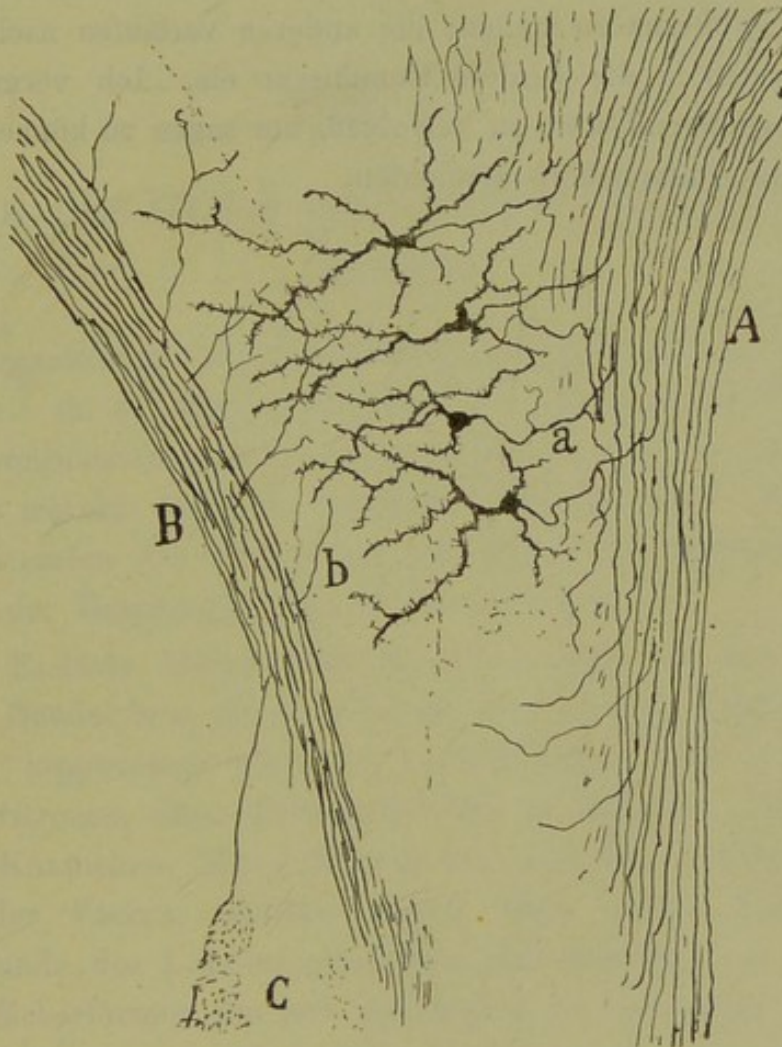
Bei allen diesen Zellen verläuft der Axencylinder nach abwärts und verliert sich in der weissen Substanz, nachdem er einige Collateralen ausgesandt hat. Letztere sind häufig in der tieferen Ebene dieser Schicht verzweigt, wo die grösseren Pyramiden liegen. Im Uebrigen ist die Configuration der Neurone genannter Schicht sehr variabel, sodass man selbst in den tieferen Ebenen zahlreiche dreieckige, stern- oder spindelförmige Zellen antreffen kann, obwohl sie niemals eine radiäre für die zweite Schicht bestimmte Dendrite vermissen lassen.

4. Schicht der polymorphen Zellen. — Sie besteht aus voluminösen Zellen, die oft grösser als die grossen Pyramiden der vorhergehenden Schicht und mannigfaltig gestaltet sind: sternförmig, dreieckig, spindelförmig, mitral u. s. w. Es fehlt bei ihnen auch jene typische radiäre Stellung; ihre Dendriten verlaufen nach allen Richtungen; einer der Fortsätze jedoch pflegt, nach verschiedenartigem Verlauf, nach aussen zu ziehen und die Molecularschicht zu erreichen. Der Axencylinder zieht abwärts, sendet einige Collateralen aus und tritt in die weisse Substanz. Bei einigen Zellen, gewöhnlich mittelgrossen und spindelförmigen, verläuft der Axencylinder aufwärts und verzweigt sich in der zweiten und dritten Schicht.

5. Schicht der weissen Substanz. — Sie hat plexiformes Aussehen und enthält hier und da eine polymorphe Zelle. Sie bildet die Vereinigungsstelle der Axencylinder der in den darübergerlegenen Schichten befindlichen Zellen. Diese Fasern ordnen sich nicht wie in der typischen Rinde zu radiären Bündeln an, sondern bilden einen unregelmässigen, labyrinthischen Plexus. Aber trotz der Confusion und der Complicirtheit der Wege lässt sich feststellen, dass die Mehrzahl dieser Axencylinder, nach gewundenem Verlauf durch eben die Schicht der weissen Substanz,

das Corpus striatum erreicht und sich in eine Stabkranzfaser fortsetzt. Bedenkt man, dass fast alle diese Fasern eine, zwei oder mehr lange Collateralen im unteren Theile ihres Verlaufs abgeben, so erscheint die Annahme nicht gewagt, dass der feinere dieser Aeste für die vordere

Fig. 11.



Horizontalschnitt durch das Gehirn der 10 Tage alten Maus.

A, Schicht der Fasern der vorderen Commissur; B, äussere Wurzel; C, Ende des Bulbus olfactorius; a, gespaltene Axencylinder; b, plexiforme Schicht.

Commissur bestimmt ist. In Fig. 11, a zeigen wir auch Zellen der polymorphen Schicht, deren Axencylinder sich spalten, wobei der eine Ast, manchmal der dickere und hintere, zwischen den Fasern der Commissur sich verliert oder wenigstens in der fibrillären Schicht, aus

der diese hervorkommt, während der andere sich nach vorn wendet, vielleicht um sich in der Rinde des Pedunculus bulbaris zu verzweigen.

Resumé: Die Fasern oder Leiter zweiter Ordnung, welche der unter der äusseren Wurzel liegenden Bulbärrinde und Stirnrinde entstammen, folgen zwei Wegen: die einen, die Mehrzahl, wenden sich nach hinten in die Tiefe, um den Kopf des Corpus striatum zu erreichen und in den Stabkranz zu ziehen; die anderen verlaufen nach innen und hinten und treten in die vordere Commissur ein. Ich vermochte diese Leiter nicht genügend weit zu verfolgen, um sagen zu können, ob einige von ihnen das Ammonshorn erreichten.

Capitel III.

STRUCTUR DES GYRUS HIPPOCAMPI UND LOBULUS PYRIFORMIS.

Die Organisation dieser Gehirngegend interessirt uns in besonderem Maasse, weil sie das Hauptendigungsgebiet der äusseren Wurzel ist und eine ausserordentlich charakteristische Structur hat. In der Bulbär- und Stirnrinde, welche unter der genannten Wurzel liegen, enden vorzugsweise Collateralen des Olfactorius, während in der sphenoidalen die Gesamtheit der Ursprungsschäfte ihr Endziel hat.

Diese Endäste bilden beim Menschen kein auf den ersten Blick sichtbares Bündel, was davon abhängt, dass sie sich beim Herantritt an den Gyrus hippocampi über ein beträchtliches Feld der plexiformen Schicht zerstreuen, ohne dichtere Stränge zu formiren. Bei den Thieren hingegen (Kaninchen, Maus, Meerschweinchen etc.) beobachtet man den Eintritt der Fasern, welche durch ihre weisse Farbe von dem grauen Grunde des Lobulus pyriformis sich abheben; in diesem divergiren sie fächerförmig, um sich schliesslich zu zerstreuen.

Die Structur der Hippocampuswindung des Menschen und des Lobulus pyriformis der Thiere ist wenig studirt worden. Im Allgemeinen haben die Autoren in dieser Windung zwei Regionen oder Abschnitte unterschieden: das Subiculum oder die dem Ammonshorn benachbarte Portion, erkennbar an dem Vorhandensein einer von dicken Bündeln weisser Substanz durchfurchten plexiformen Schicht, und die Hauptportion, vom Ammonshorn entfernt liegend, wo sich vermutlich eine derjenigen der übrigen Windungen fast identische Organisation befindet.

Einige Autoren indess, worunter wir Betz, Obersteiner, Dejerine, Hammarberg, und besonders Calleja und Kölliker nennen, haben gewisse structurelle Eigenthümlichkeiten bei dem Lobulus pyriformis und dem Gyrus hippocampi nachgewiesen.

Eines der typischsten Merkmale der Rinde des Subiculums, nämlich die Existenz von Zellengruppen, welche durch aufsteigende Bündel weisser Substanz von einander getrennt sind, im Niveau der Schicht der kleinen Pyramiden, wurde schon von Betz²²⁾ erkannt, welcher diese Anhäufungen als *glomeruli corticales* bezeichnete.

Obersteiner²³⁾ dagegen, welcher ebenfalls die Structur des Subiculums untersuchte, fand in ihm eine sehr dichte, durch die Vereinigung von Nervenbündeln gebildete Molecularschicht (*Substantia reticularis*). Im Niveau der zweiten Schicht bemerkte er auch die Zellenanhäufungen von Betz, sowie die sie trennenden weissen Stränge; in der dritten Schicht endlich glaubte er nur grosse Pyramiden zu sehen. Vom übrigen Theil der Hippocampus-Windung gab er keine Details.

In einer Arbeit über das Ammonshorn und die *Fascia dentata*²⁴⁾ habe ich einige Mittheilungen über die Structur des Subiculums und der Uebergangszone zwischen diesem und dem Ammonshorn gemacht. Im Subiculum beobachteten wir die vier classischen Schichten der Rinde der kleinen Säugethiere: die moleculare, die der kleinen Pyramiden, der grossen Pyramiden und der polymorphen Zellen. Wir bemerkten, dass die oberflächlichen Bündel der Molecularschicht, in die *Lamina medullaris circumvoluta* und in das *Stratum lacunosum* des Ammonshorn sich fortsetzend, aus zwei Arten von Fasern bestehen: die einen wahrscheinlich in diesem Centrum entsprossen und im Subiculum endigend; die anderen im Subiculum und den benachbarten Gegenden der Sphenoidalrinde entsprossen (*Lobulus pyriformis*), welche, sich zuerst in der subventriculären weissen Substanz concentrirend, bündelweise durch die Rinde des Subiculums ziehen und im Ammonshorn enden dürften. An der Bildung dieser aufsteigenden Züge betheiligen sich auch Martinottische Axencylinder, welche aus tiefen Zellen des Subiculums hervorgegangen sind. Unsere damaligen Untersuchungen liessen jedoch nicht erkennen, dass das Contingent exogener Fasern der erwähnten aufsteigenden Bahn beträchtlich das der endogenen und aus dem Ammonshorn stammenden

überwiegt bis zu dem Grade, dass man es, wie wir bald sehen werden, als ein zuleitendes System betrachten kann, dessen Ursprungszellen in benachbarten Windungen liegen.

Dejerine²⁵⁾ hat die Structur des Subiculums mit der Weigertschen Methode untersucht und eine an Tangentialfasern reiche Molecularschicht gefunden. Diese Fasern bilden an dem tiefen Rande der letzteren einen festonförmigen Plexus, ihre Ausläufer dringen zwischen die kleinen Pyramiden. Vom Scheitel der Festons gehen radiäre Bündel aus, welche sich in die weisse Substanz der Windung versenken. Die zweite Schicht (kleine Pyramiden) wird von den Festons weisser Substanz unterbrochen. Die dritte Schicht (grosse Pyramiden) enthält Pyramiden von 40 μ Länge; dieselben liegen hauptsächlich in den tiefen Theilen dieser Schicht. Ihre langen Radiärschäfte verzweigen sich in der Molecularschicht und geben der dritten Schicht ein radiär gestreiftes Aussehen, daher der Name Stratum radiatum. Die vierte Schicht, polymorphe Zellen, erscheint identisch mit derjenigen der übrigen Rindengegenden. Die weisse Substanz zeigt zwei Ebenen von Nervenfasern: die feinen oder tiefen repräsentiren Collateralen der Axencylinder des Subiculums und bilden einen Theil des Psalteriums oder der Commissur zwischen den Ammonshörnern; die äusseren, dickeren, die Axencylinder der Pyramiden des Subiculums und des Ammonshorns; sie stellen wahrscheinlich eine Verbindung dar mit dem hinteren Bündel des Cingulums, dessen Bahnen das Ammonshorn mit dem Gyrus hippocampi und entfernten Windungen der Hirnrinde verbinden.

Einer der Neurologen, der diesem Thema grössere Aufmerksamkeit gewidmet hat, war Hammarberg²⁶⁾. Er untersuchte mit der Nissl'schen Methode gleichmässig alle Regionen des Gyrus hippocampi. Nach ihm zeigt diese Windung in ihrer äusseren oder von dem Ammonshorn abliegenden Hälfte eine derjenigen der Temporalwindung gleiche Textur, abgesehen davon, dass die erste Schicht beträchtlich dick ist und sich nach dem Ammonshorn zu noch verbreitert. In Uebereinstimmung mit Betz und Obersteiner beobachtete er die Inseln der zweiten Schicht und die aufsteigenden weissen Stränge. Nach seiner Auffassung sind folgende Schichten erkennbar: 1. die moleculare, 2. die der kleinen und grossen Pyramiden (2. und 3. der übrigen Rindengegenden), 3. zellen-

arme Schicht mit einigen kleinen Pyramiden und irregulären Zellen, 4. Schicht der ganglionären Zellen, 5. die der Spindelzellen. Die beiden letzten sind weniger breit.

In den inneren Regionen des Gyrus, wo die Inseln deutlich abgegrenzt erscheinen, erkennt man an letzteren zwei Ebenen: eine oberflächliche: kleine Pyramiden, eine tiefe: grosse Pyramiden; auf der Höhe des Subiculus jedoch ändert sich die Lage dieser beiden Schichten von Pyramiden, indem die grossen nach aussen gedrängt werden und in die die Inseln kleiner Zellen trennenden Räume eintreten, sodass eine Kette von Inseln abwechselnd kleiner und grosser Zellen entsteht, eine für diese Rindengegend charakteristische Anordnung. In diesem inneren Theil der Hippocampuswindung lässt sich die tiefe Lage der zweiten Schicht von der darunter liegenden ganglionären Schicht nicht trennen; beide bilden zusammen ein schmales Zellenband von ca. 0,60 Millimeter.

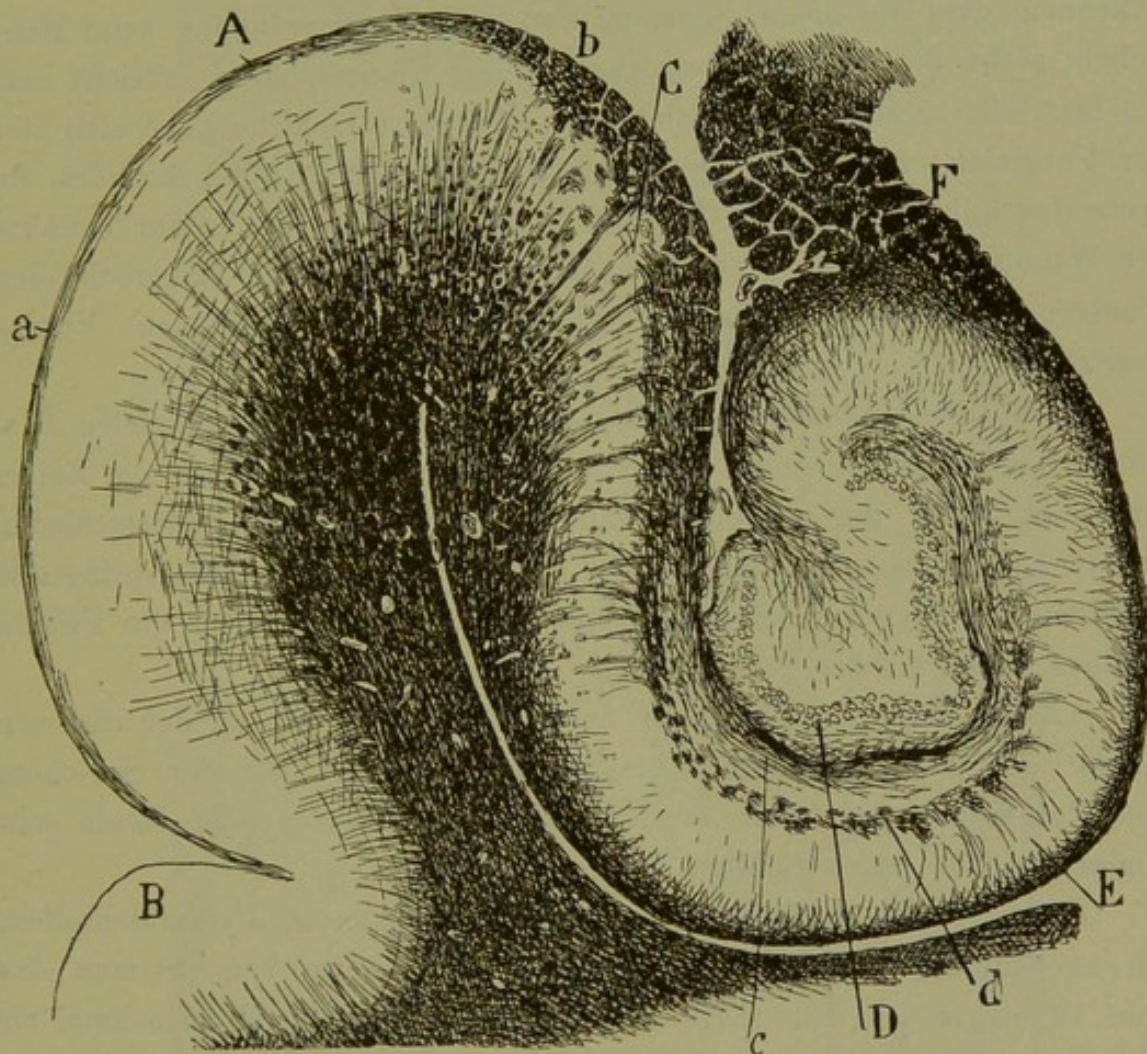
Schliesslich illustriert Hammarberg seine Beschreibung mit zwei Schnitten, einem aus dem Subiculum, dem anderen aus dem centralen Theil des Gyrus hippocampi. In letzterem erscheint die zweite Schicht in zwei übereinanderliegende Zellinseln getheilt, die eine mit kleinen, die andere mit grossen Pyramiden.

Die Hammarbergschen Arbeiten lehren uns aber wenig von der Morphologie und den Verbindungen der Zellen. Diese Lücke begann sich zu füllen nach den Untersuchungen Calleja's²⁷⁾ und Kölliker's²⁸⁾ mittelst der Golgi'schen Methode. Im Laufe dieser Arbeit werden wir darauf eingehen. Ich²⁹⁾ habe ebenfalls einige, wenn auch unvollständige Angaben über die Textur des Subiculus der kleinen Säugethiere gemacht.

Meine gegenwärtigen Beobachtungen sind von dem Hippocampus des Menschen ausgegangen, wobei ich die Nissl-, Golgi- und Weigert'sche Methode benutzte. Die Golgische Methode besonders, beim 15 Tage bis 2 Monate alten Kinde angewandt, förderte viele Details ans Licht. Zur Vervollständigung unserer Kenntnisse haben wir den Lobulus pyriformis der Katze, des Hundes, Kaninchens, der Maus untersucht, bei welchen Thieren Chromsilber vorzügliche, sehr deutliche Präparate lieferte, wenn das Alter zwischen acht Tagen und einem Monat schwankte.

Ein Querschnitt durch die Windung des menschlichen Hippocampus, mit der Nisslschen Methode gefärbt, zeigt folgende Schichten: 1. plexiforme oder Molecularschicht, 2. Schicht der grossen polymorphen Zellen,

Fig. 12.



Schnitt durch das Ammonshorn und die Hippocampuswindung des erwachsenen Menschen.
Weigert'sche Methode. Karmin.

A, Hippocampuswindung; B, untere Sphenoidalwindung; C, Subiculum; D, Körner der Fascia dentata; E, Rinde des Ammonshornes; F, Fimbria; a, plexiforme Schicht; b, Plexus oberflächlicher Fasern des Subiculum; c, Bahn des Ammonshornes, in diese fortgesetzt; d, tiefe Bahn, sich in die Collateralen der grossen Pyramiden fortsetzend.

3. Schicht der mittelgrossen Quastenzellen, 4. Schicht der grossen Quastenzellen, 5. Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen oder der tiefen polymorphen Zellen, 6. Schicht der weissen Substanz.

Wie aus dieser Aufzählung hervorgeht, fehlen in der Sphenoidalrinde zwei wichtige Schichten: die der Körner und die der grossen Pyramiden. Diese Eigenthümlichkeit und, wie wir bald sehen werden, das Fehlen vieler Typen von Zellen mit kurzem Axencylinder, die in anderen Gegenden der menschlichen Rinde so zahlreich sind, lässt uns erkennen, dass die graue Substanz der Hippocampuswindung beim Menschen nicht die Vervollkommnung anderer Sinnessphären erreicht hat. Es lässt sich jedoch nicht behaupten, dass diese Gehirngegend sich hier im Vergleich zu den Thieren auf dem Wege der Atrophie befindet, da trotz des mikrosomatischen Charakters des Menschen die Textur erwähneter Windung sowie die des Ammonshorns gegenüber den entsprechenden Centren der makrosomatischen Säugethiere einen positiven Vorzug besitzen.

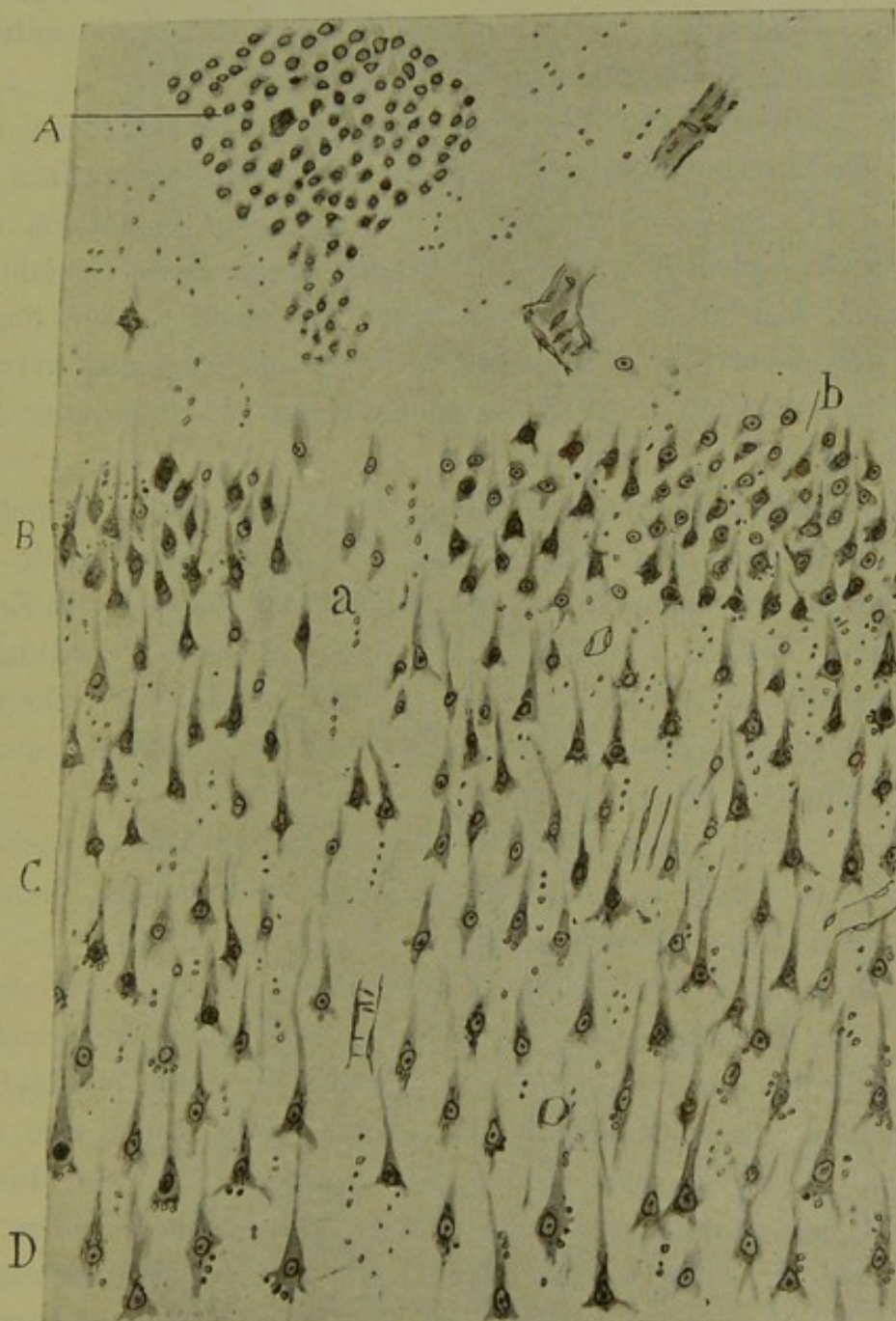
Nicht alle Gegenden der Hippocampuswindung zeigen dasselbe Aussehen in Nissl-Präparaten. Nach Maassgabe der Vertheilung der Zellen und der Zahl der Schichten müssen drei Abschnitte unterschieden werden, nämlich das Subiculum, die centrale oder hervorspringende Portion des Gyrus hippocampi und die äussere seitliche, die Fissura limbica oder rhinalis begrenzende.

1. Das Subiculum erkennt man leicht (Fig. 13) an der enormen Dicke der plexiformen Schicht, der relativen Zartheit der Schichten der Pyramiden und dem Vorhandensein von Haufen oder Inseln sehr kleiner in der ersten Schicht vertheilter Zellen.

Diese Inseln bestehen aus zusammengelagerten Pyramidenzellen, deren Umfang 7μ nicht übersteigt; ausnahmsweise bemerkt man eine von 12 bis 16μ . Unterhalb des Zellhaufens findet sich manchmal ein Band von Zellen, welche jenen beinahe mit der darunterliegenden Schicht verbinden. Die Zahl der Inseln ist gering: in einem Querschnitt des Subiculus trifft man selten mehr als drei oder vier; gewöhnlich ist es eine von kolossaler Grösse, die völlig im Nervenplexus der ersten Schicht verborgen liegt (Fig. 13, A).

Die aussergewöhnliche Masse von Nervenbündeln in der ersten Schicht des Subiculus hat fast gänzlich die Specialzellen derselben verdrängt. Trotzdem findet man mit der apochromatischen Linse 1,30 Zeiss, dass zwischen den Bündeln und speziell in der oberflächlichen

Fig. 13.



Querschnitt durch ein Stück Subiculum beim Menschen. Nissl's Methode.

A, plexiforme Schicht mit einer Insel kleiner Zellen; B, Schicht der mittelgrossen und kleinen Zellen; C, D, tiefe Schichten von Pyramiden; a, Gebiet, durch welches die perforirenden Bündel passiren; b, eine Stelle, an der die Pyramiden sich zu einer Pleyade concentriren.

Ebene der ersten Schicht einige wenn auch spärliche Zellen zerstreut sind. Gewöhnlich sieht man sie von einem Kranz von Neurogliakernen umgeben. Dem Anscheine nach überwiegt unter ihnen die mittelgrosse oder kleine polygonale Zelle mit kurzem Axencylinder.

Die zweite Schicht des Subiculus zeigt verschiedene unregelmässige Reihen von mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen, welche in gewissen Zwischenräumen sich einander so nähern, dass sie wahre Inseln bilden (Fig. 13, *b*). Häufig besitzt diese Schicht Unterbrechungen, welche gegenüber den Inseln der ersten Schicht liegen und von aufsteigenden Strängen weisser Substanz eingenommen werden, wie man beim Vergleich von Nissl- mit Weigert-Pal-Präparaten bemerkt (Fig. 13, *a*).

Eine deutlich differencirte dritte, vierte und fünfte Schicht sieht man im Subiculum nicht, statt deren ein Band von ziemlich voluminösen Pyramiden, das sich von der Schicht der polymorphen Zellen bis zur weissen Substanz erstreckt. Oft ordnet sich diese Pyramidenformation zu parallelen, verticalen Serien an, auch zu anderen, sehr unregelmässigen Gruppen infolge der Anwesenheit von radiären oder perforirenden Bündeln weisser Substanz.

Diese letztere zeigt endlich eine bedeutende Dicke, nachdem sie zwischen die tiefen spindelförmigen Zellen getreten ist, welche sich zwischen den Nervenbündeln befinden.

2. Die centrale Portion des Ammonshorns ist in zwei Regionen zu theilen, eine dem Subiculum benachbarte, von Inseln freie und durch aufsteigende Nervenbündel gekreuzte, welche wir, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, als präsubiculare bezeichnen wollen, und eine äussere, ausgedehnte, charakterisirt durch das Vorhandensein von Inseln abwechselnd mittelgrosser und sehr grosser polymorpher Zellen in der zweiten Schicht. Wir wollen dieses letzte Gebiet, das wichtigste der Windung des Hippocampus, als äussere oder olfactive Gegend bezeichnen.

a. Präsubiculare Gegend. — Diese corticale Portion, obgleich dem Subiculum benachbart, besitzt Besonderheiten, welche ihre genaue Trennung von den umliegenden Territorien gestatten (Fig. 14).

Von der olfactiven Gegend unterscheidet sie sich durch den Mangel der Schicht grosser polymorpher Zellen, und von dem Subiculum durch

Fig. 14.



Schnitt durch die mittleren und äusseren Schichten der Rinde des Praesubiculum beim Menschen.

Nissl's Methode.

A, plexiforme Schicht; B, kleine Pyramiden und Spindelzellen; C, tiefe plexiforme Schicht; D, Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden; E, Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen.

eine grössere Complicirtheit der Schichten und speciell das Vorhandensein einer mit kleinen Zellen bevölkerten dritten plexiformen Schicht. Ihre Schichten sind: 1. die plexiforme; in ihr liegen birnenförmige horizontale Zellen und Zellen mit kurzem Axencylinder; 2. kleine Pyramiden und spindelförmige Zellen, — ein Band (nicht inselartig, jedoch wellig) von kleinen spindelförmigen, dreieckigen und pyramidalen Zellen, hier und da eine etwas grosse polygonale Zelle, wahrscheinlich mit kurzem Axencylinder; 3. tiefe plexiforme Schicht, ein ausgedehntes, zellenarmes Band, in welchem kleine und mittelgrosse Pyramiden und einige Stern- und dreieckige Zellen von verschiedener Grösse liegen. Diese Schicht ist der Hauptverzweigungspunkt einer wichtigen aus der weissen Substanz stammenden Bahn; 4. mittelgrosse und grosse Pyramiden, zwischen welchen einige spindelförmige und dreieckige Zellen stecken. An gewissen Stellen sind diese Zellen infolge des Durchtritts aufsteigender Nervenbündel serienweise angeordnet; 5. schliesslich Schicht spindelförmiger und dreieckiger Zellen, ähnlich derjenigen anderer Gehirnregionen, jedoch wenig verschieden von der voraufgehenden wegen des gleich grossen Umfangs der Zellen und der Existenz von Übergangsformen. Diese beiden letzten Schichten, besonders die fünfte, erscheinen in Weigert-Pal-Präparaten von zahlreichen Nervenbündeln durchkreuzt, welche in Frontalschnitten querdurchtrennt erscheinen. Auch in der dritten und zweiten Schicht sieht man einige isolirte Bündel, welche sich in die tiefe weisse Formation und in die Tangentialfasern der ersten Schicht fortsetzen.

b) Äusserer oder olfactiver Theil der centralen Region des Ammonshorns. — Er ist höchst charakteristisch und von den Neurologen, besonders Hammarberg am meisten studirt worden. Wie dieser Autor behauptet, erscheinen unter der ersten Schicht, welche hier schon von normaler Dicke ist, Zelleninseln, in denen grosse und kleine Zellen mit einander abwechseln. Aus Fig. 15, *B* ersieht man, dass die Anhäufungen von Riesenzellen mehr oder weniger kuglig und verschieden gross sind und zwischen 0,04 und 0,06 mm schwanken. Vom Rest der Schicht polymorpher Zellen trennen sich diese Plejaden durch einen halbmondförmigen Rand, der fast frei von Neuronen ist. Die Zellen, welche diese Haufen bilden, sind sehr gross, ihr Durchmesser grösser

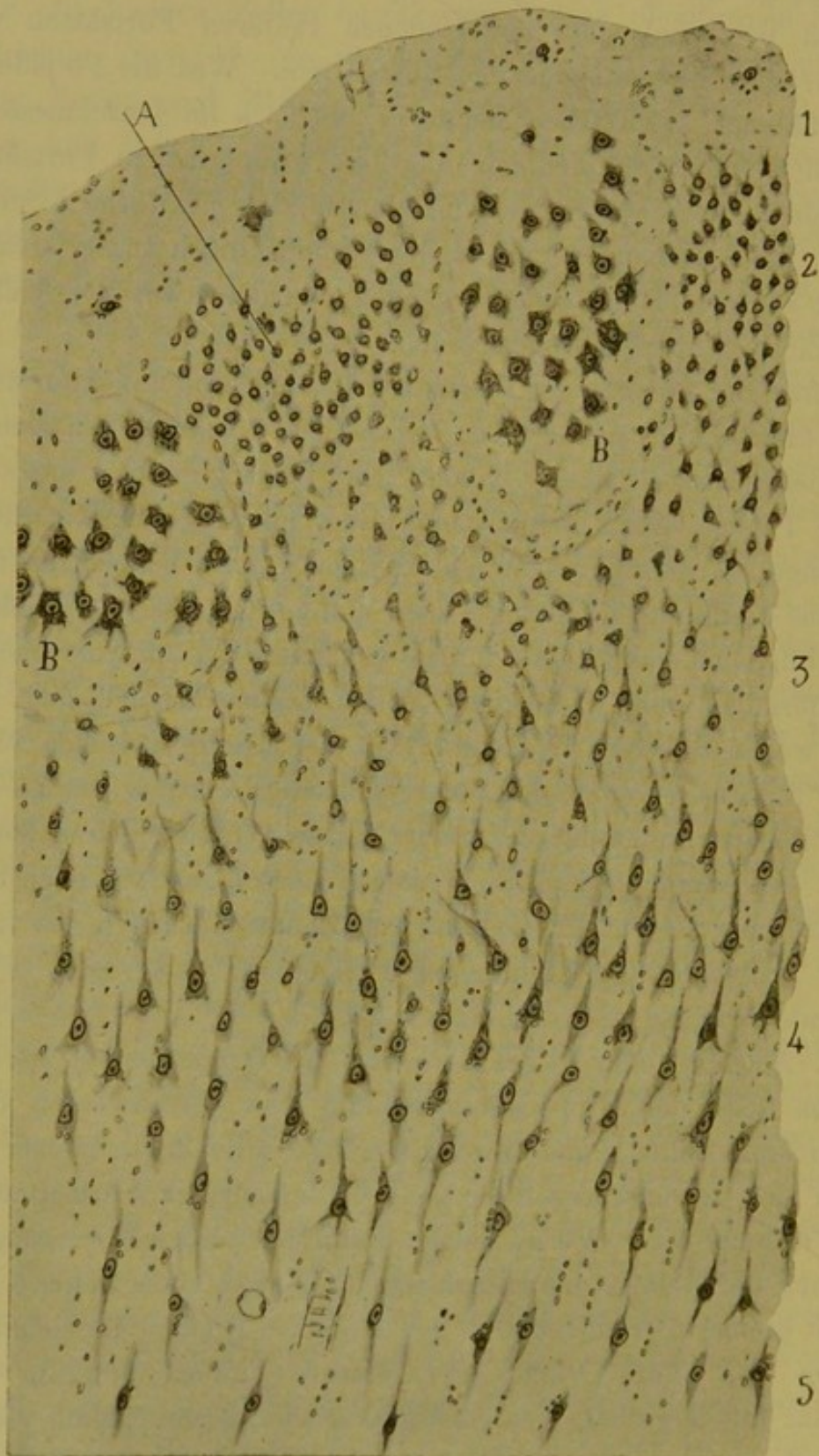
als derjenige der grossen Pyramiden der vierten Schicht (24 bis 30 μ); sie sind polygonal, mit verschiedenen radiären Fortsätzen versehen, unter welchen die aufsteigenden überwiegen. Was die Plejaden kleiner Zellen anlangt, so bestehen sie aus 7 bis 12 μ im Durchmesser fassenden Zellen von Pyramidenform und mit mannigfachen Fortsätzen, von denen einer, nach aussen ziehend, sich in der plexiformen Schicht verzweigt. Im Allgemeinen pflegen diese kleinzelligen Inseln weniger ausgedehnt zu sein als die anderen, und sie liegen etwas oberflächlicher in der Schicht der polymorphen Zellen.

Unter der Schicht der Inseln steckt eine breite plexiforme Schicht, arm an kleinen und mittelgrossen Pyramiden, welche an einzelnen Stellen keine bestimmte Richtung haben. Ihr Umfang wächst etwas in den tieferen Theilen dieser Schicht und bildet mit der nächsten, der vierten, Übergänge, in denen, zu unregelmässigen Linien concentrirt und ebenfalls ohne bestimmte Richtung, grosse und mittelgrosse Pyramiden liegen.

Schliesslich folgt eine fünfte Schicht, aus polymorphen, meist spindelförmigen und dreieckigen Zellen bestehend und nach unten bis in die weisse Substanz reichend. Auf der Grenze zwischen vierter und fünfter Schicht erkennt man, unregelmässig zerstreut, keine besondere Lage bildend, einige Körner oder kleine pyramiden- und sternförmige Zellen. In Summa besteht die genannte Region aus folgenden Schichten: 1. plexiformer Schicht; 2. polymorphen Zellen oder Inseln; 3. tiefer plexiformer Schicht oder mittelgrossen Pyramiden; 4. grossen Pyramiden; 5. spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

3. Aeussere oder fissurale Portion des Hippocampus. — Nach der äusseren Seite der Hippocampuswindung hin verschwinden die Inseln von grossen Zellen, und ihre Elemente, allmählich kleiner werdend, ordnen sich zu einer regelmässigen, continuirlichen Formation um. Es bildet sich auf diese Weise, jedoch nicht ohne einige Uebergänge (Unterbrechung der Reihen, unregelmässige Anhäufung von Zellen), die zweite Schicht kleiner Pyramiden der gewöhnlichen Rinde. In ziemlicher Entfernung von dem Grunde der Fissura limbica gewinnt die graue Substanz die Merkmale der Associationswindungen, indem sich allmählich und deutlich folgende Schichten abheben: die plexiforme Schicht, die kleinen Pyramiden, die mittelgrossen Pyramiden, die oberflächlichen

Fig. 15.



Schnitt durch die Regio olfactiva des menschlichen Hippocampus. Nissl'sche Methode.
Die Ziffern bezeichnen die Schichten. — *A*, Insel kleiner Pyramiden; *B*, Insel von polymorphen Riesenzellen.

grossen und Riesenpyramiden, die Körner, die tiefen grossen und mittelgrossen Pyramiden, die spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

Bei den kleinen Säugethieren fällt die Structur des Lobulus pyriformis, mit der Nissl'schen Methode beobachtet, in ihren Grundzügen mit der des Gyrus hippocampi beim Menschen zusammen. Die Schichten erscheinen indess sehr vereinfacht. Bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maus lässt sich eine subiculäre, eine präsubiculäre und endlich die Haupt- oder olfactive Region erkennen.

Im Subiculum beobachtet man eine dicke erste Schicht, reich an Nervenfasern, welche nicht kompakte Bündel bilden wie beim Menschen, sondern dünne Geflechte. Es fehlen hier die Inseln von kleinen Pyramiden. Unter der plexiformen Schicht beginnt die der mittelgrossen Pyramiden, welche sich bis zur weissen Substanz erstreckt, ohne deutliche Unterabtheilungen zu zeigen. Ein gleiches Verhalten beobachtet man bei der Katze und anderen gyrencephalen Thieren.

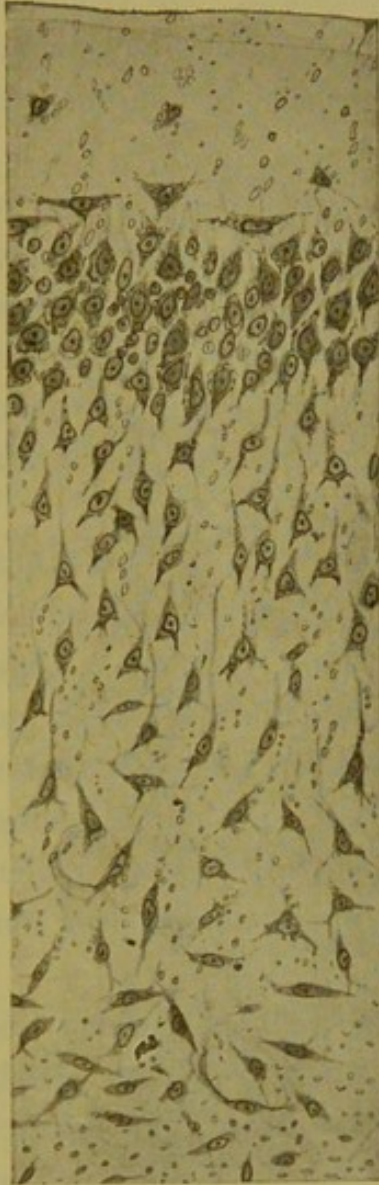
Die präsubiculäre Gegend ist sehr charakteristisch und erkennbar an der Existenz einer dicken zweiten Schicht (Fig. 16), bestehend aus sehr kleinen, an einzelnen Stellen zusammengelagerten Pyramiden. Unter ihr existirt, ähnlich wie beim Menschen, ein plexiformes Band mit wenigen kleinen pyramiden-, stern- oder spindelförmigen Elementen. Hierauf kommt die Schicht der grossen Pyramiden, die hier allerdings nicht sehr voluminös sind, und endlich die der polymorphen Zellen; letztere sind gewöhnlich klein, kuglig, ei- oder spindelförmig und vorzugsweise horizontal gerichtet.

Bei der Katze ist der präsubiculäre Herd sehr ausgedehnt und reicher an Zellen. Er unterscheidet sich besonders von der gleichnamigen Region des Kaninchens und Meerschweinchens durch eine deutlich ausgebildete zweite Schicht, deren mehr oberflächliche Zellen sich an einigen Stellen zu Inseln zusammenlagern, und durch eine dritte Schicht, welche fast ausschliesslich aus einem Geflecht von Nervenfasern besteht. Das letztere rückt nach dem Subiculum zu immer oberflächlicher, bis es in die plexiforme Schicht desselben übergeht.

Was die Regio olfactiva anlangt, so erkennt man sie (beim Meerschweinchen und Kaninchen) an dem Vorhandensein einer starken zweiten Schicht mit riesigen Sternzellen, die nicht, wie beim Menschen, zu Inseln, son-

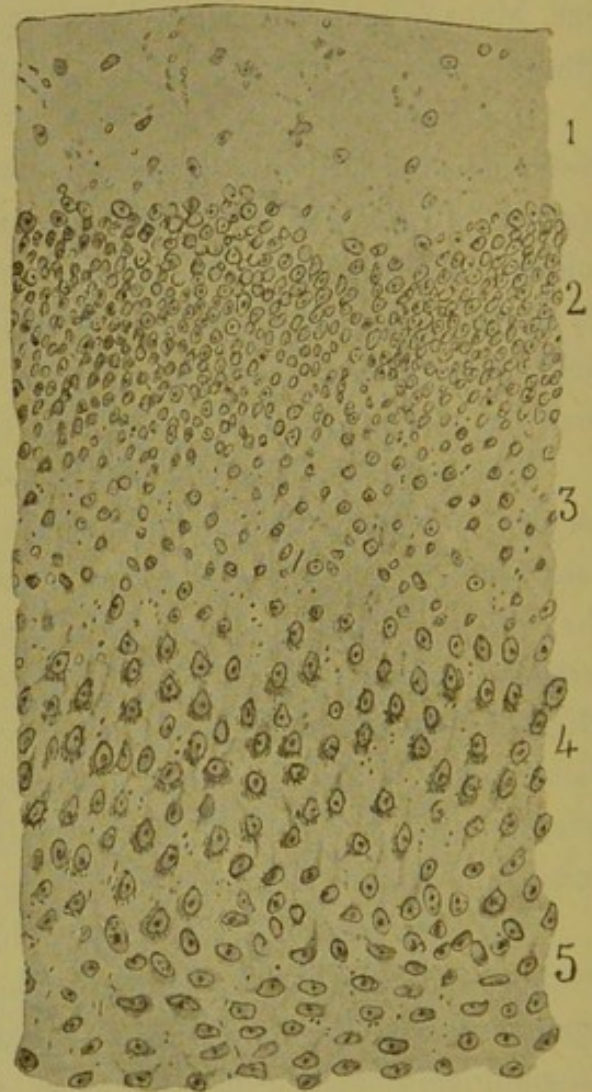
dern zu einem continuirlichen Band angeordnet sind, in welchem leichte Verdickungen und Unterbrechungen mit einander abwechseln. Ebenso wenig finden sich Inseln von Zwergzellen, jedoch trifft man statt deren

Fig. 15 a.



Sphenoidale
Riechrinde der Katze. — Nissl's
Methode.

Fig. 16.



Schnitt durch die präsubiculare Gegend des Lobulus
pyriformis. Nissl's Methode. Meerschweinchen.

an einigen Stellen Gruppen von sehr kleinen Zellen unregelmässig in der zweiten Schicht verstreut; zu ihrer Untersuchung braucht man ein gutes Objektiv. Die übrigen Schichten weichen wenig von den entsprechenden des Menschen ab.

Bei der Katze enthält die zweite Schicht (polymorphe Zellen)-grosse Elemente, welche in den vorderen Theilen des Lobulus sphenoidalis eine continuirliche Serie bilden; in den hinteren, der Sehsphäre benachbarten reducirt sie sich zu einzelnen Haufen. Unterhalb der Intervalle erscheinen plexiforme zellarme Streifen. Die dritte Schicht ist eine plexiforme und besteht aus grossen spindelförmigen, dreieckigen und pyramidalen Zellen; die vierte, noch ärmer an Zellen, besitzt deren kleinere von verschiedener Gestalt, jedoch vorwiegend spindelförmige.

Alle diese beschriebenen Regionen scheinen mit den Olfactoriusfasern keine Verbindung einzugehen. Wie wir bald sehen werden, dringt die Olfactoriuswurzel nur in die mittlere und äussere Portion des Lobulus pyriformis der Säugethiere. Und vergleicht man diese rein olfactiven Bezirke mit den entsprechenden des menschlichen Hippocampus, so lässt sich behaupten, dass in diesem sowohl das Subiculum und die präsubiculare Gegend (innerer Theil des Windungscentrums) wie die Wände und der Grund der limbischen Spalte direkter Olfactoriusverbindungen entbehren.

Bis hierher haben wir beim Menschen die Schichten und das Aussehen des Gyrus hippocampi, wie sie die Nissl'sche Methode zeigt, studirt. Im Folgenden wollen wir die Structur schildern, wie sie in Chromsilberpräparaten, beim Menschen wie bei den Säugethieren, zu Tage tritt.

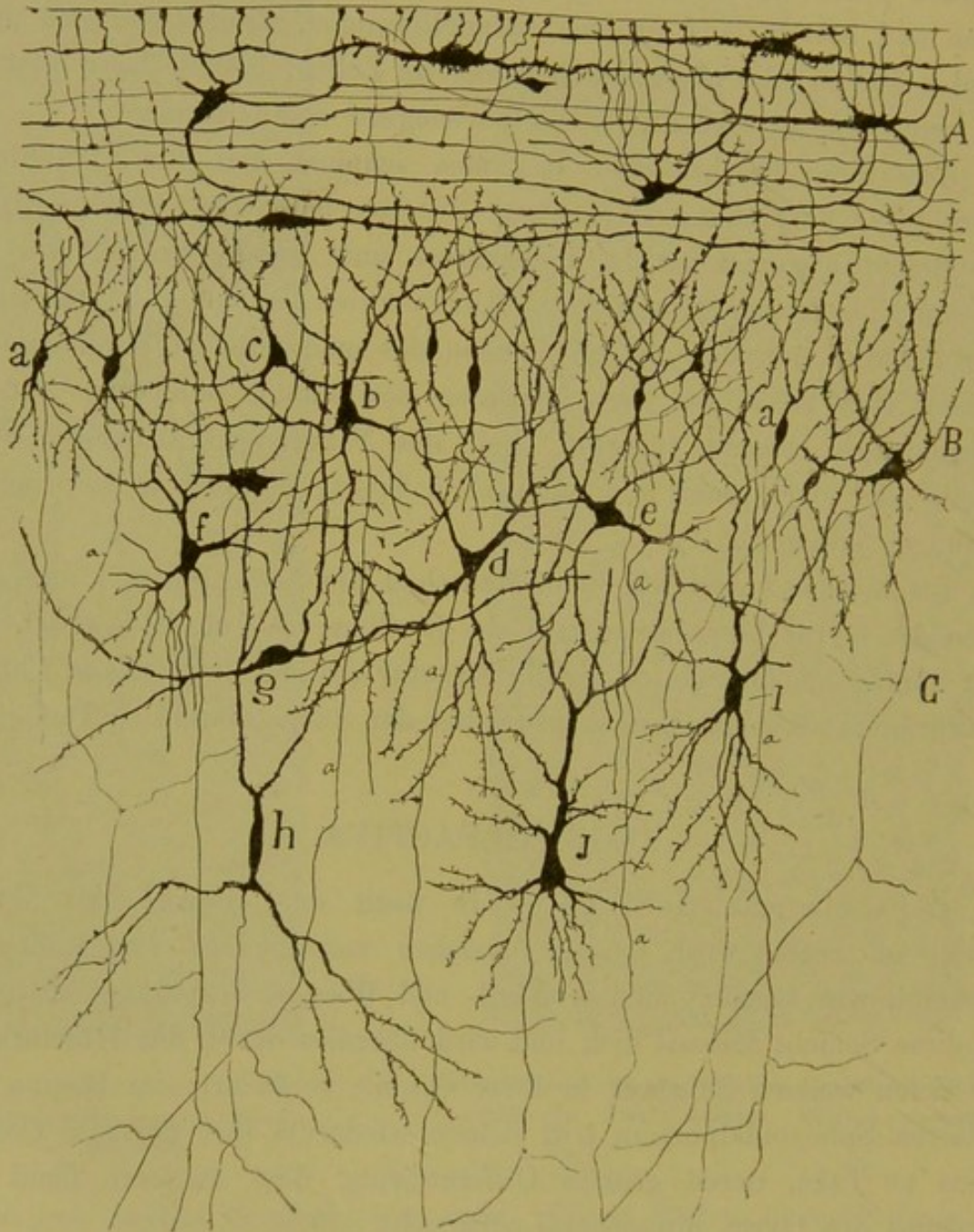
REGIO OLFACTIVA.

1. Plexiforme Schicht. — Je nach der Gegend des Gyrus, welche untersucht wird, ist ihr Aussehen verschieden. Im Subiculum erscheint, wie bekannt und in Nissl- und Weigert-Präparaten zu sehen ist, diese Schicht colossal dick und wird überdies durch das Hineinragen der tiefen weissen Substanz in ihrer Gestalt verändert; im Beginn der mittleren Sphenoidalportion tritt jedoch wiederum ihre normale Constitution zu Tage, deren grösste Differenzirung dem äusseren Theil des Centrum des Gyrus hippocampi entspricht.

Im Bereich dieses Gebiets, das, wie schon bemerkt, die eigentliche Riechsphäre bildet, zeigt die plexiforme Schicht einen neuen Factor, d. h. die in die äussere Wurzel des Bulbus olfactorius sich fortsetzenden

Tangentialfasern. In Folge dieses Zuwachses erscheint die erste Schicht von zwei Unterschichten oder Lagen gebildet: die äussere Lage: Wurzelfasern, — und die innere Lage oder eigentliche plexiforme Schicht.

Fig. 17.



Schnitt durch die erste und zweite Schicht der Riechgegend der Hippocampus-Windung des 20 tägigen Kindes.

A, plexiforme Schicht mit ihren Horizontalzellen; B, Schicht der grossen polymorphen Zellen; C, Anfang der Schicht der kleinen Quastenzellen. (Aus einer vom Präsubiculum etwas entfernten Gegend.)

Die erste Lage enthält hauptsächlich Neurogliazellen mit langen Verzweigungen und die erwähnten Wurzelfasern. Diese — markhaltig, wie in Weigert-Präparaten ersichtlich — verlaufen sagittal; ihre Dicke ist merklich geringer als diejenige der Fasern der äusseren Wurzel, aus der sie stammen. Diese Eigentümlichkeit wird verständlich, wenn man sich an die grosse Zahl von Collateralen erinnert, welche aus den Ursprungsfasern während ihres präspenoidalen Verlaufs, d. h. im Lobus frontalis und olfactorius austreten.

Hin und wieder erkennt man auch, wie in der Stirnrinde, schräge oder absteigende Collateralen, über die plexiforme Schicht und diejenige der polymorphen Riesenzellen verzweigt.

Die plexiforme Unterschicht zeigt die classischen Bestandtheile der Molekularschicht des Gehirns. In ihr befinden sich: 1. spindelförmige oder dreieckige Zellen, mit langen Dendriten und horizontalem Axencylinder (Cajal'sche Zellen nach Retzius), von denen wir in Fig. 17, 4, einige dem 8 tägigen Neugeborenen entnommene Exemplare reproduciren; 2. die Protoplasmabüschel der unzähligen kleinen, mittelgrossen und grossen, in den darunter befindlichen Schichten gelegenen Pyramiden; 3. kleine Zellen mit kurzem, in dieser Lage selbst verzweigten Axencylinder; 4. Nervenendverzweigungen, theils aus aufsteigenden Martinotti'schen Axencylindern, theils aus rückläufigen Collateralen von Pyramiden, theils endlich aus Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht stammend. Es liegt nicht in unserer Absicht, alle diese Einzelheiten genau zu beschreiben, zumal sie keine Sonderheiten der Sphenoidalrinde und von mir schon wiederholt in den früheren Studien über die motorische und optische Rinde beschrieben sind.

Hier wollen wir uns auf die Erwähnung der Zellen mit kurzem Axencylinder beschränken, welche ich in genannter Schicht der Hippocampuswindung des Menschen und der Säugethiere gefunden habe und die in Fig. 20 und 21 abgebildet sind. Unter ihnen erheischt besonderes Interesse ein eiförmiger oder dreieckiger Typus, der in der ganzen plexiformen Schicht oder an ihrem unteren Rande liegt; aus seinem Körper treten aufsteigende und absteigende Dendriten und ein zur Kategorie der kurzen gehöriger Axencylinder, welcher lange Strecken horizontal verläuft und in zumeist aufsteigende Collateralen in der plexi-

formen Schicht selbst aufgeht (Fig. 21, *A*). Ein anderer sehr interessanter Typus wird von kleinen Zellen dargestellt, deren zarter und absteigender Axencylinder sich in eine dichte und feine über die darunter gelegene Schicht ausgedehnte Verzweigung auflöst (Fig. 20, *C*). Schliesslich zeigt Fig. 22, *A*, *B* und *E* (aus der menschlichen Hirnrinde) verschiedene aufsteigende Nervenäste, welche über die plexiforme Schicht vertheilt sind und aus dem kurzen Axencylinder grosser oder mittelgrosser Zellen stammen.

2. Schicht der polymorphen Riesenzellen. — Von Calleja, der dieselbe beim Kaninchen und der Maus eingehend studirt hat, Schicht der horizontalen halbmondförmigen und dreieckigen Zellen genannt, besteht sie aus verschiedenen Reihen von zusammengedrängten Zellen, deren Morphologie und Anordnung etwas nach der Lage der jeweilig untersuchten Riechgegend variirt.

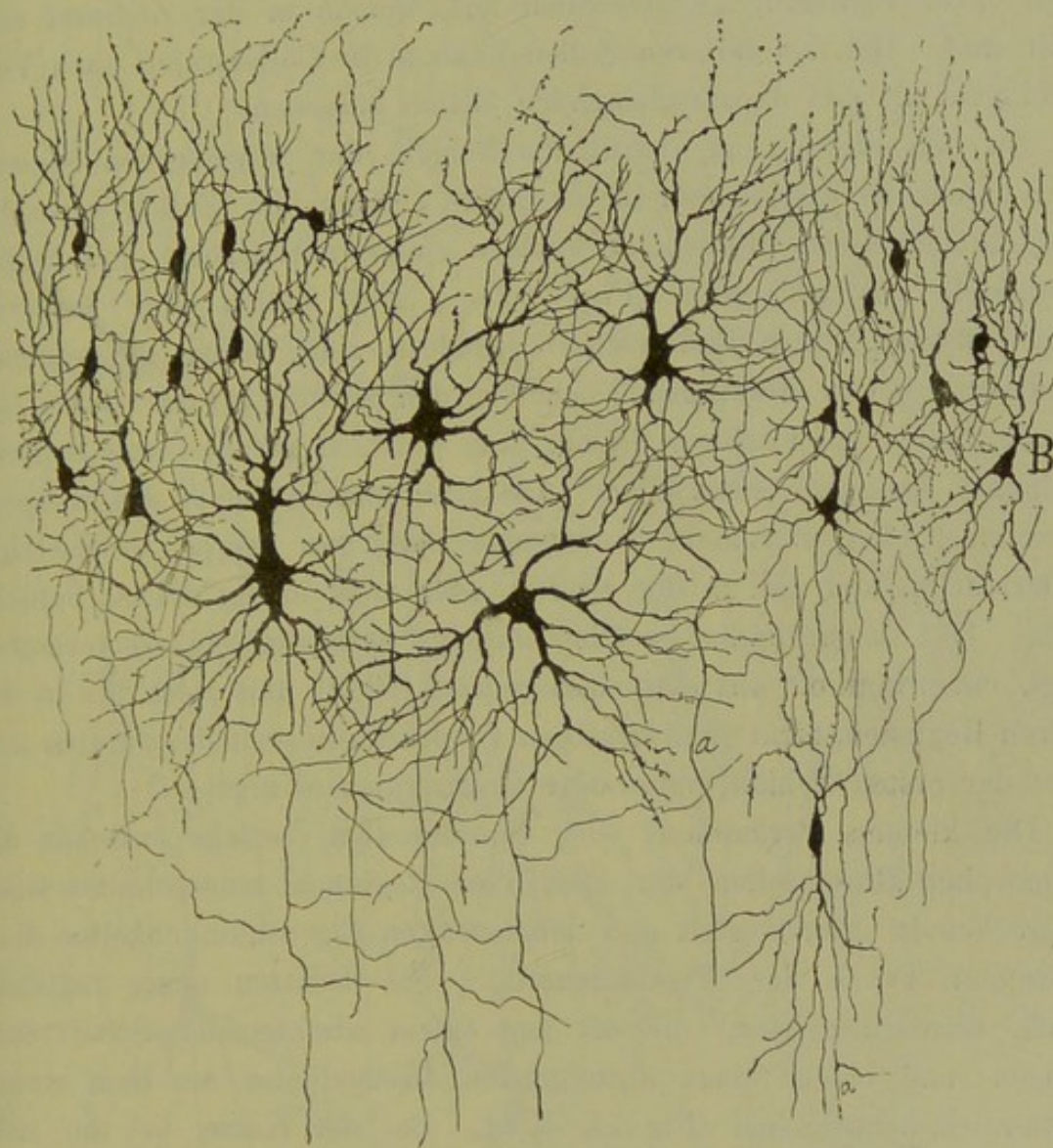
In der dem präsubicularen Gebiet benachbarten Gegend bildet diese Schicht eine continuirliche Reihe von grossen Zellen, zwischen welche mittelgrosse und auch kleine eingeschaltet sind, wie aus Fig. 17, *B* ersichtlich. Jedoch ist in den Theilen, in welchen Nisslpräparate abwechselnd Inseln von grossen und kleinen Zellen zeigen, ihr Aussehen sehr charakteristisch und bemerkenswerth (Fig. 18).

Die Zellen der grossen Inseln sind gigantisch, von sehr verschiedener Gestalt; die Sternform wiegt vor; sie haben zahlreiche dicke, divergirende, alsbald sich verzweigende Fortsätze. Bei einigen Zellen fehlt der Radiärschaft; er erscheint durch zwei oder drei in der ersten Schicht verzweigte Dendriten ersetzt; bei anderen, im Allgemeinen den tiefer liegenden in jeder Plejade (Fig. 18, *A*), tritt er, wenn auch nur als kurzer und bald in seine Endäste sich auflösender Fortsatz bereits zu Tage. Diese Zellen sind auch charakterisirt durch die Weitläufigkeit der secundären und tertiären Aeste der seitlichen und absteigenden Dendriten, welche oft Protoplasmageflechte, ähnlich denen der Zellen der Bulbärolive, erzeugen. Der Axencylinder ist sehr dick und verläuft abwärts bis in die weisse Substanz, nachdem er unterwegs verschiedene Collateralen abgegeben hat; einige von ihnen ziehen rückwärts und verzweigen sich oberhalb der Zellen derselben Plejade. Oft trifft man bei diesen Axencylindern vorzeitige Bifurcationen, wie man in Fig. 18, *A*

sieht; beide Aeste scheinen abwärts und in die weisse Substanz zu ziehen.

Die Inseln der kleinen Zellen sind dichter und liegen etwas oberflächlicher (Fig. 18, *B*). Sie enthalten ei-, spindel- oder pyramiden-

Fig. 18.



Schicht der polymorphen Riesenzellen. Riechgend des Hippocampus des einmonatigen Kindes.

A, Inseln von Riesenzellen; *B*, Inseln von kleinen Pyramiden.

förmige Zellen von geringem Umfang, der nach unten zu etwas zunimmt. Die Mehrzahl dieser Zellen besitzt: einen sich alsbald spaltenden Radiärschaft, in aufsteigende, variköse Äste sich auflösend; dünne und granu-

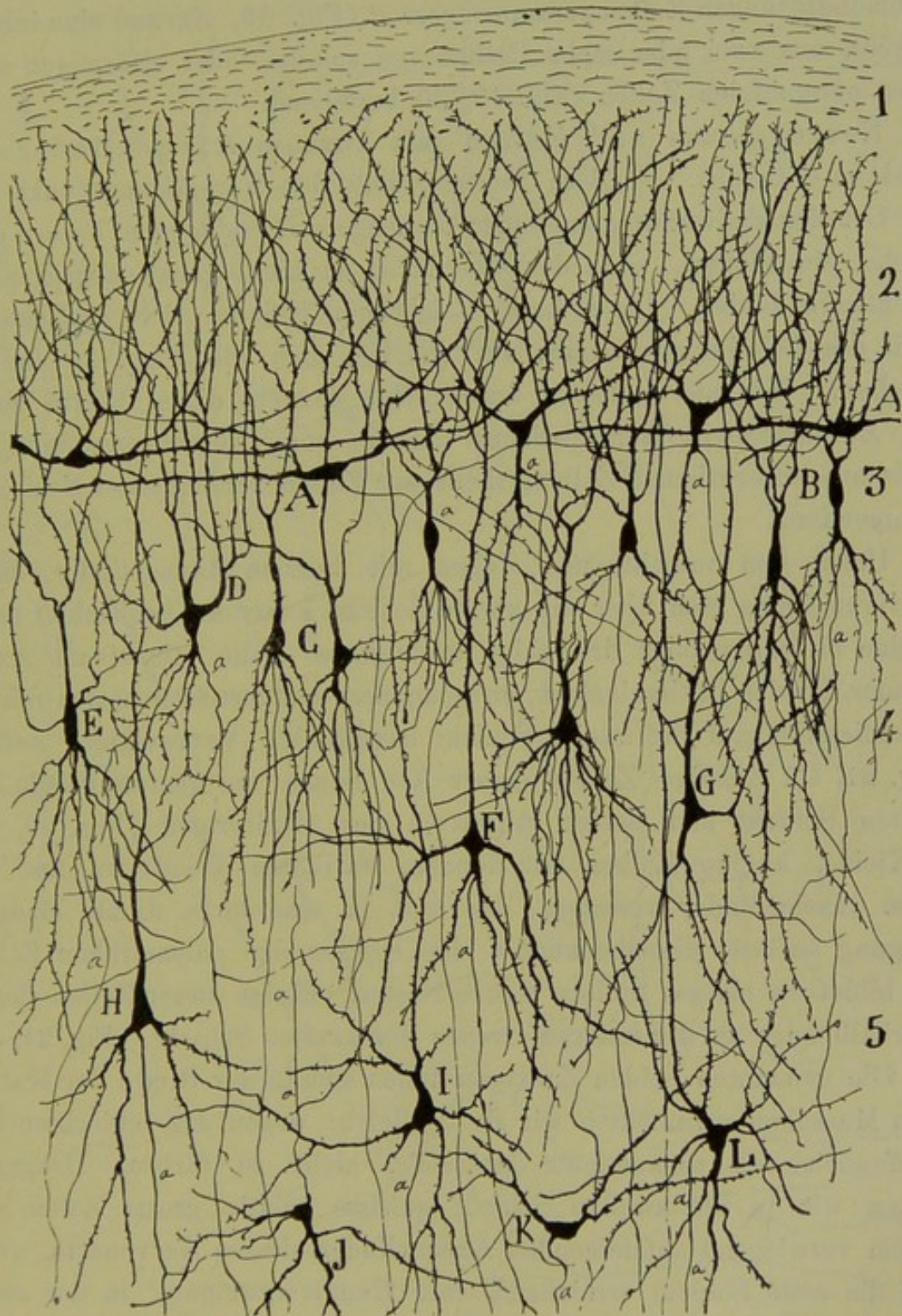
lirte absteigende Dendriten, hinsichtlich ihrer Vertheilung auf das Innere des Herdes gewöhnlich beschränkt; einen sehr feinen Axencylinder, der nach anfänglich variablem, oft schrägem Verlauf quer durch die darunterliegenden Schichten zieht. Auch sendet derselbe zuvor zarte rückläufige Collateralen aus, welche in der Zellinsel vertheilt sind. Bei den tieferen Zellen können die Collateralen auch Verbindungen mit den darunterliegenden Zellen eingehen.

An den Stellen, an denen die Schicht der polymorphen Riesenzellen nicht in Inseln getheilt erscheint, bilden die Zellen verschiedene unregelmässige Reihen, in welchen einige mittelgrosse und kleine Pyramiden eingesät sind (Fig. 17). Die Zellen der äusseren Reihen haben keinen Radiärschaft, sondern statt dessen aufsteigende Dendriten; indess differenzirt sich bei den weiter in der Tiefe gelegenen Zellen ein kräftiger Stamm, aus welchem für die erste Schicht bestimmte Fortsätze entspringen. Aus dem unteren Theile des Körpers gehen eine, zwei oder mehr absteigende Dendriten hervor, welche sich wiederholt spalten und in der zweiten oder auch in der dritten Schicht enden. Der Axencylinder, welcher anfangs unregelmässig zu verlaufen pflegt, entspringt oft aus dem absteigenden Schaft und zieht bis in die tieferen Regionen, nicht ohne an seinem Ursprung einige, in der zweiten und selbst der ersten Schicht verzweigte Collateralen abzugeben.

Die kleinen Pyramiden- oder Spindelzellen, welche zwischen die polymorphen Riesenzellen der inselfreien Regionen eingeschaltet sind, entsprechen in ihrer Gestalt und den sonstigen Eigenthümlichkeiten dem classischen Typus der Pyramidenzelle. Sie besitzen einen radiären Schaft, Basilardendriten, die oft aus einem absteigenden Schaft entspringen, und einen feinen absteigenden Axencylinder, aus dem einige Collateralen hervorgehen (Fig 17, *a*, *b*). Bei der Katze, bei der sich besser als beim Menschen der Axencylinder der kleinen Zellen der zweiten Schicht studieren liess, beobachtet man häufig, dass diese Collateralen rückwärts ziehen und sich zwischen den Körpern der zugehörigen Zellen complicirt verzweigen (Fig. 20, *A*, *B*).

Bei der Maus, dem Kaninchen und der Katze ist, nach Calleja, die Schicht, welche in Rede steht, dünner als beim Menschen und zeigt an Stelle eines dichten Streifen von Zellen verschiedener Form zwei

Fig. 19.



Querschnitt durch den Sphenoidallappen der Katze.

1, Riechfasern; 2, eigentliche plexiforme Schicht; 3, Schicht der grossen polymorphen Zellen; 4, mittel-grosse und kleine Pyramiden; 5, dreieckige und Spindelzellen; A, dreieckige und halbmondförmige Zellen der zweiten Schicht; B, spindelförmige Zellen derselben; C, D, E, verschiedene Typen von Quasten-Zellen.

ziemlich deutlich abgegrenzte Gebilde: eine äussere, aus dreieckigen und halbmondförmigen Zellen zusammengesetzt (Fig. 19, *A*), und eine innere, dickere, aus zwei oder mehr Reihen von spindel- oder eiförmigen oder selbst pyramidalen Zellen (Fig. 19, *B*) bestehend.

Nervenplexus und Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht. — Diese Schicht stellt den Vereinigungspunkt und den Ort der Endverzweigung einer Unmenge von endogenen Fasern dar, welche ein dichtes, nach der Oberfläche zu nicht genau abgegrenztes Flechtwerk bilden. Ihr grösster Reichthum befindet sich im äusseren Theil des Lobulus pyriformis, auf welchen sich die Figg. 20 und 21 beziehen. Wie aus letzteren ersichtlich, entsteht dieser Plexus durch den Zusammentritt verschiedener Arten von Nervenverzweigungen, theils aus autochthonen Zellen, theils aus Zellen benachbarter Schichten stammenden.

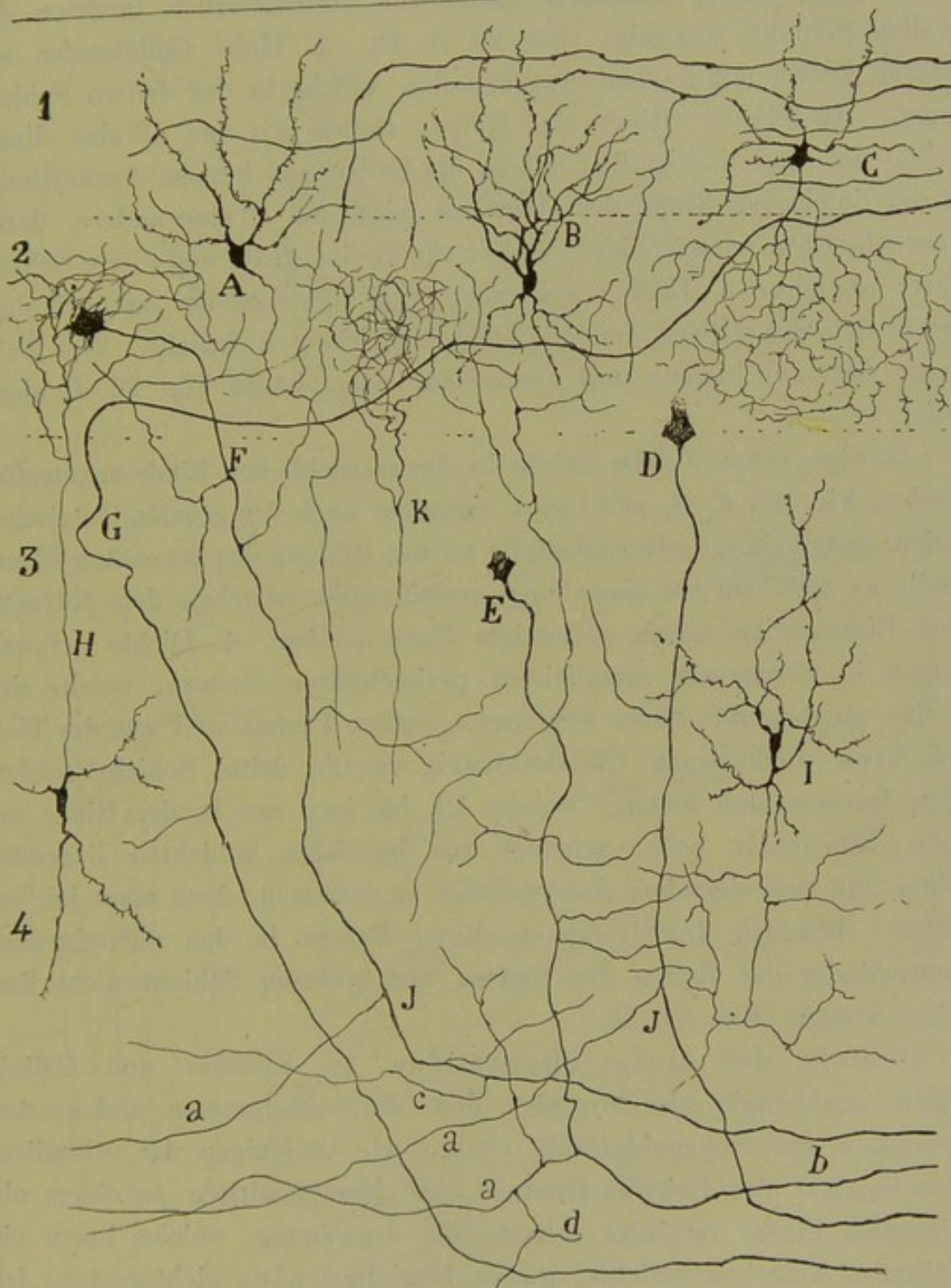
Unter den autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder, deren Endverzweigung sich über die zweite Schicht erstreckt, beobachtet man:

1. eine eiförmige oder dreieckige mittelgrosse Zelle mit einem Axencylinder, der sich in eine lockere, an secundären und tertiären Aesten reiche, ausschliesslich auf die zweite Schicht beschränkte Verzweigung auflöst (Fig. 21, *C*). Einige Zellen dieser Art liegen am oberen Rande der zweiten Schicht und selbst mitten in der plexiformen (Fig. 20, *C*).
2. Kleine, kuglige Zellen mit dünnen, varikösen Dendriten und mit einem Axencylinder versehen, der sich in eine zarte, dichte Endverzweigung auflöst; dieselbe umgibt die Körper der polymorphen Zellen und bildet an einigen Stellen wahre Nester. Einige dieser Zellen liegen unterhalb oder an der unteren Grenze der zweiten Schicht (Fig. 21, *J*).

Die genannten beiden Zelltypen finden sich in der Rinde der Katze. Beim Menschen vermochten wir sie, vielleicht wegen der schlechten Beschaffenheit des verwendeten Materials, nicht zu färben. Dagegen färbten wir in der zweiten Schicht gewisse relativ grosse Zellen mit kurzem vorwiegend aufsteigenden Axencylinder, dessen Nervenäste, wenn auch die erste Schicht erreichend, ihre Hauptverzweigung in der zweiten haben (Fig. 24, *A*, *B*, *C*).

Die Nervenfasern, welche aus mehr oder weniger von der zweiten Schicht entfernten Zellen kommen, gehören zu den folgenden Varietäten:

Fig. 20.



Querschnitt durch die Sphenoidalriechgegend der 20tägigen Katze.

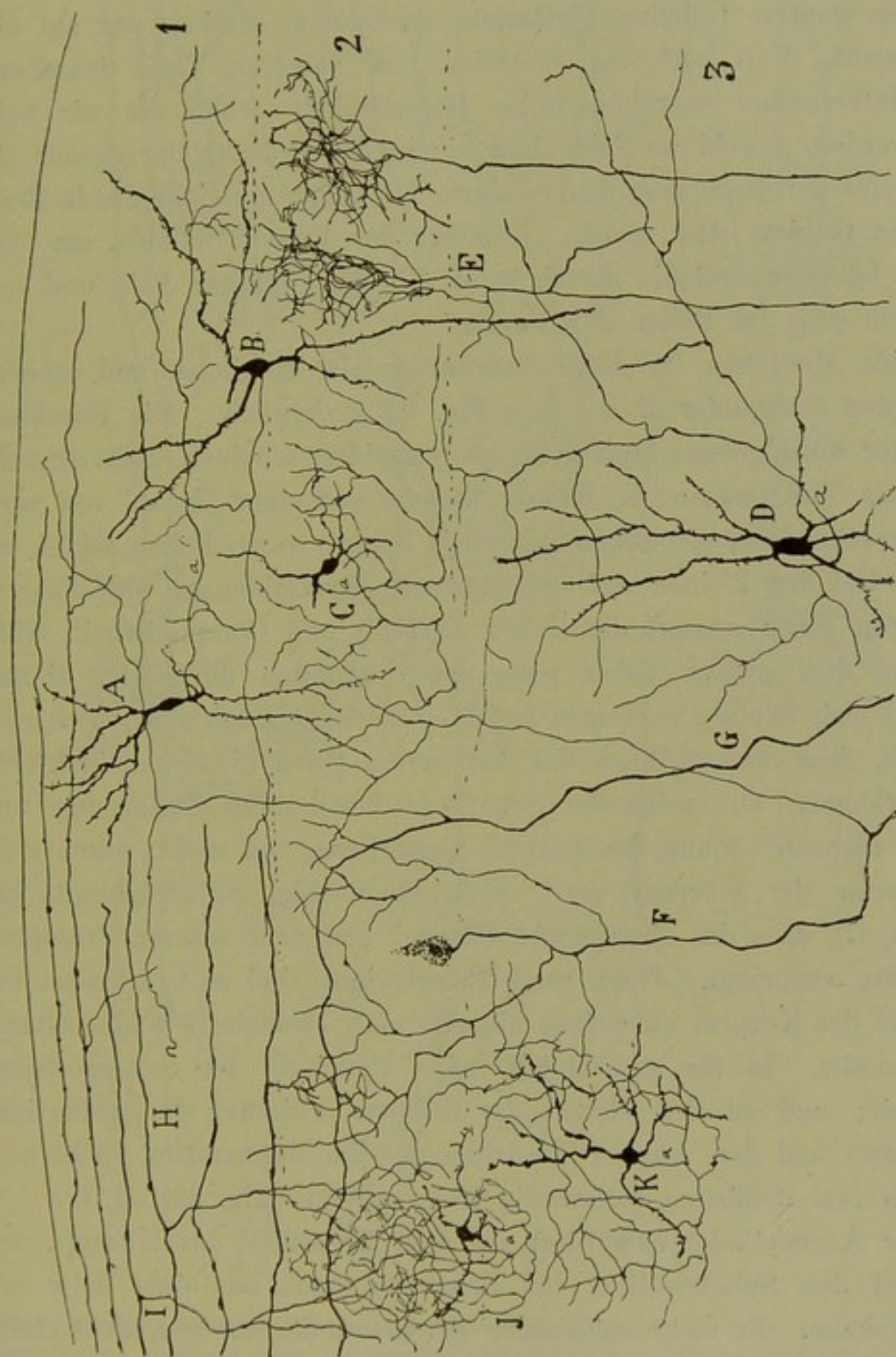
A, B, Zellen mit langem Axencylinder der zweiten Schicht; C, Zelle, deren Axencylinder sich in der zweiten Schicht verzweigte; D, E, F, G, Axencylinder in der zweiten und dritten Schicht liegender grosser Zellen; H, K, aufsteigende Fasern, welche mit Nervenfasernestern in der zweiten Schicht enden; I, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder.

1. Rückläufige Collateralen, aus Axencylindern der oberflächlichen polymorphen Zellen stammend und fast ausschliesslich inmitten der zweiten Schicht verzweigt (Fig. 20, *A, B*). 2. Hohe Collateralen aus grossen Zellen mit kurzem Axencylinder, welche in der dritten Schicht liegen. In Fig. 21 (Rinde der Katze) stellen wir bei *D* eine dieser Zellen dar und in Fig. 24, welche die Zellen mit kurzem Axencylinder in der limbischen Rinde des Menschen zeigt, bei *E* eine andere, deren Nervenfortsatz aufwärts zieht und an die zweite, dritte und vierte Schicht Aeste abgiebt. 3. Endverzweigungen von aufsteigenden Axencylindern aus Zellen der dritten und vielleicht einer tieferen Schicht. Eine Zelle dieser Art, nur kleiner und pyramidenförmig, ist in Fig. 20, *H* abgebildet.

Gewisse grosse Zellen, welche in der menschlichen Rinde angetroffen wurden, Fig. 22, *F, G*, und ihrem Aussehen nach den grossen Golgischen Zellen entsprechen, haben ebenfalls an der Bildung des genannten Plexus Theil, zu welchem sie eine lange aufsteigende, zwischen den polymorphen Riesenzellen mässig verzweigte Faser senden. 4. Dichte Verzweigungen in Form von complicirten pericellulären Nestern, welche sich in eine aufsteigende Faser fortsetzen; letztere kommt weit aus der Tiefe und kann auch einen Collateralzweig in die dritte Schicht senden. Diese interessanten Fasern, welche ich bis jetzt nur in der Rinde der Katze beobachtet habe, scheinen aus in tiefen Schichten liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder zu stammen; doch muss ich bemerken, dass ich den Übergang dieser Fasern in den aufsteigenden Axencylinder der Zellen der fünften und sechsten Schicht nicht darstellen konnte (Fig. 21, *E*).

Schicht der Quastenpyramiden. — Kölliker und Calleja fanden unabhängig von einander, dass die mittelgrossen und grossen Pyramiden der Sphenoidalrinde ebenso wie diejenigen der subradiculären Gegend des Lobulus frontalis ihre Basaldendriten zu einem absteigenden Pinsel vereinigt zeigen, eine Anordnung, welche ihnen ein originelles Aussehen verleiht; jedoch bezeichneten sie nicht genauer den Ort innerhalb der Rinde, wo sich diese Eigenthümlichkeit findet, noch wiesen sie dieselben beim Menschen nach, da sie Calleja nur bei der Maus, Kölliker nur bei der jungen Katze beobachtete. Es gelang mir,

Fig. 21.



Zellen mit kurzem Axencylinder der Sphenoidalriechrinde der Katze.

1, plexiforme Schicht; 2, grosse, polymorphe Zellen; 3, mittelgrosse und grösse Quastenzellen.

diese Zellen sowohl bei Maus, Katze und Hund, wie beim ein- bis zweimonatigen Kinde zu färben und festzustellen, dass sie sich nicht über den ganzen Lobulus pyriformis ausdehnen, sondern nur auf die Riechgegend, d. h. auf den centralen und äusseren Theil desselben. Diese interessante morphologische Besonderheit fehlt, wie wir bald sehen werden, sowohl im Subiculum wie in der Präsubiculargegend; sie beginnt auf der nach dem Ammonshorn hin gelegenen Seite des in Rede stehenden Gebiets und nimmt, je näher der Fissura limbica, zu. Im Bereich letzterer sind die absteigenden Büschel weniger dicht und verschwinden ganz im Boden der Furche.

Beim Menschen ist diese Anordnung viel deutlicher und schöner als bei den Säugethieren, wie aus Fig. 22 ersichtlich. Die Basaldendriten der mittelgrossen und grossen Pyramiden scheinen nicht so sehr Pinsel als Wollquasten zu bilden, welche aus einer Unzahl von variablen, gekräuselten, stacheligen und auf's Feinste verwickelten Fäden bestehen. Bei den kleinen und mittelgrossen Pyramiden ist der Fasernflachs von einer ausserordentlichen Zartheit und Complicirtheit, während bei den grossen tiefer gelegenen Pyramiden die Fäden dichter sind und sich leichter verfolgen lassen. Diese Quasten sind so charakteristisch, dass man an ihnen auf den ersten Blick die Sphenoidalriechrinde erkennt. Oft zeigt der Schaft in bestimmter Entfernung vom Körper mehrere dünne horizontale Dendriten, und nicht selten sieht man, wenn der Körper, statt pyramidenförmig, Spindelgestalt hat (Fig. 22, C), dass das absteigende Büschel aus dem unteren Protoplasmafortsatz entspringt. Noch zwei Einzelheiten sind zu erwähnen: von der Seite des Körpers entspringt niemals eine Dendrite, — ein seltenes Vorkommniss, da für gewöhnlich keine Pyramide der Seitenfortsätze ermangelt; und zu den Seiten des Körpers, zwischen der wollartigen Basalquaste und den unteren Dendriten des Radiärfortsatzes bleibt constant ein von Dendriten vollständig freier Raum (Fig. 22, A², G).

Der Axencylinder entspringt aus dem Basaltheil des Körpers, seltener bei den Spindelzellen, bei denen er auch aus einer Seite entspringen kann. Er zieht mehr oder weniger radiär abwärts, giebt einige Collateralen ab und pflügt sich, theils im Niveau der unteren polymorphen Zellen, theils später, in einen dicken, nach innen gerichteten Ast

Fig. 22.



Schnitt durch die Sphenoidalriechrinde des einmonatigen Kindes. In dieser Figur erscheinen die Schichten der quastenförmigen mittelgrossen und grossen Pyramiden und der Anfang der vierten oder derjenigen der polymorphen Zellen.

A, kleine Quastenzellen; B, G, H, grosse Quastenzellen; D, spindelförmige Zelle mit seitlichem Axencylinder; E, dreieckige Zelle mit bogenförmigem Axencylinder; F, gewöhnliche Pyramide.

und einen dünnen nach aussen gerichteten zu spalten. Zuweilen, wie in Fig. 22, *B*, neigt sich dieser Fortsatz plötzlich nach innen und giebt er an dieser Umbiegungsstelle zwei oder mehr Aeste ab. Im Fall der Bifurcation kann jeder Ast seinerseits Collateralen abgeben.

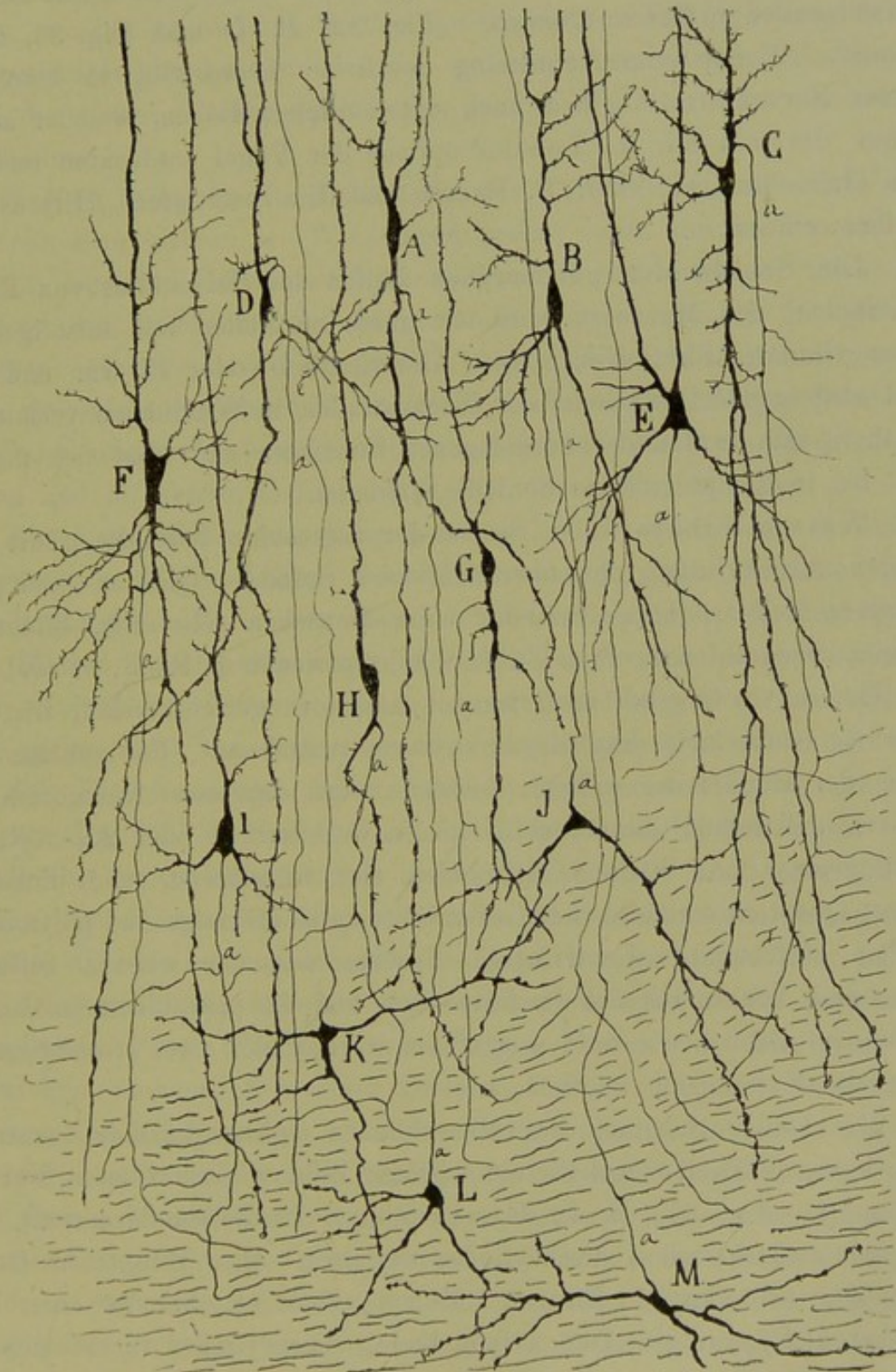
In der Rinde der Katze und des Hundes zeigen die Pinselzellen oder, wie Kölliker sagt, die Doppelpyramiden einen auf gleiche Weise angeordneten Axencylinder, d. h. derselbe ändert oft in grossen Bögen seinen — absteigenden — Verlauf und endet bald näher der weissen Substanz, bald entfernter von derselben mit einer Spaltung in einen inneren dicken und einen äusseren dicken, häufig quer durchschnittenen Ast. Ersterer schien mir nach vorn zur subventriculären Schicht der weissen Substanz zu ziehen, um schliesslich in den Nucleus lenticularis des Corpus striatum einzutreten; er stellt also eine Projectionsleitung dar. Der andere dürfte eine intracorticale Associationsbahn oder vielleicht auch eine Faser der vorderen Commissur sein.

Schicht der tiefen polymorphen (oder spindelförmigen und dreieckigen) Zellen. — Wie in Fig. 23, *A*, *B*, *C* zu beobachten, in welcher die gewöhnlichen Zellen dieser Schicht beim Menschen wiedergegeben sind, variirt ihre Morphologie ganz ausserordentlich. Man erkennt ausgeprägte Spindelzellen mit zwei starken Schäften, einem aufsteigenden und einem absteigenden (Fig. 23, *A*, *C*, *H*), dieser häufig bis in die weisse Substanz ziehend, jener bis in die plexiforme Schicht. Andere sind mehr wenig pyramidenförmig (*E*, *B*); endlich giebt es dreieckige mit einem kurzen, seitlichen, sich alsbald in Dendriten auflösenden Schaft neben den langen auf- bzw. absteigenden Fortsätzen.

Bei der Mehrzahl dieser Zellen und sogar bei den eigentlichen Pyramiden pflegt eine starke und verlängerte absteigende Dendrite nicht zu fehlen (*B*, *A*, *D*), welche sich häufig auch an den in den darüber befindlichen Schichten gelegenen Zellen zeigt (Fig. 22, *H* und *D*). Auch im Gehirn der Katze lässt sich (Fig. 19, *H*, *I*, *L*) diese Regellosigkeit der Formen nachweisen, indem dreieckige, pyramiden-, spindel- und sogar halbmondförmige Zellen durcheinander liegen.

Der Axencylinder entspringt im Allgemeinen aus dem Basilartheil des Körpers, ausser bei den dreieckigen und spindelförmigen

Fig. 23.



Schnitt durch die tiefen Schichten der Sphenoidalriechrinde des einmonatigen Kindes.
 A, B, C, D, E, F, G, H, verschiedene Typen von spindelförmigen und dreieckigen Zellen; K, L, M, Zellen
 der weissen Substanz mit aufsteigendem Axencylinder.

Zellen, bei welchen er oft von der Seite desselben und selbst aus der aufsteigenden radiären Dendrite (Fig. 22, *E*, *D* und Fig. 23, *C*, *D*) kommt. Wenn diese Anordnung deutlicher hervortritt, so beschreibt dieser Nervenfortsatz einen nach unten offenen Bogen, welcher an die Figur der von mir im Lobulus opticus der Vögel entdeckten und von van Gehuchten, Kölliker, P. Ramón und Riss bestätigten „Hirtenstab“-Zellen erinnert.

Die Schicht der polymorphen Zellen des Subiculus von Katze, Kaninchen und Maus ist besonders reich an Zellen mit aufsteigendem Axencylinder. Sie besitzen fast alle Spindel- oder Eiform und auf- und absteigende Dendriten; der Axencylinder, in Windungen verlaufend, vertheilt sich in den darübergelegenen Schichten und lässt sich manchmal bis in die plexiforme Schicht verfolgen.

Weisse Substanz. — Sie ist der allgemeine Vereinigungsort aller langen Axencylinder der oberflächlichen Spindel-, Quasten- und polymorphen Zellen. Diese Schicht, beim Menschen sehr dick, bildet bei kleinen Säugethieren einen dünnen subventriculären Rand, in welchem die Fasern vorwiegend nach aussen und vorn gerichtet sind, wie dem Nucleus lenticularis des Corpus striatum zustrebend. Ein genaues Studium der Bündel der weissen Substanz zeigt, dass zwei Kategorien von Fasern existieren: dünne, vielleicht in Collateralen oder Axencylinder mittelgrosser und kleiner Pyramiden sich fortsetzend, und dicke, in grosse Quastenpyramiden und voluminöse spindelförmige und polymorphe Zellen eintretend. Centrifugale Fasern, aus der weissen Substanz stammend, konnte ich nur im Subiculum und der präsubicularen Gegend finden, in welche, wie bald ausgeführt werden soll, zwei grosse Systeme exogener Fasern sich begeben.

Die weisse Substanz der menschlichen Sphenoidalrinde (centraler und äusserer Theil) enthält eine grosse Zahl von zerstreuten Nervenzellen. In Fig. 23, *K*, *L*, *M* sind einige der Zellen dargestellt, fast alle mit aufsteigendem Axencylinder versehen. Ihre Hauptform ist die dreieckige (*J*) oder die Eiform. Manche Zelle (*K*) ähnelte einer umgekehrten Pyramide. Der aufsteigende Axencylinder liess sich in seinem verticalen Verlauf auf lange Strecken verfolgen; jedoch ist er zu lang, um sein Endziel beobachten zu können. Ich nehme aber an,

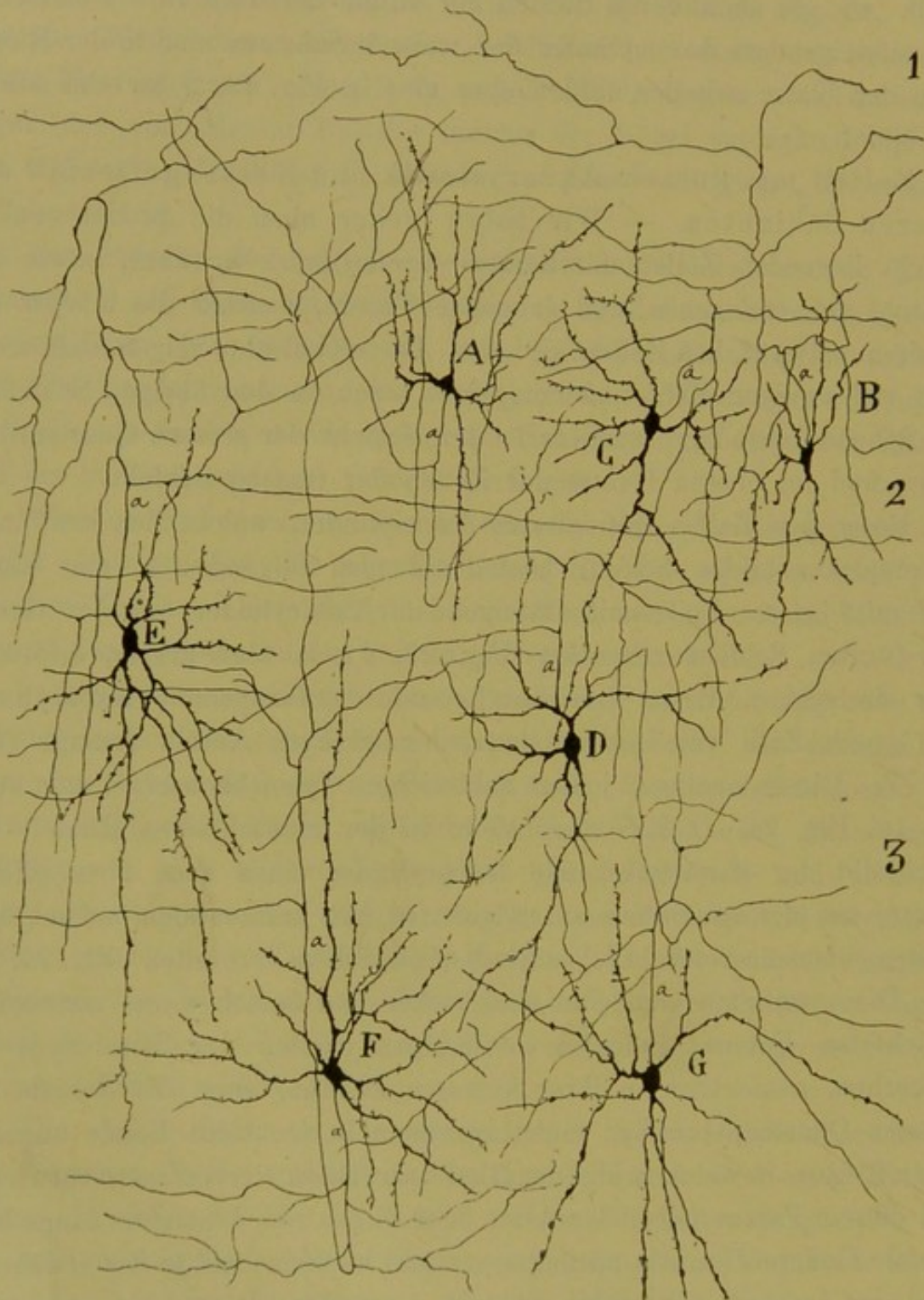
dass dieser functionelle Fortsatz bis in die erste oder plexiforme Schicht reicht, wie es an anderen Stellen der Rinde der Fall ist. Die Zellen mit aufsteigendem Axencylinder der weissen Substanz sind in der Riechrinde der Katze seltener, fehlen aber nie; in Fig. 19, *J* ist eine solche abgebildet.

Zellen mit kurzem Axencylinder und Nervengeflechte der unteren Schichten. — Wir haben weiter oben die in der zweiten Schicht liegenden Zellen mit kurzem Axencylinder erwähnt, sowie das Geflecht von endogenen und exogenen Fasern, welches die Körper der äusseren polymorphen Zellen einhüllt. Diese Geflechte zeigen sich, wenn auch viel weniger dicht und complicirt, auch in den übrigen Schichten der Sphenoidalrinde, besonders in der Schicht der grossen Quastenpyramiden und im oberen Gebiet der Zellen der fünften Schicht.

Unter den Zellen mit kurzem Axencylinder, welche den erwähnten Nervenplexus bilden helfen, beobachtet man folgende: 1. eine kleine oder mittelgrosse Zelle mit absteigendem Axencylinder, in der vierten und fünften Schicht verzweigt (Fig. 20, *I*); 2. eine grosse, eiförmige oder dreieckige, deren horizontaler oder aufsteigender Axencylinder eine grosse Zahl von horizontalen oder schrägen Aesten erzeugt (Fig. 21, *D*). Diesen analoge, jedoch zahlreichere Typen beobachtet man auch, wie aus Fig. 24, *D, F, G* ersichtlich, in der menschlichen Rinde. Oft beschreibt der abwärtsziehende Axencylinder einen nach oben offenen Bogen, um dann aufwärts zu steigen und, mit horizontalen und schrägen Aesten, über ein beträchtliches Rindenfeld sich zu verbreiten (Fig. 24, *F*).

Die erwähnten Geflechte sind locker und bestehen aus verschiedenen gerichteten Fasern; indessen an einigen Stellen der Riechrinde des Menschen, namentlich in ihrer äusseren Portion, zeigt die Schicht der grossen Quastenpyramiden einen zu einem horizontalen Bande angeordneten Plexus, in welchem die der Rinde parallelen Nervenfasern vorwiegen. An diesem Plexus paralleler Aeste betheiligen sich besonders lange horizontale Collateralen, aus mittelgrossen und kleinen, bald in der erwähnten, bald in der vorhergehenden Schicht liegenden Pyramiden stammend, desgleichen schräge und horizontale Collateralen von aufsteigenden Axencylindern mit anfänglich bogenförmigem Verlauf und zahlreiche Aestchen aus Zellen mit kurzem Axencylinder.

Fig. 24.



Zellen mit kurzem Axencylinder, in der Rinde der Hippocampuswindung des einmonatigen Kindes gefunden.

1, Plexiforme Schicht; 2, Schicht der äusseren polymorphen Zellen; 3, Schicht der Quastenpyramiden.

Wir resumiren: Die Riechrinde der Hippocampuswindung besitzt eine ganz charakteristische Struktur, welche sich von derjenigen der übrigen Rindengebenden durch folgende positive und negative Merkmale leicht unterscheidet:

1. durch das Vorhandensein einer Schicht von polymorphen Riesenzellen an Stelle der kleinen Pyramiden. Erstere ordnen sich an einigen Stellen zu Inseln an, welche mit Gruppen kleiner Zellen abwechseln;
2. durch das Vorhandensein einer Quaste feiner Dendriten an der Basis der mittelgrossen und grossen Pyramiden;
3. durch das Fehlen einer Körnerschicht, sowie derjenigen der grossen Pyramiden;
4. durch die oberflächliche Vertheilung (d. h. in der plexiformen Schicht) der sensorischen oder exogenen Nervenverzweigungen, welche sich in der optischen und motorischen Rinde bekanntlich in den tiefen Schichten vertheilen;
5. durch die relative Armuth an Zellen mit kurzem Axencylinder;
6. durch das Fehlen der zahlreichen für die menschliche Hirnrinde so charakteristischen doppeltgebüschelten und neurogliformen Zellen.

Die Riechrinde des Menschen ist daher die am wenigsten menschliche oder vervollkommnete aller Sinnessphären. Das Gepräge der niedrigeren Animalität enthüllt sich sogar in der oberflächlichen Lage des Plexus exogener Fasern, ein Verhalten, in welchem sich ein Organisationsmerkmal der Rinde der niederen Wirbelthiere widerspiegelt. Diese Entwicklungshemmung in der Structur ist andererseits leicht zu begreifen, wenn man sich erinnert, dass der Riechsinn beim Menschen sich auf dem Wege der Atrophie befindet, oder wenigstens in einem ruhenden Zustand zum Unterschied von den übrigen Sinnen, welche, beim Menschen wie bei den höheren Thieren, sich zu vervollkommen streben.

GEGEND DES SUBICULUMS.

Wie ich früher angab, charakterisirt sich das Subiculum durch folgende drei Punkte: 1. durch die ausserordentliche Stärke der ersten

Schicht, welche von zahlreichen aufsteigenden, aus der weissen Substanz stammenden Nervensträngen eingenommen erscheint; 2. durch das Vorhandensein von Inseln kleiner und mittelgrosser Pyramiden in genannter Schicht; 3. durch die structurelle Einfachheit der darunterliegenden Schichten, welche sich im Ganzen zu einer zusammenhängenden Formation von Pyramiden von mittlerer und regelmässiger Dimension reduciren.

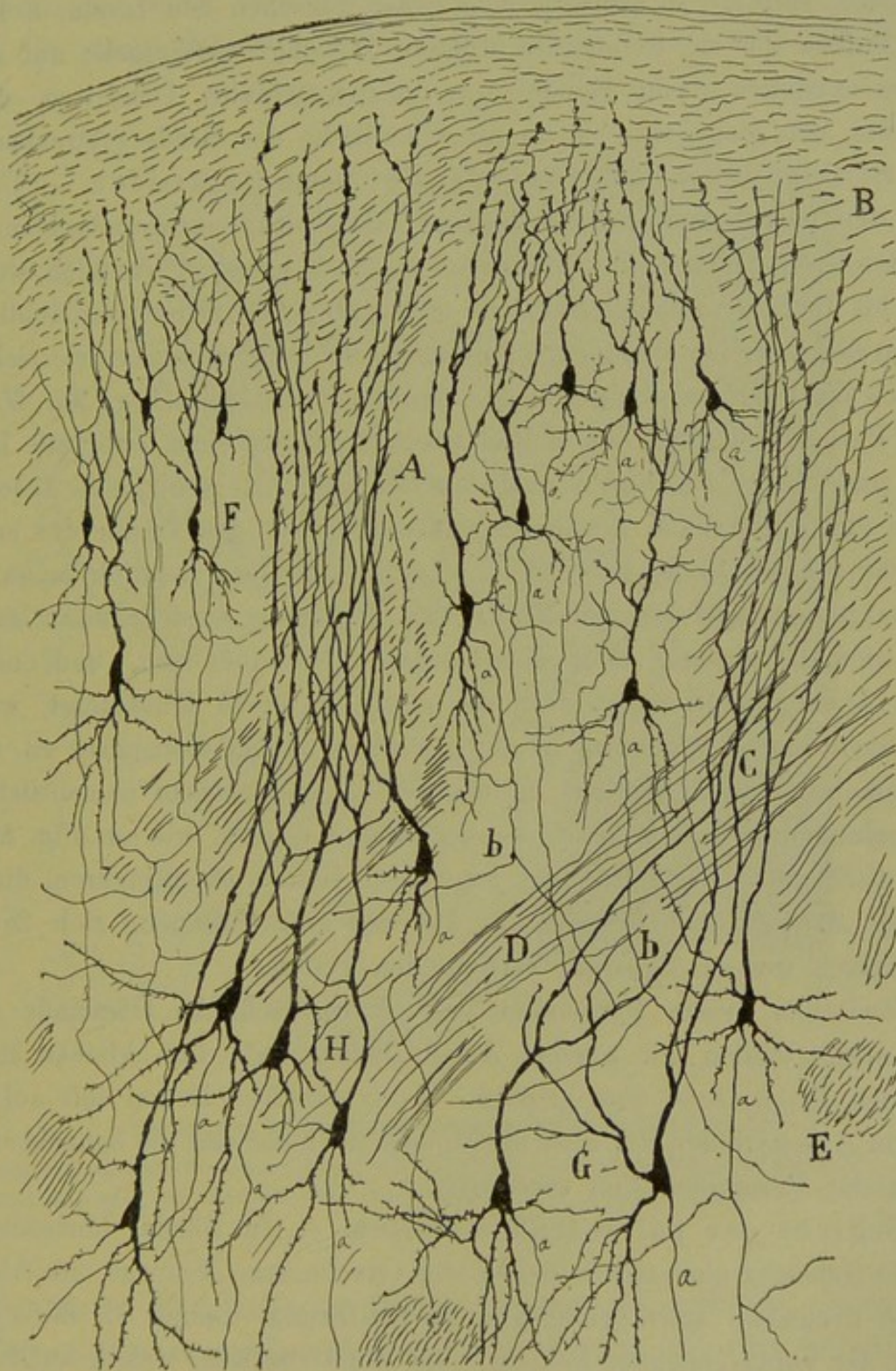
Erste (plexiforme) Schicht. — Beim Menschen mit der Golgischen Methode untersucht, zeigt diese Schicht eine Unzahl starker parallel gerichteter Nervenbündel, welche successiv vom Subiculum zur Molecularschicht des Ammonshorns und der Fascia dentata ziehen. Auf Querschnitten des Gyrus hippocampi erscheint die Mehrzahl dieser Fasern quer oder schräg geschnitten. Verfolgt man sie einzeln durch lange Strecken, so bemerkt man, dass sie viele Collateralen aussenden, welche auf das Stratum lacunosum und Stratum radiatum des Ammonshorns, einige wenige auf das Subiculum vertheilt sind; die Art der Endigung liess sich nicht feststellen.

In Nissl-Präparaten erscheinen zwischen die Pakete der Markfasern einige mittelgrosse Neurone eingestreut, über deren Einzelheiten ich nichts aussagen kann, da es nicht gelang, sie mit Chromsilber zu färben. Bei Katze und Kaninchen, wo ich sie gefärbt sah, bieten sie die Merkmale der Zellen mit kurzem Axencylinder.

Zellinseln. — In Nissl-Präparaten sehr deutlich, färben sie sich auch in Golgi'schen, wie aus Fig. 25, *A*, *F* ersichtlich, welche die Inseln der ersten Subicularschicht des 15tägigen Kindes zeigt.

Man bemerkt, dass die Zellen dieser Pleyaden mehr eiförmig als pyramidenförmig, und in den oberflächlichen Lagen kleiner als in den tiefen sind. Der Radiärschaft endet mit verschiedenen über die oberflächliche weisse Substanz verstreuten Dendriten. Der Axencylinder, dünn und gewunden, wendet sich nach innen und theilt sich gewöhnlich vor dem Eintritt in die tieferen Schichten der Rinde in einen inneren und äusseren Ast (Fig. 25, *b*). Im Anfangsverlauf sendet er mannigfache, gewöhnlich rückläufige Collateralen aus, welche zwischen den Zellen derselben Pleyade verzweigt sind (Fig. 25, *A*). Eine besondere Eigenthümlichkeit besteht darin, dass die Zellen der darunterliegenden Schicht-

Fig. 25.



Schnitt durch die Windung des Hippocampus des 15 tågigen Kindes. Subicularegend.

A, Inseln kleiner Pyramiden; B, Masse oberflächlicher weisse Substanz; C, D, Bündel von Markfasern, welche in die tiefe weisse Substanz hinabziehen; E, eine andere Insel; F, mittelgrosse und grosse Pyramiden, deren Dendriten in die Balken weisse Substanz hinaufziehen; b, Endbifurcation des Axencylinders.

ten den Pyramideninseln fern zu bleiben scheinen, da ihre langen Radiärfortsätze, statt sie zu kreuzen, sich genau zwischen den Inseln, d. h. in den Balken der sie trennenden weissen Substanz vereinigen; auf diese Weise entstehen starke Bündel von interpyramidalen Dendriten, deren Büschel sich manchmal bis an die Oberfläche der Rinde erstrecken.

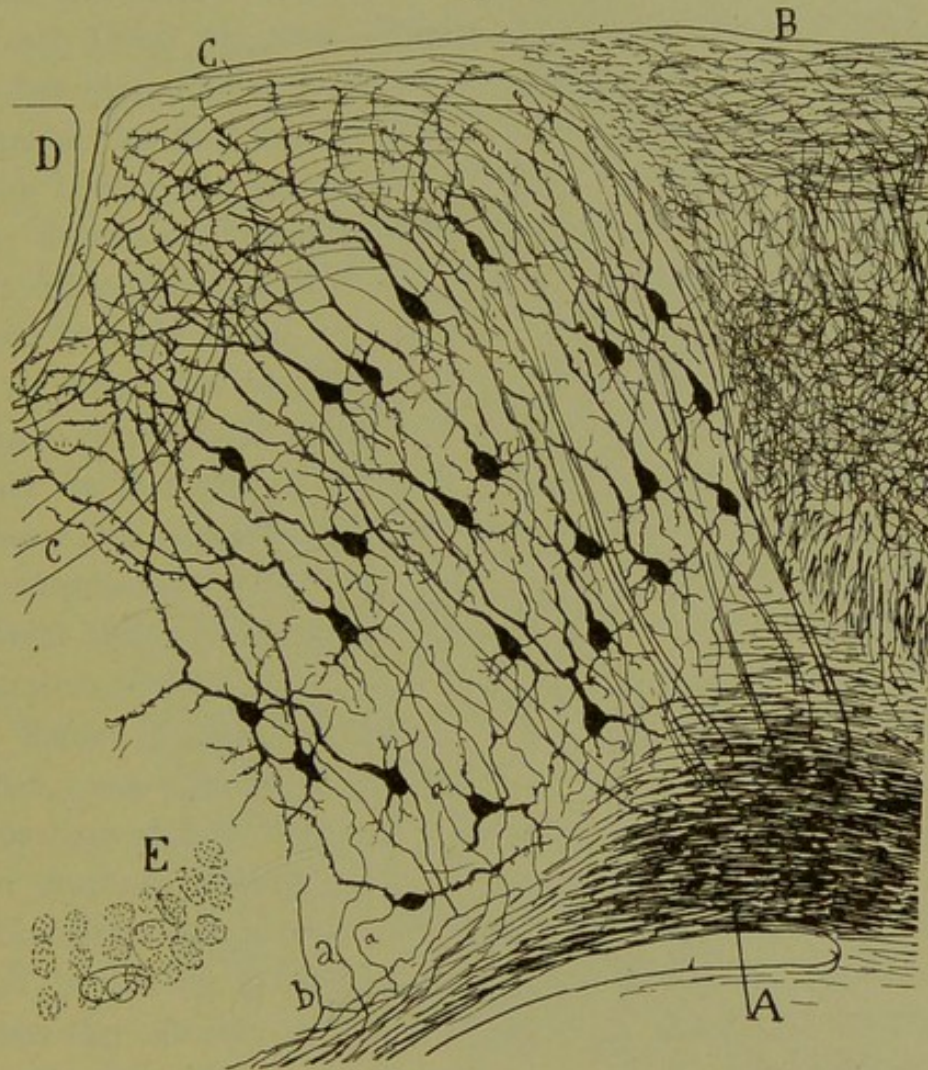
Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Unterhalb der plexiformen Schicht beginnt längs einer unregelmässigen, gezähnten Grenze eine dichte Formation ziemlich grosser Pyramiden, welche sich bis fast zur weissen Substanz erstreckt. Die mehr oberflächlichen Zellen sind zuweilen ei- oder spindelförmig, doch unterscheiden sie sich bezüglich ihrer Grösse wenig von den tieferen Pyramiden (Fig. 25, *G, H*). Jede Pyramide besitzt: einen Radiärschaft, häufig ohne bestimmte Richtung und durch die Anwesenheit aufsteigender Nervenbündel dislocirt, sowie durch die schon erwähnte Nothwendigkeit den Inseln der ersten Schicht auszuweichen, in welcher er sich verzweigt; ziemlich lange und verzweigte seitliche Dendriten; basilare Dendriten, welche zwar länger, aber niemals quasten- oder pinselförmig angeordnet sind, und endlich einen Axencylinder, welcher in die weisse Substanz hinabsteigt, wo er sich nach innen, gleichsam in der Richtung des Ammonshorns zu wenden scheint. Diesen Eintritt in letzteres beobachtet man namentlich im Subiculum der kleinen Säugethiere, bei welchen es sich, wie aus Fig. 26, b, ersichtlich, auch bestätigt, dass jene Faser sich in einen inneren, dicken für das Ammonshorn bestimmten Ast und einen dünnen, sich in der subiculären weissen Substanz verlierenden spaltet.

Zwischen diesen Pyramiden zeigt die menschliche Hirnrinde constant einige Zellen mit kurzem Axencylinder, bald vom kleinen sternförmigen Typus, bald vom grossen. Auch existiren Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der über die Molecularschicht und die benachbarten Lagen der Pyramiden sich verzweigt.

Schicht der polymorphen Zellen. — In Bündel horizontaler weisser Substanz eingestreut liegen hier verschiedene Neurone, im Allgemeinen dreieckig, sternförmig oder spindelförmig, kleiner als die Pyramiden der voraufgehenden Schicht, und mit Dendriten, welche nach verschiedenen Richtungen ziehen. Der Axencylinder entspringt oben aus dem Körper und begiebt sich unter Abgabe von Aesten bis in die Nähe

der Molecularschicht. Bei den Nagethieren, bei welchen ich diese Axencylinder besser verfolgen konnte, beobachtet man, dass sie Aeste über die ganze Schicht der Pyramiden aussenden, wobei die letzten

Fig. 26.



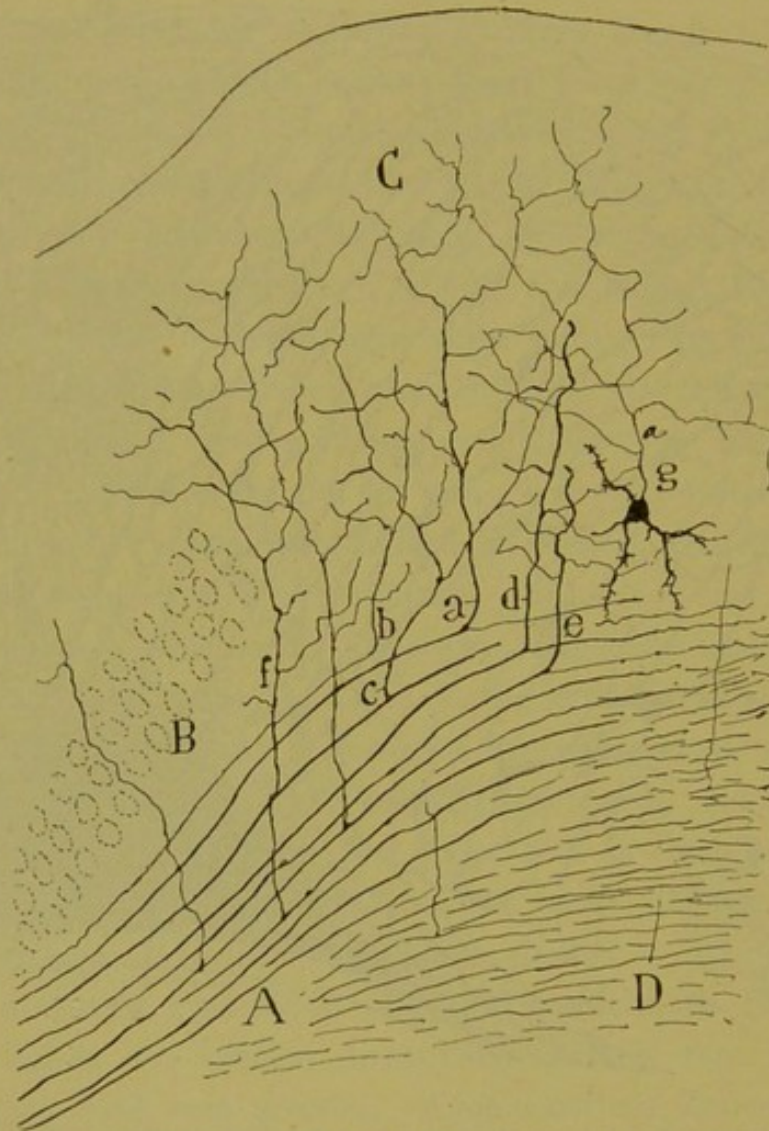
Sagittalschnitt durch das Subiculum der fünfzehntägigen Maus.

A, Spheno-ammonische Commissuralbahn; B, Präsubiculum mit seinen Endplexus; C, Subiculum; D, Fascia dentata; E, Anfang der Pyramiden des Ammonshorns; a, b, subiculäre Axencylinder, welche in das Ammonshorn eintreten.

Aeste bis in die plexiforme Schicht gelangen (Fig. 27, g). Ausser den Zellen mit aufsteigendem Axencylinder giebt es in dieser Schicht auch einige Pyramiden oder Spindelzellen mit langem Radiärfortsatz und einem in eine Faser der weissen Substanz übergehenden Axencylinder.

Weisse Substanz. — Sie bildet beim Menschen eine mächtige, bei den Nagethieren eine weniger grosse Formation, welche sich von der voraufgehenden Schicht bis in die Nähe des Ventrikels erstreckt. Nach

Fig. 27.



Stück aus der Subiculargegend der Maus, unmittelbar am Ammonshorn.

A. in den Alveus eintretendes Bündel; D, speno-ammonische Commissuralbahn; C, Nervendverzweigungen im Subiculum; a, b, Endfasern; d, e, centrifugale, in der weissen Substanz gespaltene Axencylinder.

aussen geht dieser Faserstrang in den nicht weniger starken unter der präsubicularen Gegend gelegenen über und verschmälert sich allmählich nach innen zu, indem er die weisse Substanz des Alveus bildet. Die Weigert-Pal-Präparate zeigen, namentlich bei den Nagethieren, im

subiculären Winkel des Ventrikels zwei Schichten von Nervenfasern: die tiefe, subventriculäre Schicht, aus dünnen Markfasern bestehend (Fig. 27, *D*), und die oberflächliche, von dicken Fasern gebildet.

Die subventriculäre Schicht (Fig. 27, *D*) hat wenig Verbindungen mit dem Subiculum. Eine genaue Untersuchung von Schnittserien (sowohl nach Golgi wie nach Weigert [bei kleinen Säugethieren] gefärbt) lehrt, dass diese Fasern commissurale Axencylinder sind, welche in einem bestimmten Centrum des Occipitalrandes entspringen und einen Längsfaserzug bilden, der von unten nach oben, wenigstens in seiner unteren Hälfte, durch den Hinzutritt neuer Bestandtheile wächst, ein Zug, der, an der Mittellinie unterhalb des Corpus callosum angelangt, das Psalterium dorsale bildet.

Die dicken Fasern bilden, wie wir sehen werden, einen anderen wichtigen exogenen Weg, der bei allen von mir studirten Wirbelthieren constant im Niveau des subiculären Winkels des Ventrikels liegt. Im Gegensatz zum erstgenannten Zug verkleinert sich dieser von unten nach oben, verschwindet fast ganz in der Nähe des Psalterium dorsale und verschiebt sich allmählich nach innen, d. h. nach dem Ammonshorn zu. Bekanntlich trennen sich von diesem Zug Bündel, welche in verschiedenen Radien die subiculäre Rinde kreuzen und in die plexiforme Schicht eintreten, um schliesslich, nach innen und vorn ausweichend, in das Ammonshorn sich zu begeben. Vom Ursprung und Ende dieser bedeutenden exogenen Bahn werden wir später sprechen.

Das Subiculum enthält auch verzweigte Nervenfasern. Wie in den Fig. 27, *a* und 30 *h* zu sehen, entspringen aus der weissen Substanz zwischen der grossen exogenen Bahn und den ersten Pyramiden des Ammonshorns zahlreiche Collateralen im rechten oder stumpfen Winkel, welche sich zwischen den subiculären Zellen verzweigen und einen complicirten Plexus bilden, der sich nicht bis in die plexiforme Schicht zu erstrecken scheint. Ausserdem beobachtet man auch die Endigung von Terminalfasern, welche zu einer lockeren, üppigen Verzweigung aufgelöst sind. Diese Fasern stammen offenbar aus dem Ammonshorn, da man sie über lange Strecken nach dem Gebiet des Alveus sich verlängern sieht. Kurz vor ihrem Ende zeigen sie zweierlei Verhalten: die einen, weniger zahlreichen, spalten sich einfach

und verzweigen sich im Subiculum (Fig. 27, *b*); die anderen, zahlreicheren, spalten sich in einen dicken Endast, der sich im Subiculum verzweigt, und einen dünnen, in der ursprünglichen Richtung des Axencylinders sich fortsetzenden, der vielleicht in entfernten subiculären Gegenden endet (*a*). Schliesslich erinnern wir daran, dass aus dem Subiculum Axencylinder hervorgehen, die sich häufig in zwei Aeste spalten, von denen der eine in das Ammonshorn eintritt, der andere, im Allgemeinen dünnere in das Markfaserlager der erwähnten exogenen Bahn oder in die benachbarte weisse Substanz sich begiebt (Fig. 27, *e, d*).

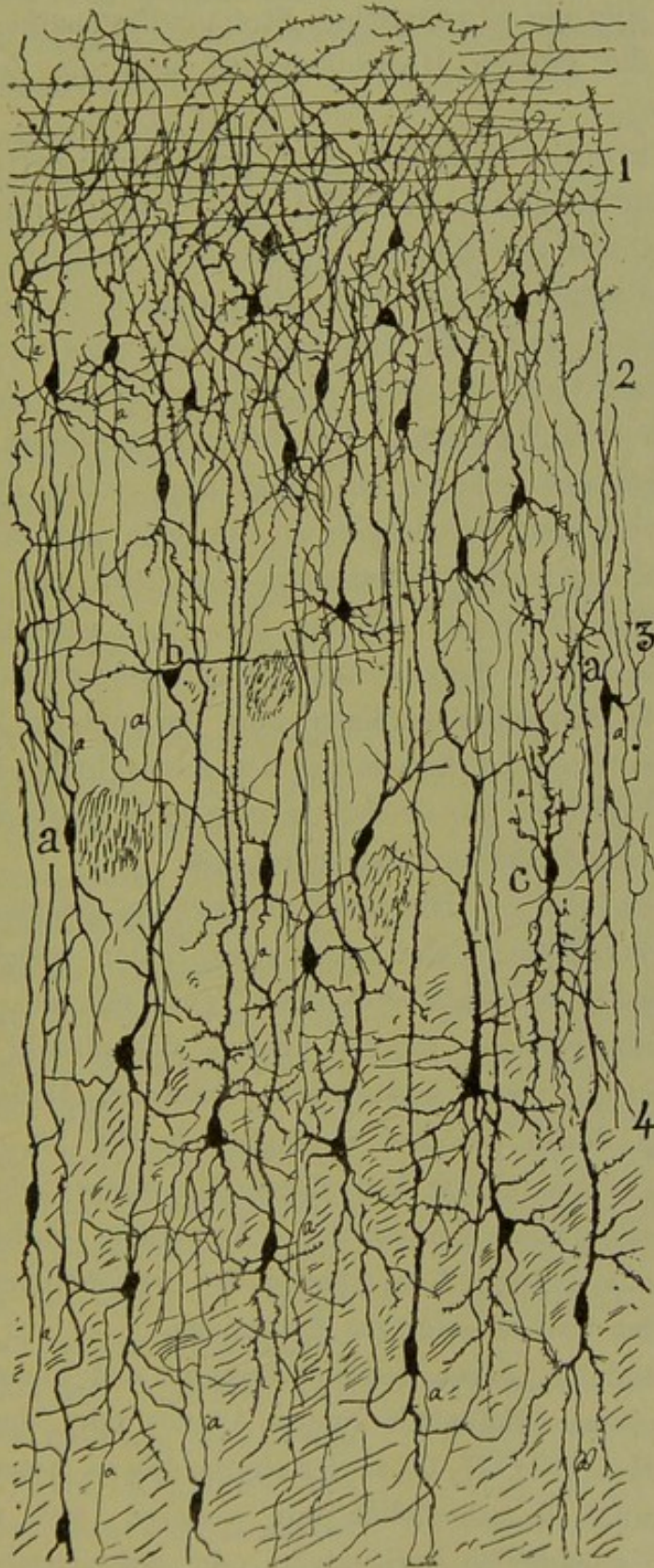
Die beiden Thatfachen, dass im Subiculum Fasern existiren, welche für das Ammonshorn bestimmt sind, und solche, welche aus ihm kommen, scheinen zwei Annahmen verständlich zu machen, nämlich dass entweder zwischen beiden Centren, dem Subiculum und Ammonshorn, eine gegenseitige Beziehung stattfindet, was allerdings wenig wahrscheinlich ist, oder zwischen den beiden Subiculis, gleichwie es beim Ammonshorn der Fall, eine Commissuralbahn besteht. Es könnte ebenso aus dem Subiculum eine in die Fimbria sich erstreckende Projectionsbahn hervorgehen; bei dieser Annahme wäre die Analogie zwischen beiden Centren noch grösser, da bekanntlich die Fimbria hauptsächlich die Projectionsbahn des Ammonshorns birgt.

PRÄSUBICULÄRE GEGEND DER SPHENOIDALRINDE.

Die Anwendung der Golgi-Methode auf die Analyse dieses Gehirngebiets gab mir beim Menschen nicht so gute Resultate wie bei den Thieren. Im Allgemeinen entwickeln sich seine Zellen langsamer als die der Riechrinde, demzufolge ich sehr oft in denselben Schnitten, deren Riechgegend sich gut färbte, keine vollständig gefärbte Zelle fand. Jedenfalls genügen die erzielten, wenn auch lückenhaften Resultate, um die Behauptung zu rechtfertigen, dass dieses Gebiet des Gyrus hippocampi besondere, den benachbarten Territorien fremde Eigentümlichkeiten besitzt.

Plexiforme Schicht. — Sie hat weder beim Menschen noch bei den Thieren Riechfasern. Dagegen liegen in ihr zahlreiche Markfasern, welche aus der unter dem Ventrikelwinkel gelegenen weissen Substanz

Fig. 28.



Schnitt durch die präsubiculäre Gegend des Gyrus hippocampi beim Menschen.

1, Plexiforme Schicht; 2, Schicht der kleinen spindelförmigen und dreieckigen Zellen; 3, plexiforme Schicht; 4, mittelgrosse Pyramiden; a, spindelförmige Elemente mit kurzem Axencylinder; b, Sternzelle mit kurzem Axencylinder; c, spindelförmige Zelle mit aufsteigendem Axencylinder und stacheligen Dendriten.

kommen, wie man in Weigert-Pal-Präparaten beobachtet. Beim Menschen fand ich ausserdem alle die gewöhnlichen Structur-Bestandtheile dieser Schicht, besonders die grossen Horizontalzellen und die Zellen mit kurzem Axencylinder.

Schicht der kleinen Spindel- und Pyramidenzellen. — In Fig. 28, 2 stelle ich einige dieser Zellen dar, deren Form äusserst variabel ist, wenn auch die Ei- und Spindelform vorherrscht. Von ihrem äusseren Ende entspringt der dünne Radiärschaft, der sich in der ersten Schicht verzweigt, während vom inneren bald eine Gruppe von zarten Basilardendriten, bald ein sich sogleich in einige absteigende Aestchen auflösender Schaft ausgeht. Der feine Axencylinder, der oft an seinem Ursprung etwas gebogen ist, zieht nach unten, um sich in tiefen Schichten zu verlieren, nachdem er an die erste und zweite zwei oder mehr sehr zarte rückläufige Collateralen abgegeben hat.

Bei Maus und Kaninchen ist, wie aus Fig. 29, 2 ersichtlich, der spindelförmige Typus der in der zweiten Schicht vorherrschende; er wechselt hier und da mit einer kugligen oder pyramidalen Zelle ab. Die Kürze der Entfernungen gestattete mir den Axencylinder bis in die weisse Substanz zu verfolgen, wo er sich in eine feine Nervenfasern der oberflächlichen exogenen Bahn fortzusetzen scheint.

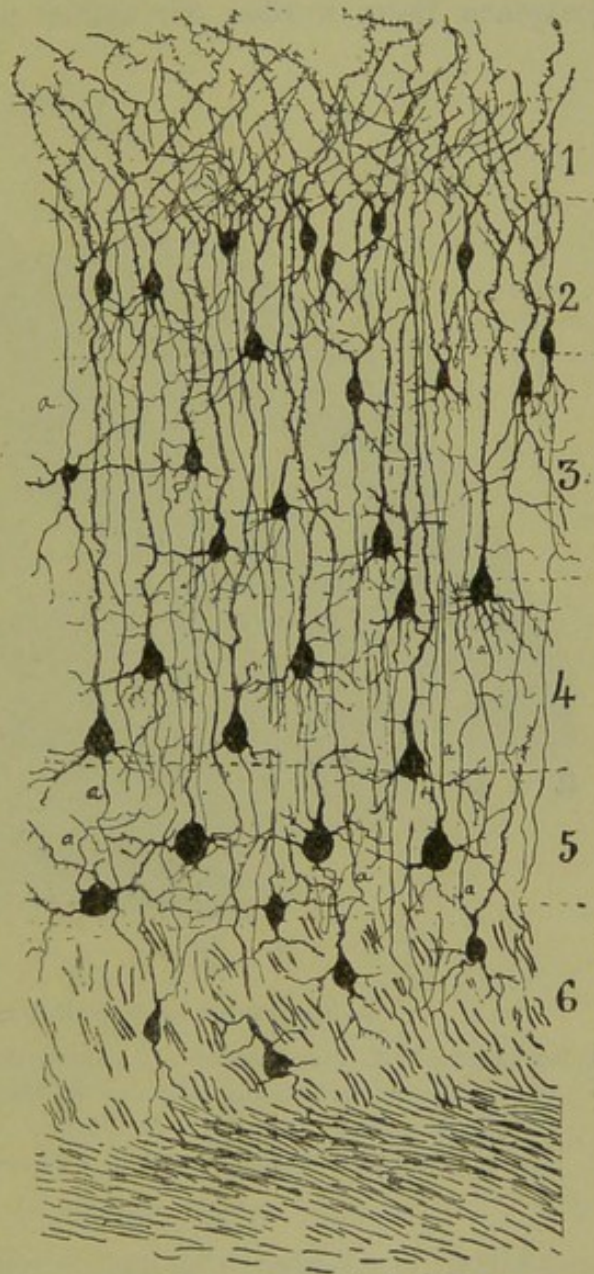
Plexiforme Schicht. — Die unter der zweiten gelegene zellenarme Schicht beherbergt kleine und mittelgrosse Zellen, welche, vielleicht in ihrer Mehrzahl, zum spindelförmigen Typus mit auf- oder absteigendem Axencylinder gehören, welcher letztere sich alsbald in dieser Schicht selbst oder in der ersten und zweiten verzweigt. Diese spindelförmigen Zellen, von denen wir drei Exemplare in Fig. 28, *a*, *c* darstellen, scheinen etwas modificirte Varietäten der doppeltgebüschelten Zellen anderer Rindengegenden darzustellen. Ausserdem enthält diese Schicht Sternzellen mit kurzem Axencylinder des gewöhnlichen Typus (Fig. 28, *b*) und kleine und mittelgrosse Pyramiden.

Bei der Maus fand ich, neben den mittelgrossen und kleinen Pyramiden und dieser und jener Zelle mit kurzem Axencylinder, der für die erste Schicht bestimmt ist (Fig. 31, *C*), in der oberen Ebene dieser Schicht gewisse kuglige, ziemlich grosse Zellen mit radiären und varikösen Dendriten und einem gewöhnlich horizontalen oder aufsteigenden Axen-

cylinder, der sich in eine dichte Verzweigung auflöst; diese ist um die Zellen der zweiten Schicht angeordnet und besonders in der Tiefe der ersten concentriert.

Der wichtigste Factor in der Construction der dritten Schicht ist ein sehr dichtes Geflecht, welches von der Endverzweigung zahlloser exogener Fasern gebildet wird; dieselben kommen aus der weissen Substanz unterhalb des Ventrikelwinkels. Das Vorhandensein dieses ausserordentlich reichen Plexus unterscheidet auf den ersten Blick an guten Golgi-Präparaten die präsubiculäre Gegend von dem Subiculum und der Riechportion des Lobulus pyriformis. Die Ausdehnung und der Faserreichtum dieses Nervenplexus beim Menschen machen eine genaue Analyse desselben unmöglich; jedoch lässt er sich bei einer 12—20 tägigen Maus vollkommen zergliedern (Fig. 30, *F*); man beobachtet, dass die Mehrzahl seiner Fasern aus der benachbarten Ebene der weissen Substanz stammen, sich wiederholt im Niveau der fünften und sechsten Schicht spalten und sich in freie Verzweigungen auflösen, welche alle Schichten, mit Ausnahme der zweiten, bedecken; letztere durchkreuzen zahlreiche aufsteigende

Fig. 29.

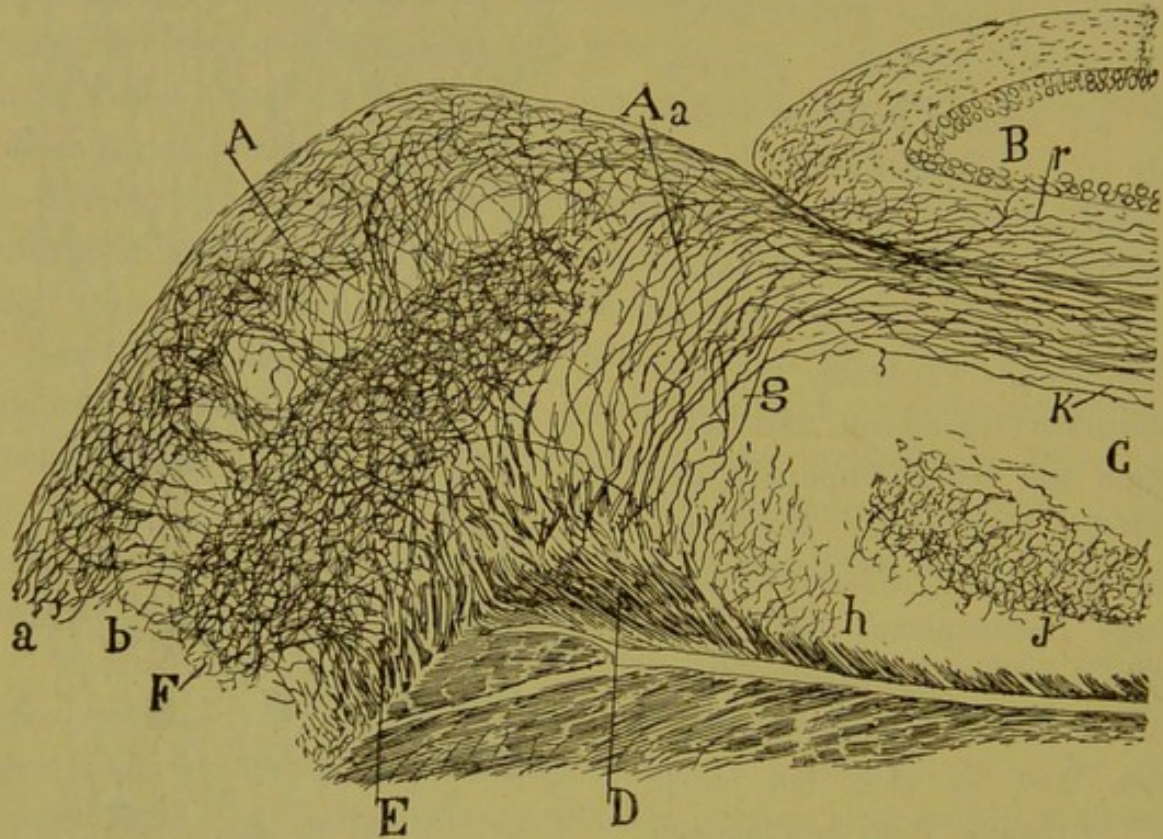


Schnitt durch die präsubiculäre Rinde der Maus.

- 1, plexiforme Schicht; 2, Schicht der spindelförmigen Zellen; 3, plexiforme Schicht; 4, Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden; 5, Schicht der kugligen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder; 6, Schicht der polymorphen Zellen und weisse plexiforme Substanz.

Aestchen unter Bildung von unregelmässigen Bündeln. Viele der genannten Aestchen verlaufen, nachdem sie die erste Schicht erreicht haben, horizontal bis über das Subiculum hinaus und treten in das Ammonshorn. Von dem Ursprung und der Endigung dieser wichtigen exogenen Bahn werden wir später zu sprechen haben.

Fig. 30.



Sagittalschnitt durch Subiculum und Präsubiculum der Maus.

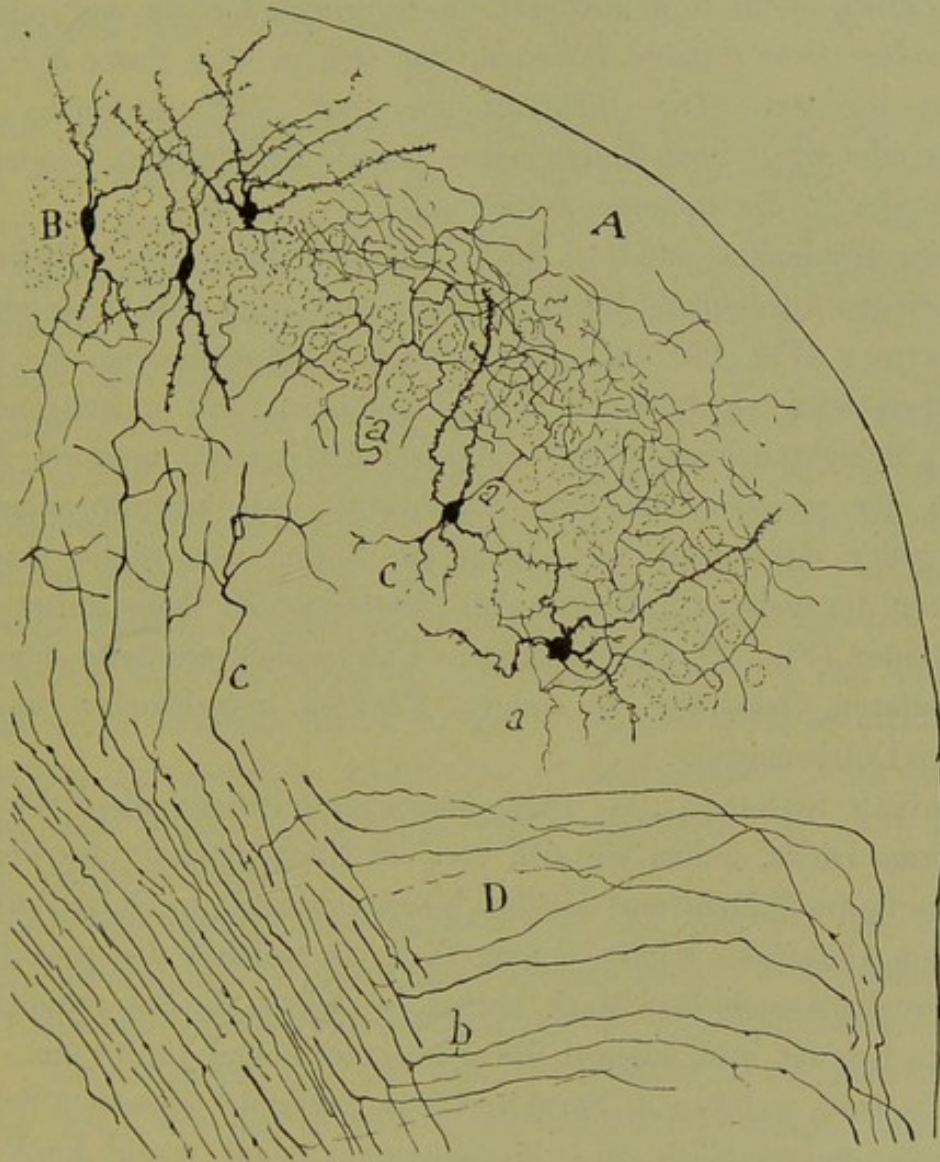
A, Präsubiculum; B, Fascia dentata; C, Ammonshorn; D, sphenoidal Commissuralstrang; E, weisse plexiforme Substanz, unter dem Präsubiculum liegend; F, dichter Endplexus von exogenen, centripetalen Fasern; a, plexiforme Schicht; b, Schicht der spindelförmigen Zellen; g, perforirende Bündel; h Collateralen für die Subicularrinde.

Oben erwähnten Plexus — einer der wichtigsten und reichsten im ganzen Centralnervensystem — habe ich auch bei der Katze und dem Kaninchen gefärbt.

Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Diese Sphenoidalgegend besitzt keine Riesenpyramiden, und die Zellen, welche drinnen enthalten sind, sind nicht grösser, als die mittelgrossen

Pyramiden. Wie aus Fig. 28, 4 ersichtlich, ist sogar die Pyramidenform rar; zahlreicher vertreten sind die dreieckigen und Spindelzellen

Fig. 31.



Zellen mit kurzem Axencylinder der präsubicularen Rinde (A) der Maus.

A, plexiforme Schicht; B, Spindelzellen; D, aus der weissen Substanz des Subiculus stammende perforirende sphenio-ammonische Fasern; a, Axencylinder der Zellen mit kurzem Axencylinder; c, Axencylinder, welche im Präsubiculum entsprungen sind und in die sphenio-ammonische Commissuralbahn einmünden.

mit dickem Radiärschaft und einem absteigenden, sich alsbald verzweigenden Fortsatz. Der Axencylinder, bei der Mehrzahl absteigend, lässt sich bis

in die weisse Substanz verfolgen. Nicht selten trifft man die Spindelzellen mit aufsteigendem Axencylinder und die Golgischen Sternzellen.

Schicht der dreieckigen und Spindelzellen. — Es befinden sich in ihr zahlreiche spindelförmige, dreieckige, eiförmige oder pyramidale Zellen, meist von mittlerer oder geringer Grösse und mit einem absteigenden Axencylinder versehen, der sich in eine Faser der weissen Substanz fortsetzt. Die Bifurcationen sind sehr zahlreich. Einige Spindel- oder dreieckige Zellen, ohne langen Radiärschaft, senden ihren Axencylinder in die höheren Schichten.

Beim Kaninchen und der Maus lässt sich diese tiefe Schicht wegen ihrer geringen Ausdehnung leicht analysiren; sie zeigt zwei Unterschichten: die äussere (Fig. 29, 5), schmal und fast ausschliesslich mit grossen sphärischen oder pyramidalen Zellen bevölkert, mit aufsteigendem, in die erste Schicht ziehendem Axencylinder; die innere, breitere, von den Bündeln der weissen Substanz durchquerte, mit birnenförmigen, dreieckigen oder eiförmigen viel kleineren Zellen mit theils langem in eine Faser der weissen Substanz sich fortsetzendem, theils aufsteigendem Axencylinder (Fig. 29, 6). Die äussere Unterschicht erscheint in gewissen präsubicularen Gegenden an einigen Punkten unterbrochen und ohne deutliche Differenzirung.

Weisse Substanz. — Beim Menschen erreicht diese Formation eine enorme Dicke, indem sie sich von der Nachbarschaft des Ventrikels bis in die fünfte Schicht und darüber hinauserstreckt. In Golgi-Präparaten von einem 15tägigen Kinde — einer Zeit, in welcher die präsubiculäre weisse Substanz noch kein Mark besitzt, — steigen die Faserbündel bis in die dritte Schicht und nehmen die ganze vierte und fünfte ein. Dieser Faserreichthum, welcher in Form und Anordnung der einzelnen Schichten bedeutende topographische Verschiedenheiten erzeugt, macht den Versuch, Ursprung, Verlauf und Endigung der exogenen Fasern festzustellen, illusorisch und erschwert nicht wenig die Verfolgung der endogenen Fasern.

Infolge dieser Schwierigkeiten musste ich auf jene kleinen Säugethiere zurückgreifen, bei welchen sich die weisse Substanz auf ein Minimum reducirt zeigt, wie bei Maus, Meerschweinchen und Kaninchen. Bei diesen Thieren beobachtet man leicht, dass die präsubiculäre weisse Substanz wie die des Subiculum zwei Fasergebilde besitzt: ein tiefes,

subventriculäres, aus feinen Fasern (Fig. 41 *G*) bestehend, welches, wie sagittale und frontale Serienschritte zeigen, sich in das dorsale Psalterium fortsetzt, und ein oberflächliches, unter der präsubicularen Rinde, von dicken Fasern dargestellt, welche zu Bündelchen angeordnet sind, die in Sagittalschnitten schräg oder quer geschnitten erscheinen (Fig. 30, *E* und 41, *e*).

Die jene oberflächliche Schicht der weissen Substanz bildenden Fasern sind dreierlei Art: 1. Einige stellen die Fortsetzung der Axencylinder der präsubicularen Rinde dar, eine Fortsetzung, welche häufig unter Bifurcation in einen dicken und dünnen Ast stattfindet. In den Sagittalschnitten des Gehirns der viertägigen Maus habe ich einige Mal beobachtet, dass einer der Aeste, gewöhnlich der dickere, definitiv nach innen und vorn zieht (nachdem er einen aufsteigenden Verlauf durch die hier in Rede stehende Schicht genommen) und in die sphenosammische Commissuralbahn eintritt. Diese Fortsetzung ist besonders in den seitlicheren Sagittalschnitten deutlich erkennbar (Fig. 31). 2. Zahlreiche verzweigte Fasern, welche aus der weissen Substanz kommen und sich in den früher beschriebenen dichten Plexus fortsetzen. 3. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass aus der erwähnten Schicht dicker Fasern Collateralen hervortreten, welche sich in der präsubicularen Rinde verzweigen und welche ebensowohl aus endogenen wie aus exogenen Fasern stammen können.

Die vorstehenden Ausführungen über die Structur der Subicular- und Präsubicularrinde machen die Annahme höchst wahrscheinlich, dass diese Sphenoidalgebiete keine Bedeutung für die Funktion des Riechens haben. Sie scheinen aus der äusseren Wurzel keine Fasern zu empfangen noch mit der unteren sphenoidalen Riechrinde, dem Sitz der Ausbreitung der direkten Riechfasern, wesentliche Verbindungen zu haben. Jedoch ist die Frage, ob diese Regionen olfactive sind oder nicht, noch ungelöst; sie erfordert noch eingehendere Untersuchungen.

Capitel IV.

AUS DER UNTEREN SPHENOIDALRINDE STAMMENDE BAHNEN.

Die untere Sphenoidal- oder Riechrinde besitzt wie alle Sinnesphären drei centrifugale Bahnen: 1. eine commissurale Bahn, mittelst welcher sie mit der homonymen Rinde der anderen Seite in Verbindung tritt; 2. eine Projectionsbahn, welche nach Kreuzung des Corpus striatum und nachdem sie im Pyramidensystem abwärts gezogen ist, in den motorischen Centren des Bulbus und der Medulla spinalis endet; 3. eine innere Associationsbahn, welche hauptsächlich die vorderen Theile der Sphenoidalrinde mit den hinteren verbindet. Von den dem Präsubiculum entsprossenen Bahnen wird bei den exogenen Bahnen des Ammonshorns die Rede sein.

Vordere Commissur. — Es besteht seit den bedeutenden Arbeiten von Ganser³⁰⁾ und Gudden und ihren Bestätigungen durch Edinger, Kölliker, Elliot Smith, Löwenthal, Probst und Anderen allgemein die Ansicht, dass diese Commissur ein Verbindungssystem der symmetrischen Theile der Rinde des Rhinencephalon, d. h. des Bulbus olfactorius, des Lobulus pyriformis, der Amygdala und der subradiculären Gegend der unteren Seite des Stirnlappens, darstelle. Die alte Ansicht von Meynert, welcher diese Bahn für ein gemischtes System von Commissuren- und gekreuzten Fasern hielt, mittelst deren sich der Bulbus olfactorius der einen Seite mit der entgegengesetzten Hemisphäre verbinden sollte, ist heute mit Recht verlassen.

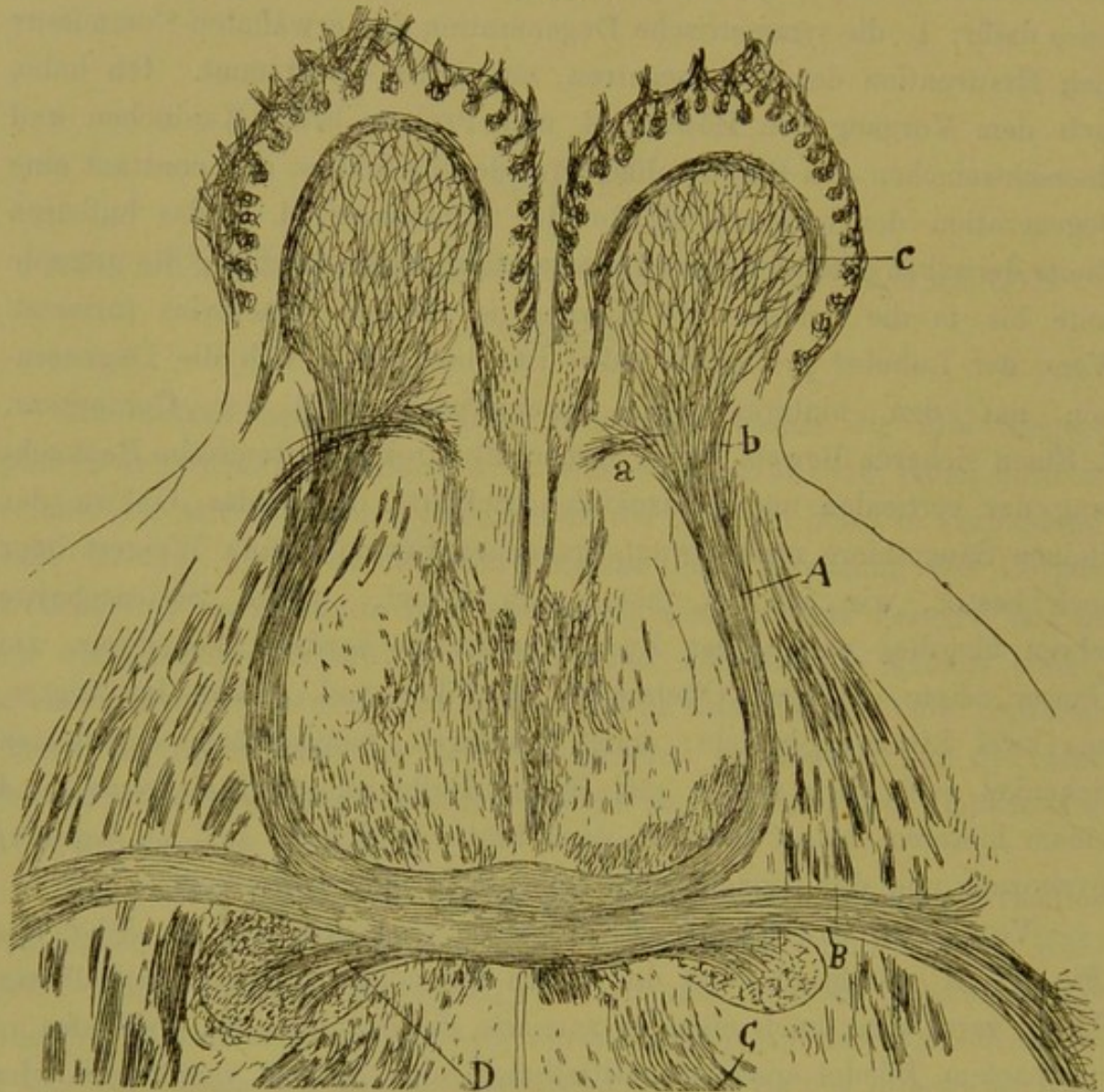
Der Beweise für den interolfactiven Charakter der vorderen Commissur existiren so viele und so sichere, dass wir sie nicht näher auf-

zuzählen brauchen. Abgesehen davon, dass diese Commissur bei den Thieren mit besonders entwickeltem Geruchssinn (Maulwurf, Hund, Kaninchen, Maus etc.) einen grossen Umfang erreicht, hingegen bei mikroskopischen Thieren sehr klein ist, giebt es zwei entscheidende Beweise dafür: 1. die symmetrische Degeneration der erwähnten Commissur nach Exstirpation der Nervencentren, aus denen sie stammt. Ich habe, nach dem Vorgang von Löwenthal und Probst, beim Kaninchen und Meerschweinchen den Bulbus olfactorius durchschnitten und constant eine Degeneration der vorderen Hälfte der Commissur, d. h. des bulbären Theils derselben gefunden, eine Degeneration, welche sich auf die gesunde Seite bis in die Schicht der Körner des Bulbus olfactorius fortsetzt. Wenn der Lobulus pyriformis lädirt ist, beschränkt sich die Degeneration auf den hinteren oder sphenoidalen Theil der Commissur. 2. Einen sicheren Beweis liefert ferner die direkte anatomische Beobachtung der verticalen und horizontalen Schnitte durch das Gehirn der kleinen Säugethiere nach voraufgegangener Färbung nach Weigert oder noch besser, wie ich es that, nach Golgi. Diese Serienschnitte lehren überdies ohne jeden Zweifel, dass die vordere Commissur, wie Ganser zeigte, Edinger, Obersteiner, Kölliker und andere bestätigten, aus zwei Strängen besteht: einem vorderen, hufeisenförmigen, dessen Schenkel nach vorn ziehen und in die Bulbi olfactorii eintreten, und einem hinteren, dessen Schäfte, nach hinten gerichtet, sich im Lobulus pyriformis und der benachbarten Sphenoidalrinde verlieren.

Vorderer (bulbärer) Theil der Commissur. — Wie aus Fig. 32, A ersichtlich, sind die Fasern des vorderen oder interbulbären Theils zart, wenn auch nicht so zart wie die des hinteren, verlaufen in compactem Bündel quer zur Mittellinie, ohne sich zu verzweigen oder die Richtung zu ändern; in der Nähe des Corpus striatum angelangt, nicht weit von der grossen Olfactoriusprojectionsbahn, krümmen sie sich, wenden sich dorsoventral und erreichen den Lobulus frontalis. Im Niveau des Kopfes des Corpus striatum theilt sich das Bündel fächerförmig in drei Hauptstrahlungen: die äussere oder dicke für die seitliche und untere Hälfte des Bulbus und des Pedunculus desselben, die mittlere für den inneren Sector des Bulbus und die innere, welche direkt nach innen zieht, einen Bogen mit nach hinten gerichteter Con-

cavität beschreibt und sich in der oberen Bulbärgend, sowie in der grauen Rindensubstanz der oberen Ebene des Pedunculus olfactorius

Fig. 32.



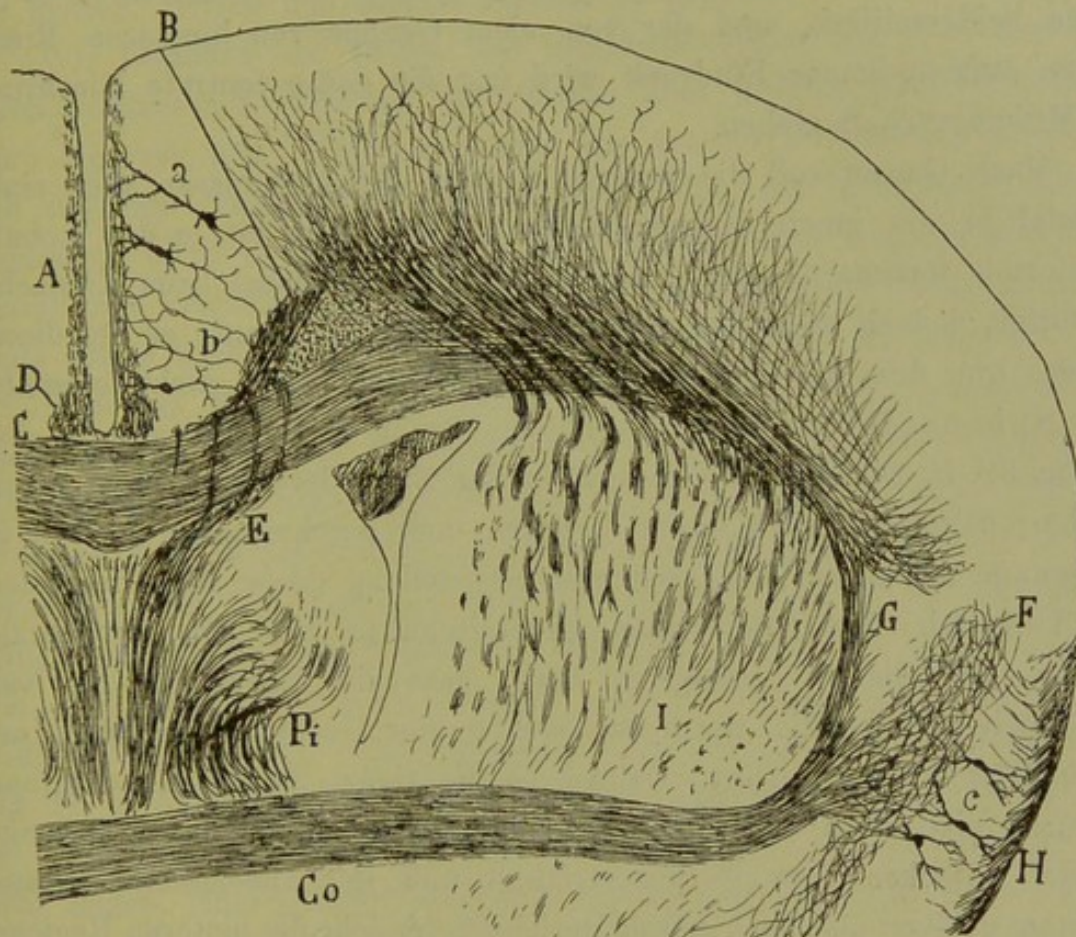
Horizontalschnitt des Encephalons der neugeborenen Maus. Vordere Commissur und Bulbi olfactorii.

A, vordere Portion der Commissur; *B*, hintere oder sphenoidale Portion; *C*, vordere Pfeiler des Trigonus; *D*, in die Projectionsbahn der Sphenoidalrinde einverleibtes Bündel; *a*, oberes Endbündel der Commissur; *b*, Haupt- oder äusseres Bündel; *c*, Geflecht von Commissurenfasern in der inneren plexiformen Schicht.

verliert. Auf ihrem langen Verlauf senden die Fasern des vorderen Stranges der Commissur ausserordentlich wenige verticale Collateralen aus; ihr Endziel ist unbekannt. Erst wenn sie an die Körnerschicht

gelangen, beginnen die Verzweigungen und Dichotomien. Da nun, um es zusammenzufassen, in Uebereinstimmung mit dem in früheren Capiteln Gesagten, die vordere oder bulbäre Portion der Commissur aus olfactiven Neuronen zweiter Ordnung, d. h. aus direkten, in den

Fig. 33.



Frontalschnitt durch das Gehirn der viertägigen Maus.

A, Cortex interhemisphaericus; B, Cingulum; C, Corpus callosum; D, Stria interna; E, Fornix longus; F, Plexus von Collateralen des Cortex interhemisphaericus; G, aufsteigende Verlängerung der vorderen Commissur; H, Fasern der äusseren Olfactoriuswurzel; Co, vordere Commissur, Pi, vorderer Pfeiler des Trigonums.

Büschelzellen der einen Seite entsprungenen Axencylindern besteht, welche sich an den Körnern der entgegengesetzten verzweigen, und da diese den contralateralen Impuls genannter Fasern auf die Mitral- und Büschelzellen verbreiten, so ergibt sich daraus, dass jeder von dem Bulbus der einen Seite aufgenommene Riechreiz sich in zwei Ströme

spaltet: einen direkten, welcher durch die gleichseitige äussere Wurzel zieht und in die limbische Rinde seiner Seite sich ergiesst, und einen indirekten, welcher durch die vordere Commissur zieht, sich in den Mitralzellen und Büschelzellen der entgegengesetzten Seite verbreitet und auf diesem Umweg auf die Sphenoidalrinde dieser Seite sich überträgt. Auf diese Weise verwandelt sich der einseitige Reiz in einen beiderseitigen, und der von einer Gruppe von bipolaren Riechzellen aufgenommene Eindruck wird fast die ganze centrale Riechrinde in Mitleidenschaft ziehen.

Nach Ganser soll die vordere Portion der Commissur auch einige Bündel in die innere Kapsel senden, welche sich bis in den Lobulus pyriformis fortsetzen sollen. Kölliker hat dieses Bündel beim Kaninchen bestätigt, jedoch nicht bei der Maus. Auch ich konnte es bei diesem Thier, von dem die Fig. 32 und 33 entnommen sind, nicht feststellen.

Sphenoidaler Theil. — Dieser Strang der Commissur ist auch in Fig. 32, *B*, zu sehen, wo er sich in der Nähe der Mitte, dicht an der Bulbärportion, zwischen dieser und den quer geschnittenen Pfeilern des Trigonums befindet. Zur genaueren Feststellung dieser Bahn ist jedoch ein Vergleich der Quer- oder Frontalschnitte mit den horizontalen nöthig. Bei diesen beobachtet man, dass der Strang in der Nähe der Rinde des Lobulus pyriformis sich in eine Unzahl fächerförmig ausstrahlender Fasern auflöst, welche in die tiefen Schichten der grauen Substanz eindringen und dort einen dichten Plexus bilden. Ein langes Bündel, zwischen dem Corpus striatum und der sphenoidalen grauen Substanz gelegen und nach hinten gerichtet, versieht die hinteren Regionen des genannten Lobulus mit Commissuralfasern. In dem Frontalschnitt Fig. 33, *G*, zeigt sich uns eine neue Commissurenstrahlung. Man sieht hier nicht das dicke nach hinten gerichtete Bündel, sondern ein starkes bogenförmiges, aufsteigendes, welches Fasern für die obere Region der Riechrinde liefert und welches, oben angelangt und erheblich dünner geworden, die Axencylinder, welche ihm noch bleiben, den seitlichen horizontalen Bündeln des Corpus callosum einverleibt. Es ist daher sehr leicht möglich, dass die vordere Commissur Fasern nicht nur aus der Riechgegend des Lobulus frontalis, sondern auch aus der oberen oder seitlichen Gegend desselben aufnimmt; auf diese Weise bilden die

äussersten Enden des Corpus callosum und der Commissur in der weissen Rindensubstanz ein continuirliches Ganzes.

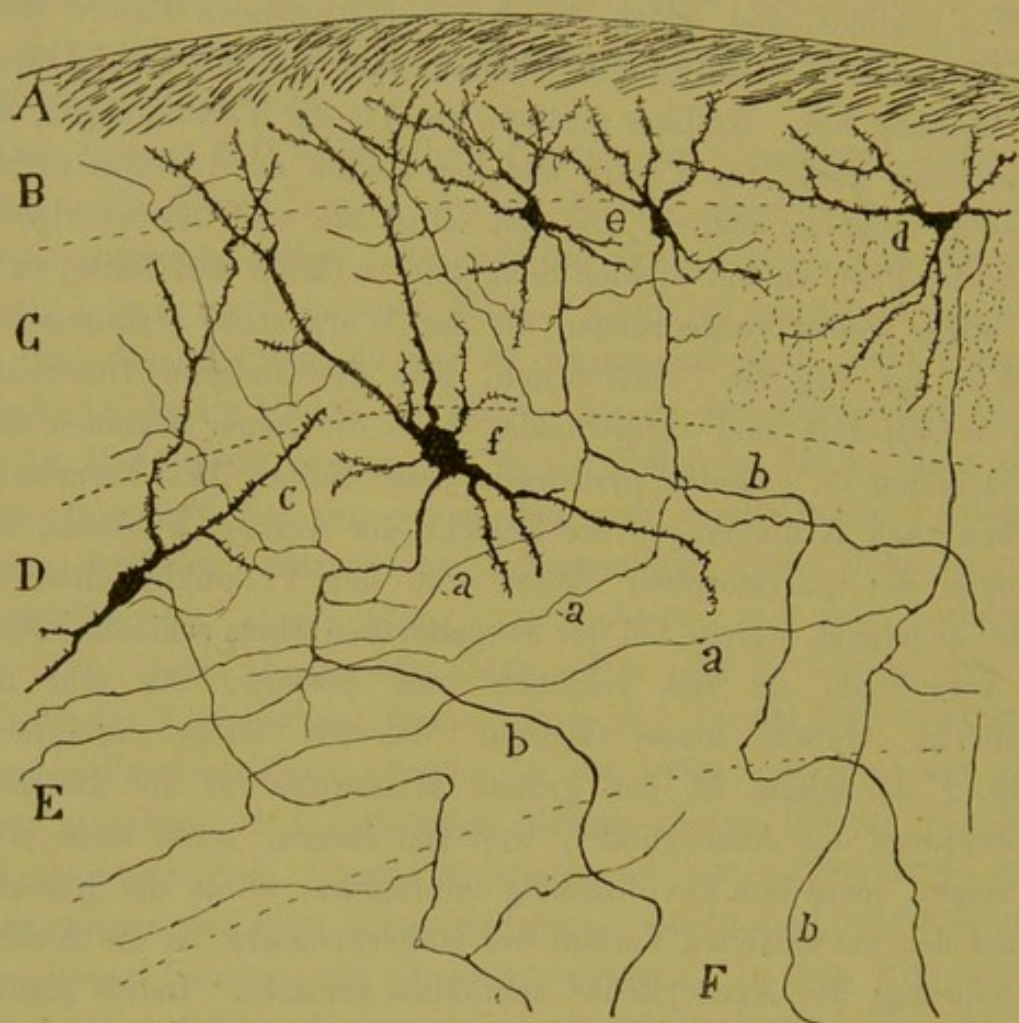
Ausser diesem aufsteigenden Strang beobachtet man in Fig. 33, *F* auch, dass das Gros der Fasern der Sphenoidalportion der Commissur strahlenförmig in die ihm gegenüberliegende Rinde eintritt und sich in der dritten, vierten und fünften Schicht vertheilt.

Wie beginnen und enden die fronto-sphenoidalen Fasern der vorderen Commissur? Das ist ein Thema, über welches kein Autor eine klare Meinung hat. Kölliker gesteht, die Art der Verbindungen, welche sich zwischen genannten Fasern und den Zellen des Lobulus pyriformis etablieren, nicht zu kennen, und ich selbst bin nach hartnäckigen Versuchen, das Problem bei kleinen Säugethieren (Maus und Ratte) zu lösen, kaum etwas weiter vorgedrungen als der Würzburger Histologe.

Wie aus Fig. 33, *c* ersichtlich, sind die hinteren Commissurenfasern centripetale und centrifugale, d. h. die einen beginnen und die anderen enden im Lobulus pyriformis jeder Seite. Die Terminalfasern erreichen nach Krümmungen die Schicht der weissen Substanz, und in derjenigen der polymorphen Zellen und der Pyramidenzellen (dritte Schicht) angelangt, welche bei der neugeborenen Maus schlecht entwickelt sind, verzweigen sie sich reichlich und erzeugen ein sehr dichtes Endgeflecht. Gerade dieses Geflecht, das wir etwas vereinfacht in Fig. 33, *F* darstellen, ist das grösste Hinderniss für die Bestimmung des Ursprungs der Axencylinder, weil fast immer, wenn diese sich gefärbt zeigen, jenes sich unvollständig imprägnirt; durch die Reichhaltigkeit und den verwickelten Verlauf der Geflechtfasern ist die Auffindung des Ursprungs der Axencylinder unmöglich gemacht. Indess glaube ich in einzelnen Fällen gesehen zu haben, dass die Commissurenfasern nichts anderes als lange, untere, aus dem Axencylinder der Zellen des Lobulus pyriformis stammende Collateralen sind. In Fig. 34, *d*, *e*, *f*, sind verschiedene Zellen dargestellt, deren Axencylinder nach hinten zieht und in den Stabkranz eintritt, während eine Collaterale sich nach oben wendet bis in die Ebene des Eintritts der vorderen Commissur. Beim Studium der Sphenoidalrinde des Menschen und der Katze habe ich auch bemerkt, dass viele der in dieser Gegend entsprungenen Axencylinder in das Niveau der weissen Substanz eine oder zwei dünne Collateralen aus-

senden, welche sehr wohl in die vordere Commissur eintreten könnten; dieses Verhältnis ist sogar bei der Maus ganz gewöhnlich, wo man sie bei fast allen Zellen, einschliesslich der oberflächlichen polymorphen, beobachtet. Aus allen diesen Gründen neige ich zu der Annahme, dass die

Fig. 34.



Stück aus einem Frontalschnitt der frontalen Riechrinde (einige Tage alte Maus).

A, Riechfasern; B, plexiforme Schicht; C, grosse, polymorphe Zellen; D, Schicht der Pyramiden- und Spindelzellen; E, weisse Substanz.

Commissuralfasern der Sphenoidalrinde in ihrer Mehrzahl lange Collateralen der Zellen des Lobulus pyriformis darstellen, und speciell der Frontalgegend desselben. Damit wollen wir die Beteiligung von direkten Axencylindern mittelgrosser Zellen nicht ausschliessen; dieselbe beobachtet man im Lobulus olfactivus und in gewissen Gegenden des

Pedunculus bulbaris (siehe Fig. 11, *a*), und es wäre nichts Ausserordentliches, wenn sie auch in der Region des Lobulus pyriformis existirte. Uebrigens ist die Existenz von im Lobulus pyriformis verzweigten und wahrscheinlich mit der Commissur in Verbindung stehenden zuleitenden Fasern schon von Kölliker angegeben.

Neben den beschriebenen Verbindungen empfängt der hintere Ast der Commissur ein wichtiges Bündel aus der Projections- oder centrifugalen Bahn des Lobulus sphenoidalis, eine bei den Nagethieren ausserordentlich starke Bahn, welche die Autoren unter den Namen Stria cornea, Thaenia semicircularis etc. kennen.

Wie man in den Fig. 32, *D* und 35, *B* bemerkt, trennt sich von dieser starken Projectionsbahn im Moment, wo sie sich der äusseren Seite des Septum pellucidum nähert und hinter der vorderen Commissur verläuft, eine Gruppe von Fasern, genauer die dorsalen und oberen, und tritt in das Commissurensystem ein. Es ist sehr leicht möglich, dass diese Fasern zweierlei Art sind: centripetale und centrifugale, und dass durch ihre Vermittlung eine Verbindung zwischen den tiefen und hinteren Portionen der beiderseitigen Lobuli sphenoidales stattfindet. Das erwähnte Bündel, schon von Kölliker genau beschrieben, könnte man als hinteren Arm der Commissur bezeichnen. Sein Lageverhältniss zu den beiden anderen geht aus Fig. 32, *D* deutlich hervor. Von dem Ursprung der Thaenia und den Ansichten Köllikers über ihre Bedeutung werden wir später sprechen.

Beim Menschen erkennt man die vordere Commissur weniger deutlich als bei den Thieren. Doch ist anzunehmen — und die Untersuchungen von Meynert, Henle, Déjerine, Brissaud, Edinger und Anderen scheinen es zu beweisen —, dass der Bauplan im Wesentlichen mit dem der makrosmatischen Wirbelthiere übereinstimmt. Man sieht in ihr die beiden, vorderes und hinteres, Bündel ebenfalls; aber die Endverbindungen liessen sich mit Sicherheit nicht feststellen wegen der Schwierigkeit, dabei die directen anatomischen Methoden anzuwenden, und namentlich wegen der ausserordentlichen Entfernungen, welche die Verfolgung der Bahnen unmöglich machen. Es ist jedoch nach Querschnitten aus dem menschlichen Gehirn nicht zweifelhaft, dass die genannten Commissuren, wie die der Thiere, nicht allein Verbindungen

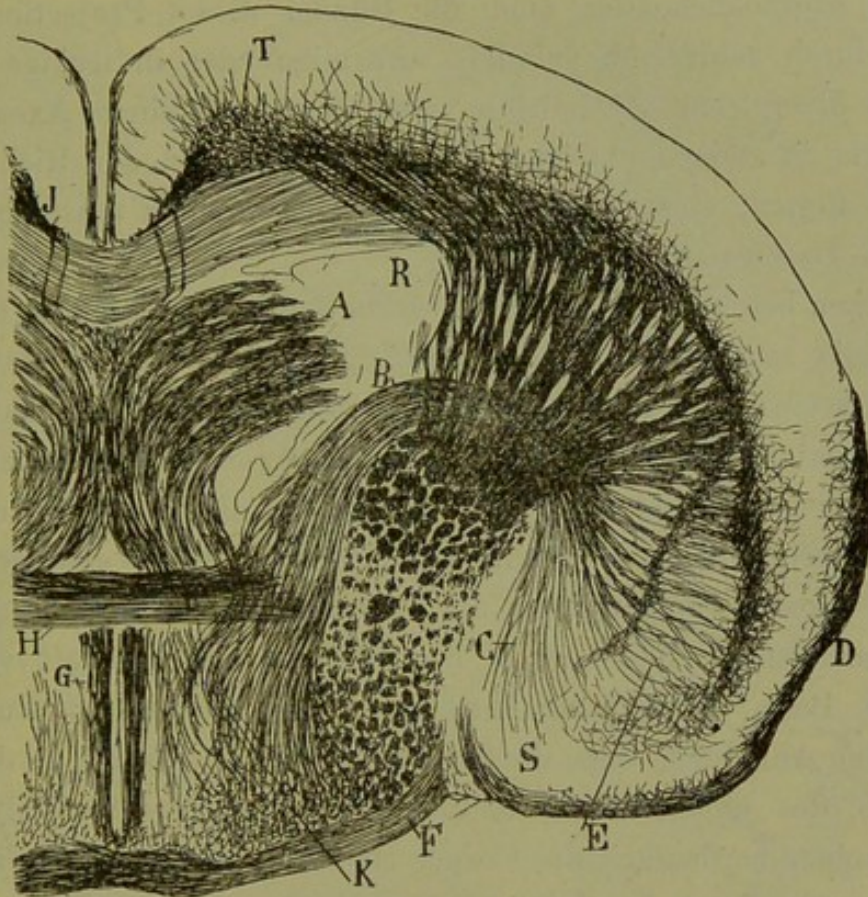
mit der Hippocampuswindung und den frontalen und bulbären Riechregionen, sondern auch mit den Sphenoidalwindungen unterhalten.

Die motorische oder Projectionsbahn der Sphenoidalrinde. — Bekanntlich ziehen von der ganzen Sphenoidalrinde Nervenfasern zum Stabkranz; dieselben concentriren sich zuerst um den Ventrikel, gehen nach vorn, erreichen den Nucleus lenticularis und treten in den Pedunculus cerebri. Die ganze wichtige Bahn bei den gyrencephalen Thieren zu verfolgen, ist sehr schwierig wegen ihres langen und krummlinigen Verlaufs; bei dem Meerschweinchen dagegen und besonders bei der Maus ist es sehr leicht, ihre ganze gewundene Bahn und ihren Eintritt in den Pedunculus zu beobachten.

In Fig. 35, *B* stelle ich einen Frontalschnitt aus dem Gehirn einer wenige Tage alten Maus dar, in dem der gesammte Verlauf der erwähnten Bahn zu Tage tritt. In Wirklichkeit ist es unmöglich, in einem einzigen dünnen Schnitt das ganze olfactive Projectionsbündel zu sehen; jedoch lässt sich dies leicht erreichen in einem sehr dicken, durchscheinenden Frontalschnitt, der etwas schräg von vorn nach hinten gehen muss. Man bemerkt, dass dieser Strang sowohl aus der äusseren und mittleren Sphenoidalrinde, d. h. aus der unter der Ausbreitung der äusseren Olfactoriuswurzel gelegenen, wie aus der inneren Gegend oder dem Nucleus amygdalinus hervorgeht. Von allen diesen Stellen ziehen die Fasern nach oben und vorn, kreuzen, zu dünnen Bündeln angeordnet, die grauen Kerne des Nucleus lenticularis des Corpus striatum, um endlich sich zu einem starken, compacten Strang zu vereinigen, welcher sich oberhalb der dicken Bündel der motorischen Bahn findet (Fig. 35, *B*). Von hier verläuft er nach innen, einen nach unten offenen Bogen beschreibend und unterhalb des Epithels des Ventrikels Platz nehmend; danach zieht er nach innen von den Bündeln des Pedunculus cerebri und nach aussen vom Septum pellucidum, welches an dieser Stelle vom Knie des Fornix eingenommen wird, kreuzt hierauf von hinten die sphenoidale Portion der Commissur, zu welcher er, wie schon erwähnt, ein Bündel feiner Fasern sendet, und gelangt endlich, sich fächerförmig ausbreitend, in die suprachiasmatische weisse Substanz, um sich von vorn nach hinten zu wenden und sich der grossen Peduncularformation anzuschliessen, innerhalb deren sie das innere und untere Feld

einnimmt. Einige seiner absteigenden, mehr nach innen gelegenen Bündel trennen sich von dem Hauptstrang und vermischen sich mit der absteigenden Bahn des Septums (Fig. 35), welche genau in dieselbe Stelle des

Fig. 35.



Frontalschnitt durch das Gehirn der viertägigen Maus. (Der Schnitt ist so dick, dass er drei gewöhnlichen Schnitten entspricht.)

A, Pfeiler des Trigonum; B, projective Riechbahn; C, Ursprung dieser Bahn in der Sphenoidalrinde; D, sphenoidale Riechrinde; E, Nucleus lenticularis des Corpus striatum; F, Tractus opticus; G, mittlere Strahlung des Septum; H, vordere Commissur; J, Cingulum; K, projective Riechbahn R, Nucleus caudatus des Corpus striatum; T, bogenförmiges oder oberes longitudinales Bündel des Gehirns.

Pedunculus cerebri einmündet, welche für den olfactiven Projectionsstrang bestimmt ist.

Auf diesem sehr langen Verlauf giebt die erwähnte olfactiv Bahn keine Collateralen ab; wenn sie existiren, so gewiss nicht bei der acht-tägigen Maus. Dagegen habe ich im Nucleus lenticularis bifurcirte

Fasern gesehen, welche aus dem unteren Theil dieser Bahn kamen und in der Riechrinde sich zu verzweigen und zu enden schienen. Wegen ihres labyrinthischen Verlaufs, den sie in der tiefen Zone dieser Rinde einschlugen, liessen sich die Aeste nicht bis zur Endverzweigung verfolgen. Im End- oder absteigenden Theil, d. h. während ihres Verlaufs durch die Regio suprachiasmatica sind die Bündel dieses Projectionssystems getrennt durch zahlreiche spindel-, eiförmige oder dreieckige Nervenzellen, mit divergirenden Dendriten versehen und mit einem Axencylinder, der abwärts zu steigen und sich dem Pedunculus, in der Richtung von vorn nach hinten, einzuverleiben schien. Diese Zellen entsprechen vielleicht dem Basalganglion Gansers.

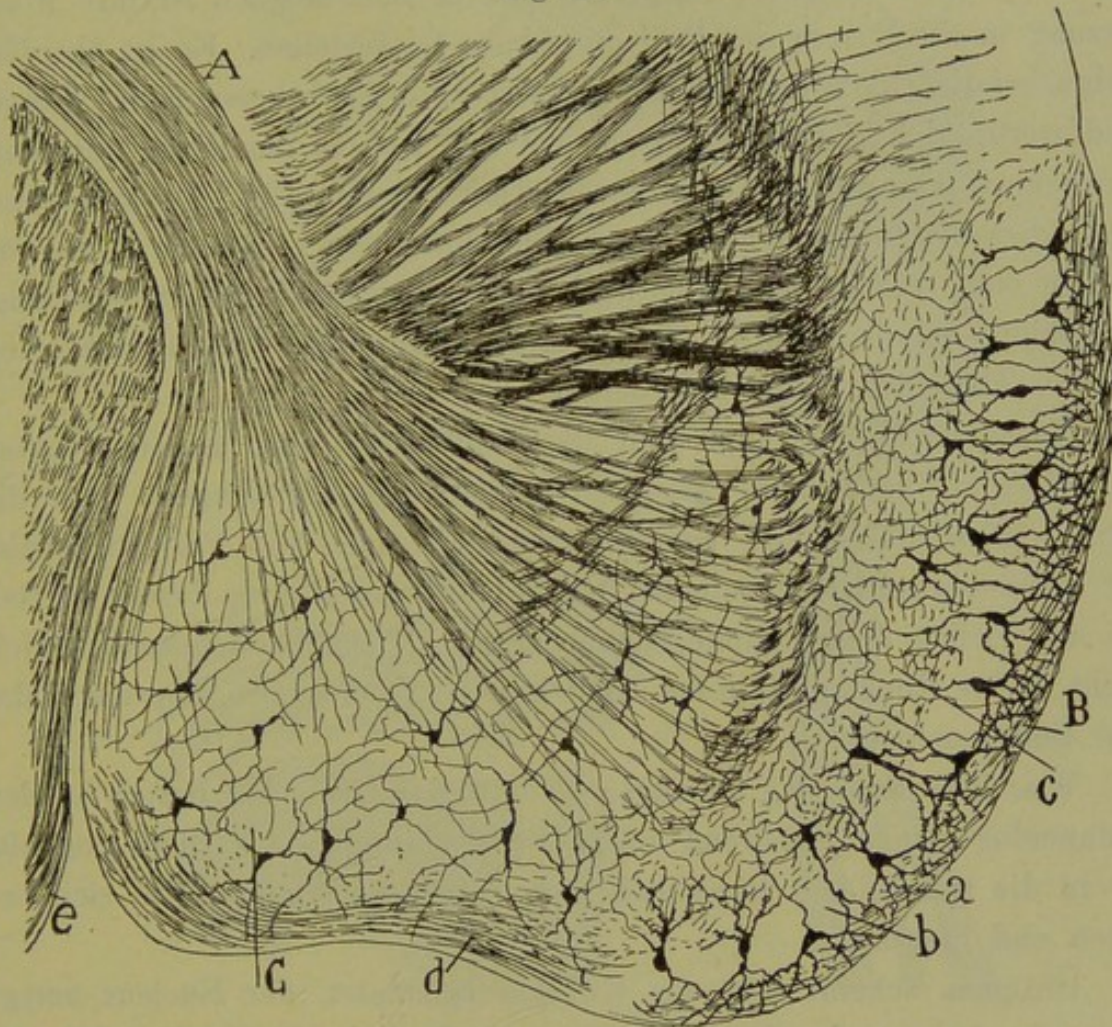
Die eben beschriebene Bahn ist nichts Anderes als die Stria cornea oder Thaenia semicircularis des menschlichen Gehirns, ein Strang von weisser Substanz, welcher oberflächlich zwischen dem Corpus striatum und dem Thalamus opticus auf dem Boden des Seitenventrikels verläuft. Über den Ursprung und die Endigung dieser Bahn herrscht grosse Ungewissheit infolge der Unmöglichkeit, mittelst der Weigertschen Methode bei grossen Säugethieren die thatsächlichen Verbindungen ihrer Fasern anzutreffen. Kölliker³¹⁾, der hierauf viel Sorgfalt verwendet und diese Bahn beim Kaninchen an Weigertpräparaten studirt hat, neigt zu der Annahme, dass die Stria ihren Hauptursprung in der Rinde der Spitze des unteren Ventrikelhorns hat, im Nucleus amygdalinus und im Nucleus lenticularis des Corpus striatum, und seine Endigung vor dem Chiasma opticum in einem grauen Herd, den er mit dem Basalganglion Gansers identificirt.

Eine gleiche Untersuchung hat Honegger³²⁾ ausgeführt, welcher ebenfalls das Vorhandensein von Verbindungen zwischen genannter Bahn und der Vormauer, dem vorderen Pfeiler des Trigonums und dem Thalamus opticus vermuthete. Nach Déjerine³³⁾ repräsentirt die Thaenia eine Riechbahn dritter Ordnung, in welcher aus der Amygdala stammende und in der Riechrinde endende Fasern figuriren, und Bahnen, welche in dem Spatium perforatum anterius und dem Septum pellucidum entspringen und deren Endverzweigungen sich in der Amygdala finden.

In Fig. 36 ist der Verlauf der Fasern der erwähnten Bahn im Linsenkern und Nucleus amygdalinus der 15tägigen Maus dargestellt.

Man beobachtet, dass die grosse Mehrzahl der Fasern nicht subventriculär, wie Kölliker es zeichnet, sondern quer durch den Linsenkern verläuft, um sich nach aussen zu wenden und zu dem tiefen, sehr compli-

Fig. 36.



Frontalschnitt durch die Sphenoidalrinde der 15tägigen Maus.

A, Projektionsbahn der Sphenoidalrinde; B, Riechrinde; C, Nucleus amygdalae; a, Schicht der Riechfasern; b, Schicht der grossen polymorphen Zellen; c, Plexus der tiefen Schichten; d, Tangentialbündel der Amygdala; e, Tractus opticus.

cirten Plexus der sphenoidalen Riechrinde zu gelangen; in letzteren treten nach vielen Windungen die Axencylinder der Zellen dieser Rindengegend. Der Nucleus amygdalinus empfängt positiv Fasern, jedoch war es bis jetzt unmöglich, den Verlauf derselben bis zu den Axencylindern der Zellen dieses Herdes zu verfolgen. Ich glaube, dass die Mehrzahl

der Zellen des Nucleus amygdalinus, wie die des Linsenkerns, solche mit kurzem Axencylinder sind, welcher sich in ausgedehnten freien Verzweigungen auflöst. Auch bei den grösseren Zellen dieser Kerne pflegt der Axencylinder in kurzer Entfernung sich zu spalten; der Verlauf der Aeste ist so lang und complicirt, dass es nicht möglich ist, ihre Fortsetzung in die Fasern der Projectionsbahn festzustellen. Es ist überdies wahrscheinlich, dass die für den Nucleus amygdalae bestimmten Fasern Endfasern, nicht Ursprungsfasern sind und sich in der Rinde desselben verzweigen, aus welcher eine bogenförmige Bahn (Fig. 36, *d*) hervorgeht; dieselbe begrenzt nach unten und innen den genannten Kern und biegt sich, wie ich in weiter nach vorn gelegenen Schnitten der Sphenoidalrinde gesehen habe, in die grosse Bahn oder den inneren und unteren Theil des Pedunculus cerebri.

Zusammenfassend und ohne das Problem in allen seinen Punkten als gelöst zu betrachten, glaube ich behaupten zu können, dass die Stria semicircularis eine gemischte commissurale und Projectionsbahn der sphenoidalen Riechrinde darstellt. Die meisten ihrer Fasern dürften aus den Zellen dieser Rinde stammen, ein kleiner Theil derselben vielleicht in der Rindenportion des Nucleus amygdalae seinen Ursprung (oder sein Ende) nehmen.

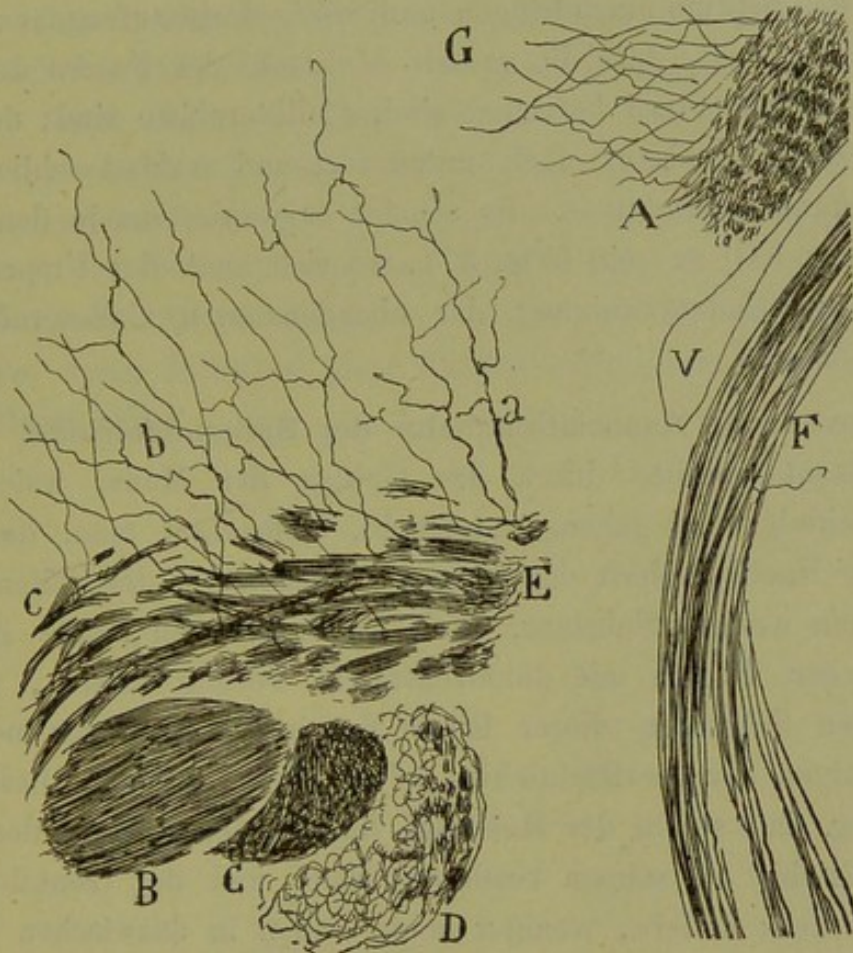
Was ihre Endigung anlangt, so tritt das Gros der Fasern in den Pedunculus cerebri, während einige Bündel durch die vordere Commissur in die sphenoidale Riechrinde der entgegengesetzten Seite sich begeben und hier enden.

Übrigens scheint mir, wie Kölliker behauptet, der Nucleus amygdalae ein Anhang des Corpus striatum und nicht ein Riechcentrum zu sein. In ihn treten nicht direkte Riechfasern ein, da diejenigen der äusseren Wurzel, wie aus Fig. 36, *B* ersichtlich, in der unteren Spitze der Sphenoidalrinde ihr Ziel haben. Ebensowenig ist es in Marchi-Präparaten möglich, den Eintritt von degenerirten Fasern (nach vorausgegangener Durchschneidung des Bulbus und Lobulus olfactorius) in diesen Kern zu beobachten.

Collateralen der Projectionsbahn der Sphenoidalrinde (Thänia semicircularis). — Die genaue Untersuchung der Horizontalschnitte des Septums der Maus und des Kaninchens ergibt das Vorhandensein

einer besonderen Bahn, die meines Wissens bisher von den Autoren nicht erwähnt worden ist. Wie aus Fig. 37, *E*, ersichtlich, theilt sich die Thänia oder sphenoidale Projectionsbahn im Niveau der vorderen Commissur in zwei Stränge: ein hinterer dicker, der hinter dieser trans-

Fig. 37.



Sehr seitlicher Sagittalschnitt durch das Septum der sechstägigen Maus.

A, unterer Rand der Fimbria; *B*, Bulbärtheil der vorderen Commissur; *C*, Sphenoidaltheil der Commissur; *D*, Schnitt durch die Stria cornea; *E*, Bündel der Stria cornea, welches Collateralen zum Septum giebt; *F*, Stria thalami.

versalen Bahn verläuft, Fig. 37, *D*, und ein vorderer zarter, der zuerst oberhalb und bald darauf vor genannter Commissur zieht und nachher abwärts steigt, um sich, wie der Hauptstrang in die grosse olfactive Riechbahn zu begeben, welche in der unteren inneren Portion des Pedunculus cerebri gelegen ist.

Aus dem vorderen oder präcommissuralen Strang treten bei der Kreuzung der seitlichen und unteren Fläche des Septums eine Menge von Collateralen, die in fast rechtem Winkel entspringen, nach oben und vorn ziehen und sich in dem grauen Herd des Septums verzweigen (Fig. 37, *b, a*). Der aufsteigende Ast gleicht wegen seiner Stärke oft einem Bifurcationsast oder sogar einem Endschaft. Obgleich einige Fasern in das Septum einzudringen und völlig darin aufzugehen scheinen, so glaube ich doch, dass die grösste Mehrzahl der Fasern der Thänia, welche für diesen Herd bestimmt sind, Collateraläste sind; der Hauptschaft setzt seinen Lauf nach unten fort und verlässt schliesslich die graue Substanz des Septums. So scheint es wenigstens in den Sagittalschnitten der Fall zu sein (Fig. 37), wo sich auch der Ursprung, Verlauf und die Endverzweigung der obengenannten Collateralen besser feststellen lassen.

Dorsoventrale Associationsbahn der Sphenoidalrinde. — Wenn man Horizontalschnitte durch das Gehirn der Maus, welche durch die Sphenoidalgegend gehen, untersucht, beobachtet man, dass, ausser der in der Nachbarschaft des Corpus striatum und des Seitenventrikels concentrirten weissen Substanz, noch in der grauen Rinde selbst eine Menge dicker Fasern mit dorsoventralem Verlauf existirt, welche in allen grauen Schichten dieser Rinde figuriren ausser der molecularen und derjenigen der oberflächlichen polymorphen Zellen. Diese Bahnen sind so lang, dass sie in der Mehrzahl von der Dorsalspitze des Lobulus sphenoidalis bis zu seinem vorderen Ende und der frontalen Riechgegend reichen; andere, weniger lange enden in dazwischen gelegenen Gebieten. Einige von ihnen ändern unterwegs oft die Richtung und nähern sich der weissen Substanz oder auch der Molecularschicht, ohne jedoch, wie es scheint, die Riechrinde zu verlassen, in der sie sich verzweigen und enden.

Die erwähnten Fasern schienen uns in ihrer Mehrheit Bifurcationsäste von Projectionsaxencylindern der Zellen der Schicht der oberflächlichen und darunter liegenden polymorphen Elemente zu sein. Einige jedoch scheinen wegen ihrer beträchtlichen Dicke directe Axencylinder autochthoner Zellen zu sein.

Uebrigens ist die Existenz von Associationsfasern innerhalb der grauen Substanz, welche durch Bifurcation (bald innerhalb dieser Substanz, bald in der weissen) von Projectionscylindern entstanden sind, keine besondere Eigenthümlichkeit der Riechrinde; ich habe sie als allgemeines Structurmerkmal auch in den übrigen Rindengegenden des Gehirns der Maus, des Kaninchens und des Meerschweinchens gefunden. Ferner glaube ich nach dem Ergebniss meiner letzten Untersuchungen, welche ich gelegentlich veröffentlichen werde, dass die Mehrzahl der Projectionsfasern auf lange Strecken Associationsfasern aussenden und dass ein gut Theil der von den Autoren beim menschlichen Gehirn beschriebenen Associationssysteme nicht directe, oder ausschliesslich zwischen zwei Nervenprovinzen des Gehirns errichtete Bahnen sind, sondern Bündel von Collateralen oder Bifurcationsästen, welche aus den Projectionsfasern entspringen, deren Hauptast, dem Corpus striatum einverleibt, eine motorische Bahn bildet.

Capitel V.

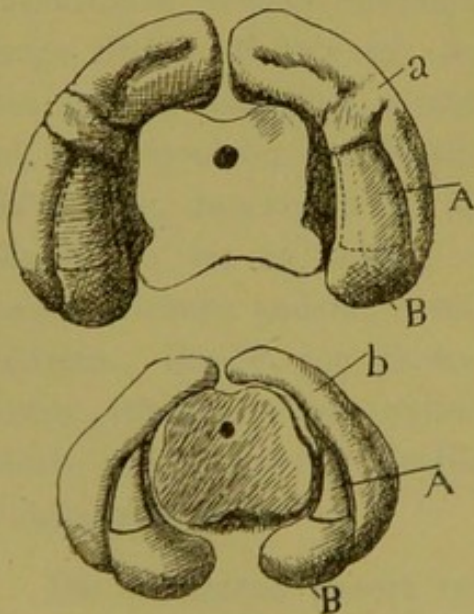
OBERE (ODER SPHENO-OCCIPITALE) RIECHRINDE.

Untersucht man bei Maus, Meerschweinchen, Kaninchen und Katze einen transversalen Schnitt des Lobulus pyriformis, welcher durch den oberen Theil des letzteren nicht weit vom Lobulus occipitalis geht, so bemerkt man, dass die graue Rinde in Nissl-Präparaten besondere, von denen der unteren Sphenoidalrinde sehr verschiedene Merkmale zeigt. Diese besondere Region des Lobulus pyriformis bezeichne ich als obere

Riechrinde oder spheno-occipitale Riechgegend.

Die Sagittalschnitte zeigen deutlich die obere und untere Grenze dieser Region. In Fig. 39, *B* stellen wir aus dem Gehirn der Katze und bei schwacher Vergrößerung einen dieser für die Beurtheilung der wirklichen Lage des Nucleus occipito-temporalis sehr geeigneten Schnitte dar. Er beginnt, wie man sieht, in der Höhe der sphenoidalen Riechrinde, gegenüber dem oberen Rand des Nucleus lenticularis und endet weiter oben am unteren Rande einer kurzen Querwindung, welche bei diesem Thiere den caudalen Rand des Lobulus occipitalis kreuzt. Die untere Grenze des Gang-

Fig. 38.

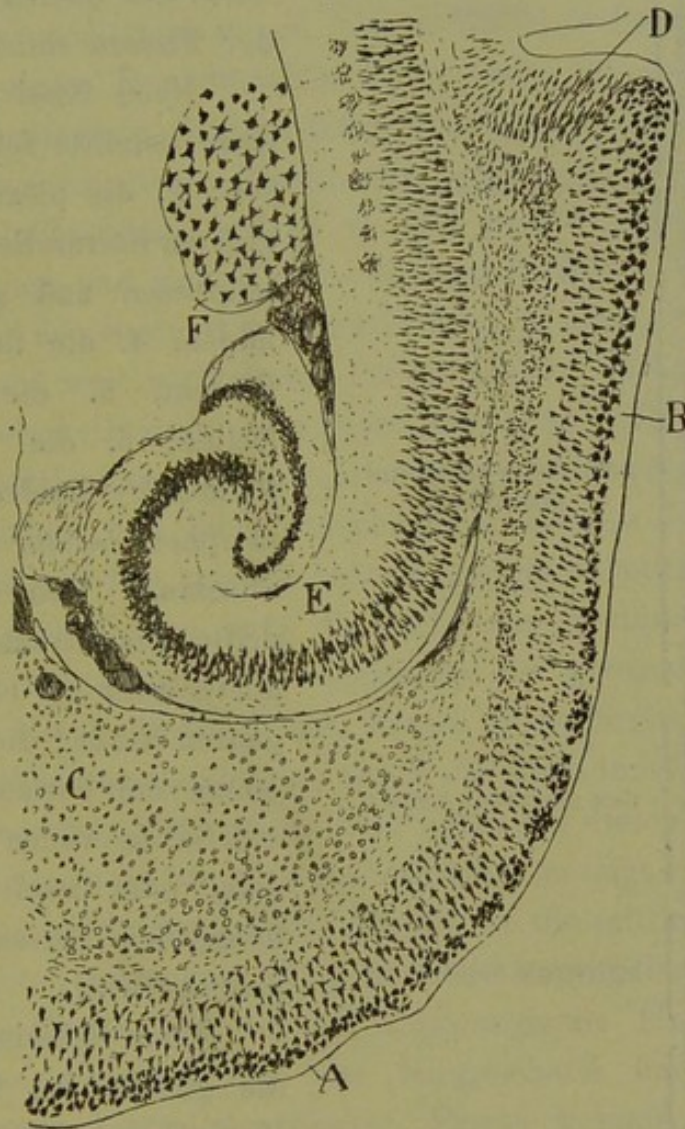


Hinterer Rand der Gehirnhemisphären der Katze und des Kaninchens.

A, Spheno-occipitales Ganglion; *B*, sphenoidales Riechcentrum; *b*, Ganglion der Occipitalspitze.

lions befindet sich an der weissen Substanz des Subiculums, welche sich in der erwähnten Figur längsgeschnitten zeigt. Beim Kaninchen und der Maus ist der obere Rand makroskopisch nicht so deutlich wie bei

Fig. 39.

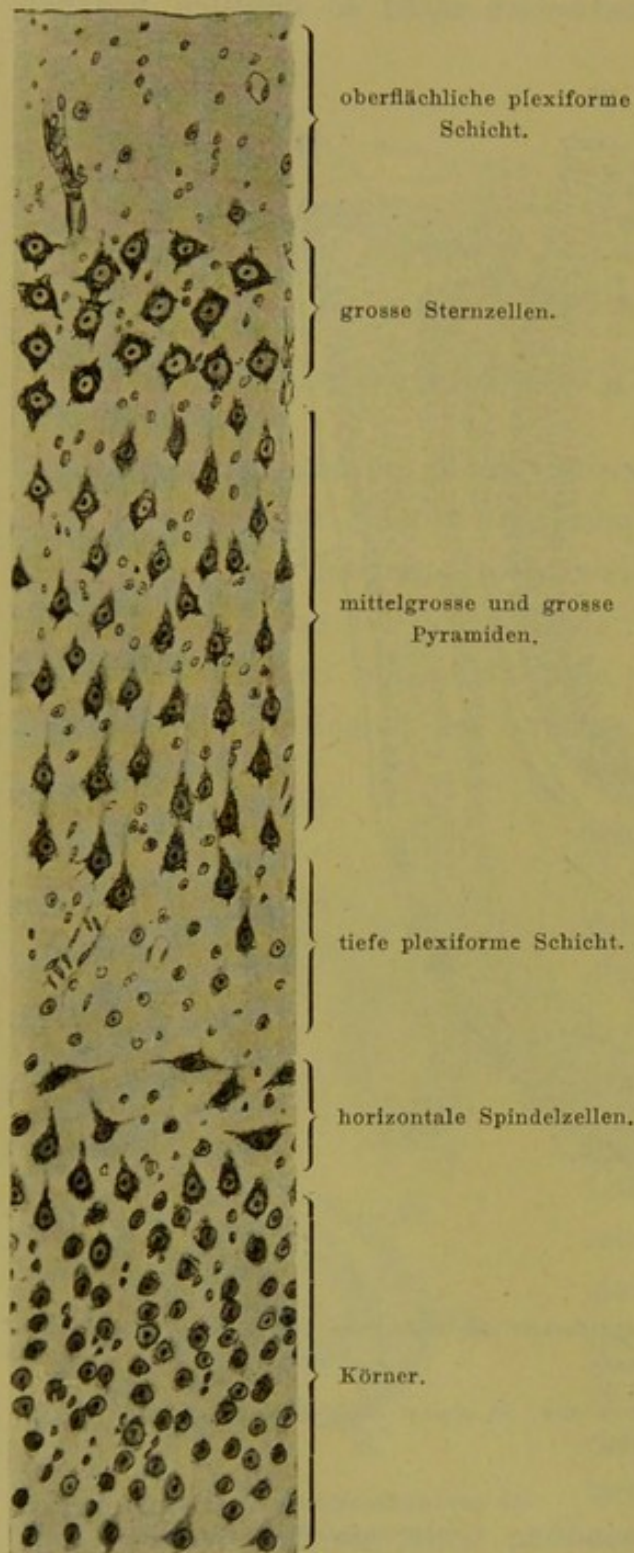


Centraler Sagittalschnitt durch den Lobulus pyriformis der Katze von 1½ Monaten. Nissls Methode.

A, untere sphenoidale Rinde; B, Nucleus spheno-occipitalis; D, oberes Ende dieses Kerns im Niveau der Querwindung; C, Linsenkern; E, Ammonshorn.

der Katze, weil die genannte Querwindung fehlt; sie lässt sich jedoch, wie aus Fig. 38 ersichtlich, in dem Winkel oder der scharfen Spitze feststellen, mit welcher oben der Lobulus pyriformis endet.

Fig. 40.



Querschnitt durch die speno-occipitale Rinde des ausgewachsenen Kaninchens. Nissl-Methode.

Die innere und die äussere seitliche Grenze zeigt sich sehr deutlich in Querschnitten und wird von dem Präsubiculum bzw. der oberen Verlängerung der Fissura rhinalis gebildet.

Nach Nissl gefärbt bieten diese Schnitte folgende Schichten: 1. die plexiforme, 2. die grossen Sternzellen, 3. die mittelgrossen und grossen Pyramiden, 4. die tiefe plexiforme Schicht, 5. die horizontalen Zellen, 6. die Körner oder kleinen Pyramiden, 7. die polymorphen Zellen, 8. die weisse Substanz. Von diesen ist die dritte die dickste, sie bildet allein mehr als ein Drittel der ganzen Rinde; die zarteste diejenige der horizontalen Zellen, welche an vielen Punkten von einer oder zwei unzusammenhängenden Serien von Zellen gebildet wird.

Diese Schichtenbildung ist die gleiche bei Maus, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Hund und Katze.

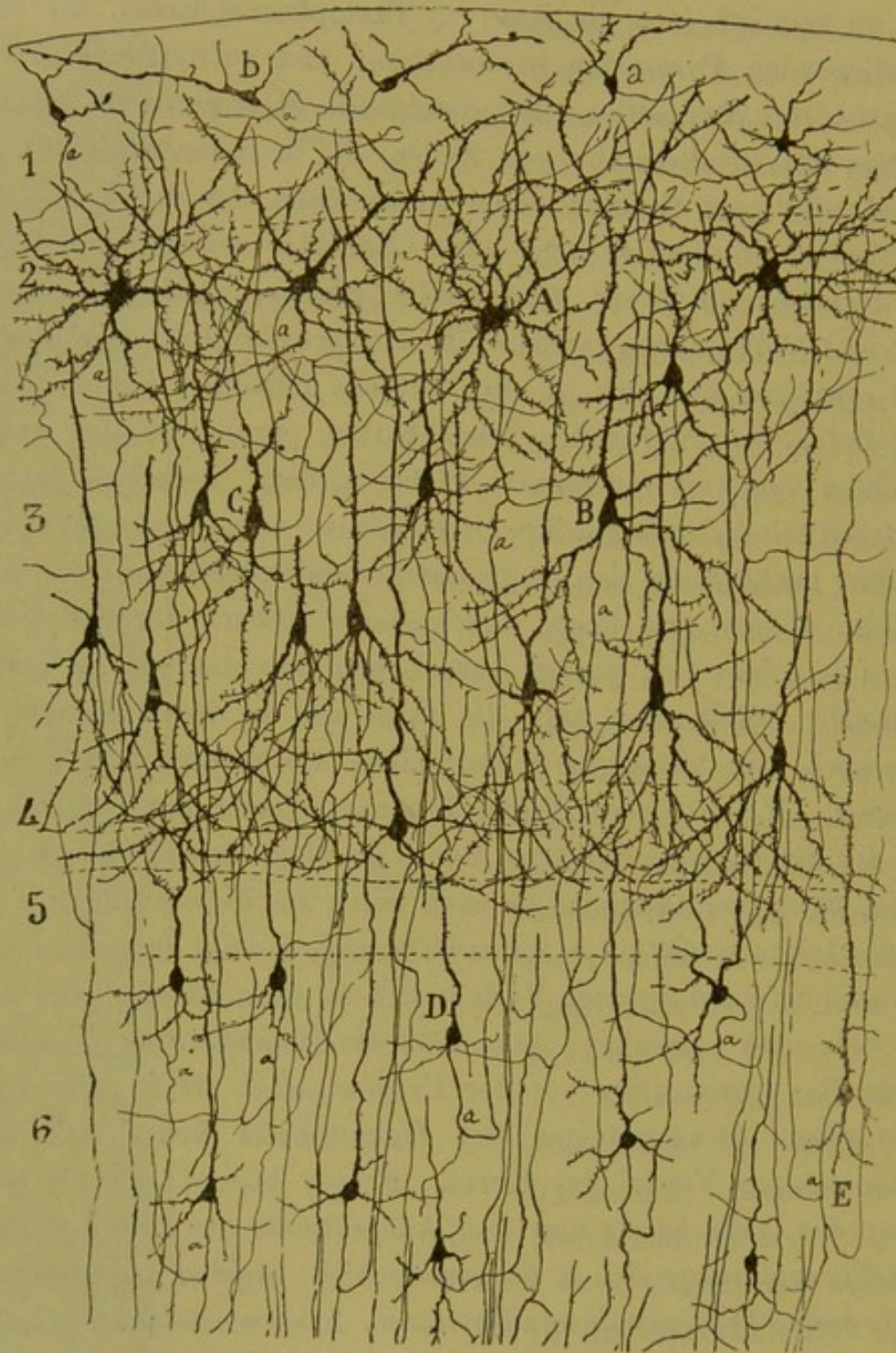
1. **Plexiforme Schicht.** — In ihr wiederholt sich die klassische Construction, welche diese Schicht in der gesamten Rinde besitzt, nämlich: a) spindel-, kugel- oder sternfö-

mige Zellen mit kurzem Axencylinder, von denen in Fig. 41 b einige dargestellt sind; b) horizontale Zellen (Fig. 41 und 42), die etwas seltener zu sein scheinen als jene; c) Protoplasmabüschel, die aus den darunterliegenden Pyramiden hervorgehen, und aufsteigende Dendriten der benachbarten Sternzellen; d) aufsteigende Martinottische Fasern; e) rückläufige Nervencollateralen von Zellen, die in tiefen Schichten liegen.

Unter all diesen Bestandtheilen ist es einer, der durch sein Ueberwiegen der plexiformen Schicht ihren Charakter verleiht und die grosse Stärke derselben an dieser Rindenstelle erklärt: nämlich aufsteigende Fasern und Collateralen, welche in sehr grosser Zahl die plexiforme Schicht erreichen und sich in allen Niveaus derselben, jedoch besonders in dem tiefen, den Sternzellen benachbarten, parallel wenden und einen sehr dichten und weit verbreiteten Plexus bilden. Zwischen den Fasern des letzteren heben sich durch ihre Dicke gewisse aufsteigende Axencylinder ab, welche, nachdem sie sich tangential gewendet, vorzugsweise von unten nach oben ziehen und längs verschiedener Ebenen der ersten Schicht den Kern in seiner fast ganzen Ausdehnung durchlaufen; sie lösen sich in zahlreiche Collateralen auf, die nicht nur in dieser Schicht selbst, sondern auch ganz besonders in derjenigen der grossen Sternzellen verzweigt sind. Keine dieser dicken Fasern überschreitet nach oben die Grenze des Spheno-occipitalkerns, um in die obere innere Occipital-Rinde zu ziehen. Ebenso wenig sah ich sie nach unten aus diesem Ganglion heraustreten. Verfolgt man sie bis zu ihrem Ursprung, so zeigt sich, dass sie nach einem variablen aufsteigenden Verlauf sich in die mittleren oder tieferen grauen Schichten versenken; dann hört die Imprägnirung plötzlich auf, wie wenn das Chromsilber vor der Ursprungszelle Halt gemacht hätte. Ein derartiges Abwärtssteigen des Hauptschafts findet sich vorzugsweise im unteren Viertel des Kerns. Ferner kommt es, wie wir bald sehen werden, sehr häufig vor, dass Axencylinder aus Zellen mit aufsteigendem Nervenfortsatz sich in die erste Schicht begeben und in dicke, mittlere oder dünne Tangentialfasern fortsetzen. Alles weist darauf hin, dass die genannten dicken Tangentialfasern den peripheren Theil endogener Bahnen darstellen; jedoch ist dieser Punkt noch nicht genügend aufgeklärt.

2. Schicht der grossen Sternzellen. — In Nissl-Präparaten erscheinen diese Zellen von gleichmässigem Umfang (24 bis 30 μ),

Fig. 41.



Horizontalschnitt des Sphenooccipitalganglions der achttägigen Maus.

1, plexiforme Schicht; 2, grosse Sternzellen; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, plexiforme Schicht; 5, Horizontalzellen; 6, Körner; A, Sternzelle; B, Pyramide; C, spindelförmige Zelle mit aufsteigendem kurzem Axencylinder; D, E, Körner.

polygonal oder sternförmig, mit einem an Chromatinkörnern reichen Protoplasma versehen und mit einem grossen Kern. Gewöhnlich ordnen sie sich zu zwei oder drei unregelmässigen Reihen von Zellen an, die durch ein interstitielles Geflecht von einander getrennt sind. An einigen Stellen neigen sie zur Bildung von ungenau begrenzten Plejaden.

Die Golgi-Präparate bestätigen die angegebene Morphologie und lassen noch Einiges über das Verhalten der Fortsätze an den Tag treten. Die Dendriten sind, wie aus Fig. 41, *A* ersichtlich, zahlreich, gewunden und stachlig, gehen aus allen beliebigen Stellen des Zellkörpers hervor und ziehen nach verschiedenen Richtungen, sich allmählich theilend.

Einige derselben, die aufsteigenden, mehr weniger zahlreich, verzweigen sich in der ersten Schicht; jedoch gehen sie nicht aus einem Radiärschaft hervor, noch sind sie dicker und länger als die absteigenden und seitlichen, eine Eigenthümlichkeit, welche diese Zellen auf den ersten Blick sowohl von den Gehirnpyramiden wie von den Zellen der zweiten Schicht des Subiculums, des Präsubiculums und der sphenoidalen Riechrinde unterscheidet.

Der Axencylinder ist dick und zieht abwärts; er entspringt bald aus dem Körper, bald aus einer unteren Dendrite, durchquert die darunter liegenden grauen Schichten und setzt sich in eine Faser der weissen Substanz fort. Während ihres Anfangsverlaufs sowie auf dem Wege durch die breite dritte Schicht sendet er vier, fünf oder mehr Collateralen, theils horizontale, theils schräge und rückläufige aus, von denen einige, nach Art der Initialcollateralen der Riesensternzellen der menschlichen Sehrinde, so stark oder stärker sind als die absteigende Fortsetzung des Schafts. Die rückläufigen Collateralen vertheilen sich sowohl in der zweiten wie in der ersten Schicht, deren Nervenplexus sie compliziren, die unteren Collateralen fast ausschliesslich in den verschiedenen Ebenen der dritten Schicht (Fig. 43, *B*, 41, *A*).

Neben den genannten Zellen enthält die zweite Schicht die eine und andere Pyramidenzelle, sowie Zellen mit kurzem Axencylinder und gewisse dreieckige Zellen mit aufsteigendem sehr schrägem Schaft und anscheinend horizontal verlaufendem Axencylinder. In Fig. 43, *e* stelle

ich eine dieser letzten Zellen dar, deren morphologische Eigenthümlichkeiten ich nicht vollständig analysiren konnte.

Zwischen den Zellen der zweiten Schicht befindet sich ein äusserst complicirter Nervenplexus, an dessen Bildung, neben autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder, Collateral- und Endzweige von Tangentialfasern der ersten Schicht theilnehmen, sowie feine Verzweigungen von in der dritten Schicht liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder (Fig. 42, b).

3. Schicht der mittelgrossen Pyramiden. — Die mit Anilinbasen gefärbten Schnitte zeigen, dass diese breite Schicht verschiedene Etagen von mittelgrossen Pyramiden, ähnlich denen der gewöhnlichen Hirnrinde, enthält (Fig. 40); die in der Nähe der zweiten Schicht gelegenen Zellen pflegen kleiner zu sein als die in der Nähe der vierten befindlichen; doch ist dieser Grössenunterschied oft wenig ausgeprägt. Wenn diese Zellen auch Pyramidenform haben, so fehlen doch auch spindel- und kugelförmige und dreieckige Elemente nicht. In jedem Falle entspringen aus dem Körper immer ein oder zwei Radiärschäfte, die für die erste Schicht bestimmt sind, einige in ziemlicher Entfernung verzweige Seitenfortsätze und verschiedene Basilardendriten, mehr oder weniger absteigend, jedoch ohne die typische Quaste oder das Büschel der sphenoidalen Riechpyramiden zu bilden. Die absteigenden Dendriten, aus den untersten Pyramidenreihen hervorgehend, concentriren sich in der vierten oder plexiformen und bilden ein sehr dichtes Flechtwerk, über welches wenige Fortsätze hinausreichen.

Es befinden sich ausserdem in der dritten Schicht folgende Zellen:

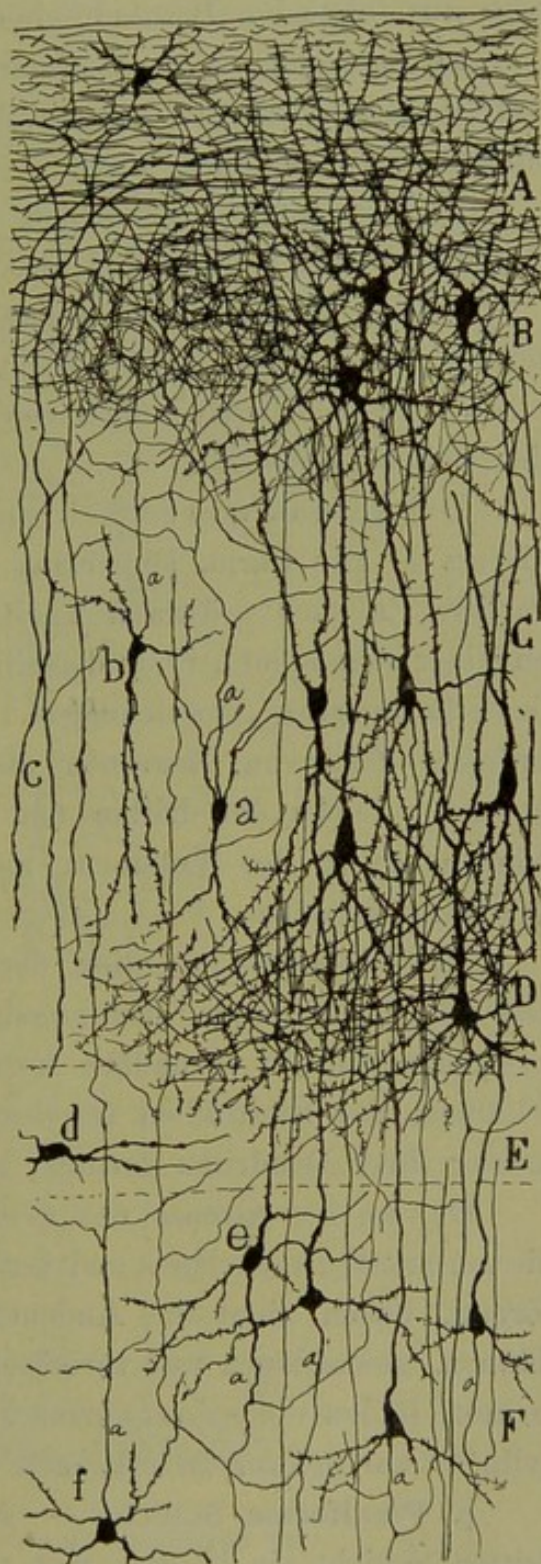
a) Spindelförmige oder dreieckige Zellen, klein und mit einem aufsteigendem Axencylinder versehen, der in der genannten sowie in der zweiten und ersten Schicht (Fig. 42, a, b) verzweigt ist.

b) Grosse, zottige Spindelzelle, analog der in der menschlichen Sehrinde (vierte Schicht) vorhandenen, mit einem äusseren und inneren Schaft und einem aufsteigenden Axencylinder versehen; letzterer ist in lange horizontale Fasern getheilt, die zum grossen Theil über die zweite Schicht verzweigt sind.

c) Sternzellen mit kurzem und in geringer Entfernung verzweigtem Axencylinder (klassischer Typus von Golgi).

Die dritte Schicht zeigt, ebenso wie die zweite und vierte, in gut gefärbten Golgipräparaten einen Nervenplexus von ausserordentlichem Reichthum und mit der Eigenthümlichkeit, dass er nach dem Drittel der grauen Rinde zu, d. h. an der Grenze der fünften Schicht, plötzlich abgeschnitten erscheint. Der ungewöhnliche Reichthum dieses Plexus, eines der feinsten und intricatesten, die man in den Nervencentren sehen kann, seine genaue Begrenzung auf die vierte Schicht und sein plötzliches Aufhören an der oberen, unteren, inneren und äusseren Grenze des hier in Rede stehenden Focus, bilden eins der Characteristica des letzteren und ein unfehlbares Mittel, ihn nicht mit den benachbarten Rindengebenden zu verwechseln, welche sämmtlich entweder keinen gefärbten Plexus aufweisen (wie es fast constant im Gehirn der vier- bis sechstägigen Maus der Fall) oder einen weniger reichhaltigen, anders gelegenen und anders aussehenden haben. Die in den Figg. 45 und 46 abgebildeten Schnitte geben eine, wenn auch nicht vollständige Vorstellung von der

Fig. 42.



Transversalschnitt des Sphenooccipitalganglions des Kaninchens von sechs Tagen.

A, plexiforme Schicht; B, Schicht der Sternzellen; C, mittelgrosse Pyramiden; D, plexiforme Schicht; E, Schicht der horizontalen Spindelzellen; F, Körner.

Beschaffenheit und der Lage dieses einzigartigen Plexus. — Er setzt sich aus folgenden Bestandtheilen zusammen:

a) Zahlreiche Nervencollateralen aus Axencylindern der schon beschriebenen Sternzellen (zweite Schicht), sowie der mittelgrossen Pyramiden (dritte Schicht).

b) Nervenendverzweigungen, aus den Zellen mit kurzem Axencylinder der dritten Schicht und aus Martinottischen Zellen hervorgehend.

c) Eine beträchtliche Menge von bogenförmigen rückläufigen Collateralen der Körner (siehe später).

d) Freie Verzweigungen von Nervenendfasern oder Collateralen aus der weissen Substanz.

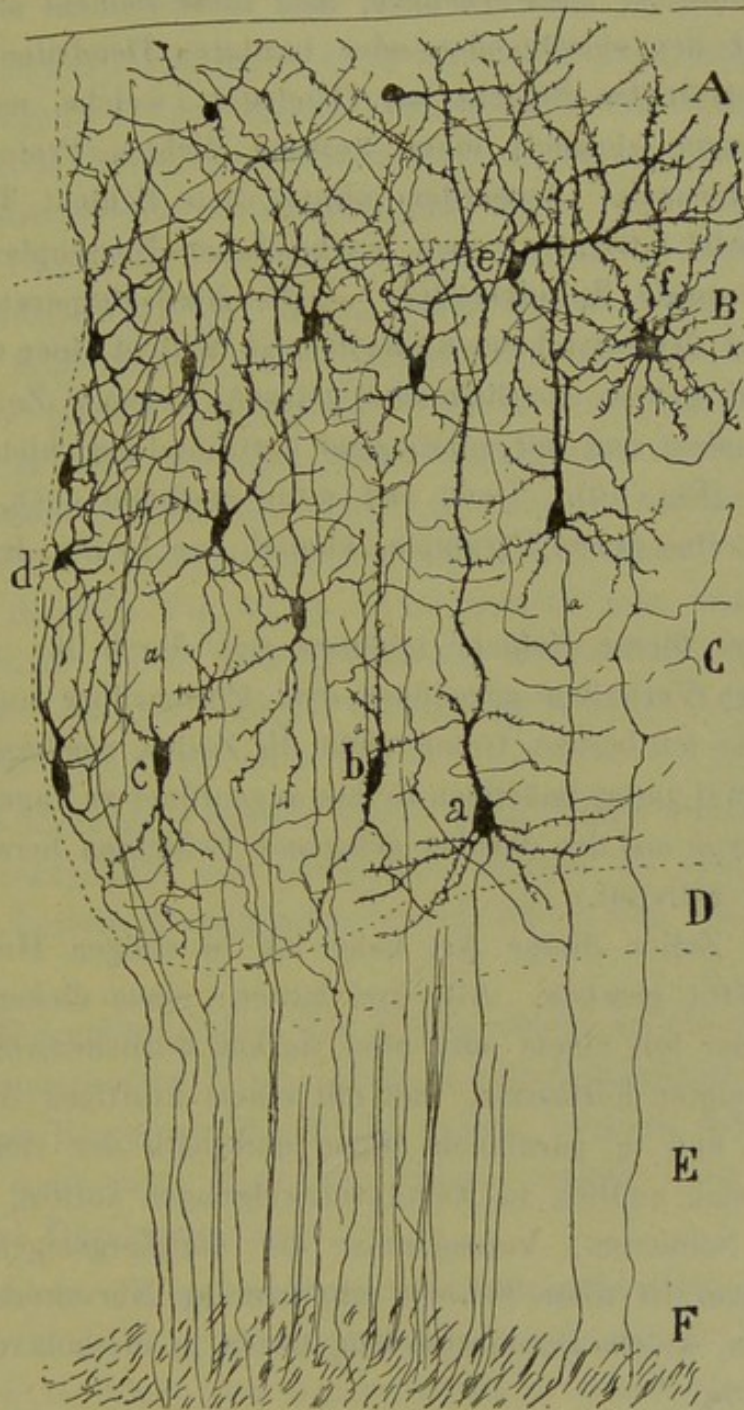
Dritte und vierte Schicht in dem oberen Theil des Ganglions. — Die Form, Dimension und Menge der Zellen dieser Schichten variiren in dem grösseren Theile des Sphenooccipitalganglions wenig; an einer dem oberen Ende desselben entsprechenden Stelle aber existiren bemerkenswerthe Abweichungen. Zunächst besitzt diese Gegend eine grössere Zahl von Neuronen als die übrigen, nicht nur zufolge der grösseren Dicke der dritten und vierten Schicht, sondern zufolge der Verminderung des Volumens und einer eigenthümlichen Zusammendrängung derselben.

Man beobachtet überdies, dass die Pyramidenzellen hier häufig Ei-, Dreieck- oder Spindelform annehmen, dass der Radiärschaft derselben gewunden und in secundäre Aeste zerlegt erscheint; dass endlich das Volumen der Sternzellen (zweite Schicht) verkleinert und der Durchmesser ihrer Dendriten geringer geworden ist (Fig. 43).

Die an der Grenze des genannten Gebiets gelegenen Zellen sind die am meisten reducirten und veränderten; sie werden fast ganz sternförmig, haben nicht die Andeutung von einem Radiärschaft und ihre dünnen, gewundenen und varikösen Dendriten, grossentheils vertical gerichtet, bilden ein so verworrenes Geflecht, dass der absteigende Axencylinder nur schwer zu erkennen und zu verfolgen ist (Fig. 43, d).

4. **Plexiforme Schicht.** — In Nissl-Präparaten tritt unterhalb der dritten Schicht ein blasses, fast gänzlich von Nervenzellen freies plexiformes Band zu Tage, das sich über die ganze Rinde des Spheno-occipitalganglions erstreckt (Fig. 40 und 47). Ausnahmsweise trifft man in dem-

Fig. 43.



Seitlicher Sagittalschnitt des Gehirns der achttägigen Maus.

A, plexiforme Schicht; B, Sternzellen; C, Schicht der Pyramiden; D, Schicht der Horizontalzellen; E, Schicht der Körner; a, mittelgrosse Pyramide; b, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder; c, d, Zellen des oberen Randes des Ganglions.

selben eine dislocirte Pyramide der voraufgehenden Schicht und eine kleine eiförmige oder polygonale Nervenzelle.

Das Chromsilber lässt erkennen, dass diese Schicht der Hauptvereinigungspunkt der absteigenden oder basilaren Dendriten der unteren Pyramiden der dritten Schicht ist, Dendriten, welche, nach verschiedenen Richtungen ziehend, einen äusserst dichten Protoplasmplexus (Fig. 42, D) erzeugen. Ausserdem nimmt diese Schicht Theil an der Bildung des sehr intricaten, oben beschriebenen Nervenplexus.

5. Horizontale Spindelzellen. — Die Nissl-Präparate zeigen unmittelbar unter der vorstehenden plexiformen Schicht einen zarten Saum, dessen ziemlich grosse, spärliche und getrennt liegende Zellen Ei- oder Spindelform haben und mit vorwiegend horizontal gerichteten Dendriten versehen sind (Fig. 40). Dann und wann erscheint auch, wie in Fig. 40 ersichtlich, eine grosse Pyramide, ähnlich den in der dritten Schicht befindlichen.

Die Zellen dieser Schicht zeichnen sich durch ihr ausserordentlich refractäres Verhalten gegenüber dem Chromsilber aus. In allen Präparaten, die ich besitze, traten nicht die Zellen, sondern ihre Löcher zu einer oder zwei unregelmässigen Reihen angeordnet zu Tage; sie werden durch Bündel von aus den darüber gelegenen Schichten herabgestiegenen Axencylindern getrennt.

Nur drei Zellen dieser Art habe ich in einigen Hunderten von Schnitten gefärbt gesehen. Alle drei hatten: einen dicken und kugelförmigen Körper mit einem oder zwei starken seitlichen, horizontal gestellten, verzweigten Fortsätzen, und mit einem kräftigen Axencylinder, der gewunden und in parallelem Sinne unterhalb der vierten Schicht verläuft und sich endlich in Nervenverzweigungen auflöst, die für die benachbarten Schichten, vorzugsweise die darübergelegene bestimmt sind. Ausserdem ist diese Schicht sehr arm an Nervenverzweigungen; fast alle Fasern, welche sie durchziehen, treten in die höheren Schichten über (Fig. 44, a).

6. Schicht der Körner oder der kleinen Pyramiden mit bogenförmigem Axencylinder. — Die Masse kleiner und sehr dicht stehender Kerne, welche diese Schicht in Nissl-Präparaten (Fig. 40) zeigt, erscheint in Golgi-Präparaten in eine Unmenge kleiner Pyramiden auf-

gelöst, welche den von mir bei der sechsten und achten Schicht der menschlichen Sehrinde³⁴) oder in der fünften (Körner-)Schicht der Bewegungsrinde beschriebenen ganz ähnlich sind.

Wie man aus Fig. 41 D, u. 42, F ersieht, besitzen diese Zellen einen dünnen, langen, in der ersten Schicht endenden Radiärschaft, verschiedene zarte Basilardendriten und einen dünnen Axencylinder, der erst eine Strecke lang abwärtssteigend, einen Bogen mit nach aussen gerichteter Concavität beschreibt und sich darauf zurückwendet, um in den höheren Schichten sich zu verzweigen und zu enden. Aus der Convexität des Anfangsstücks des Bogens entspringen ein oder mehrere in den unteren Ebenen der sechsten Schicht verzweigte Aeste. Manchmal schien es uns, dass einer dieser absteigenden Aeste sich bis in die weisse Substanz fortsetzt und somit, in Anbetracht seiner Richtung, die Fortsetzung des Axencylinders und, hinsichtlich seiner Dicke, eine lange Collaterale darstellt (Fig. 42, e). Auch bemerkt man, wie in der menschlichen Sehrinde, nicht selten, dass der Axencylinder nicht nur einen, sondern zwei oder drei Bögen erzeugt durch seine Auflösung in ebensoviele rückläufige Aeste (Fig. 41, E).

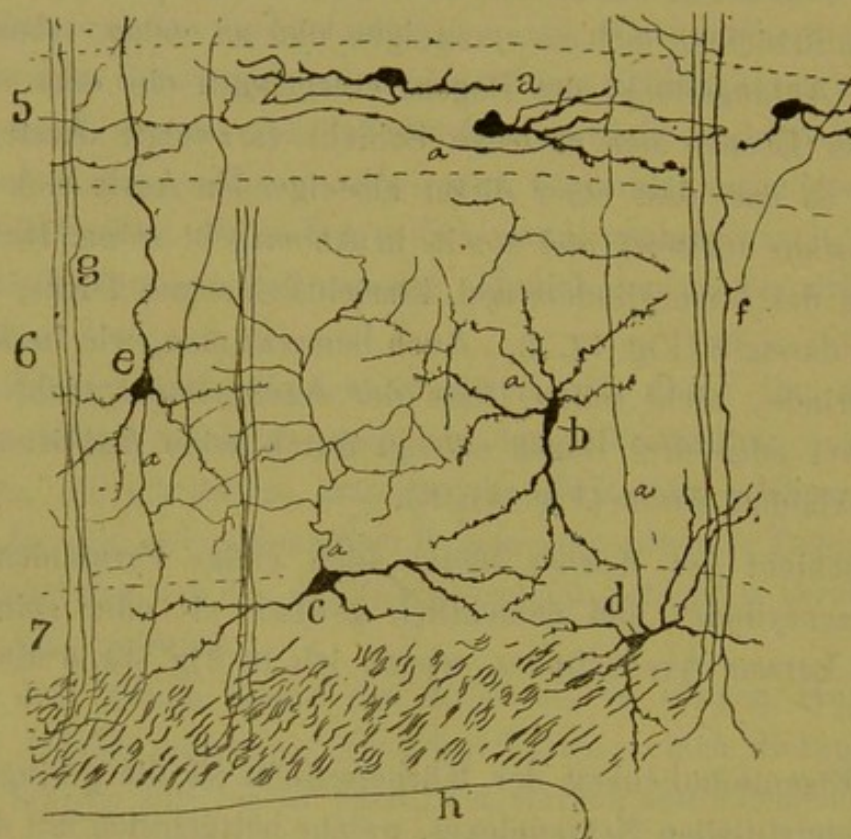
Die Schicht der Körner bietet auch einige Pyramidenzellen mit langem Axencylinder und namentlich gewisse ei- oder spindelförmige Zellen mit kurzem Axencylinder, wovon ich in Fig. 44, e ein Exemplar darstelle.

Eine Eigenthümlichkeit der Körnerschicht ist die geringe Entwicklung des interstitiellen Nervenplexus, welche beträchtlich mit dem ausserordentlichem Reichthum des in der ersten, zweiten, dritten und vierten gelegenen contrastirt. Fast alle Fasern, welche diese Schicht durchlaufen, sind Durchgangsfasern.

7. Schicht der polymorphen und Spindelzellen. — Wenig zahlreich und keine deutlich abgegrenzte, continuirliche Schicht bildend, zeigen sich unterhalb der Körner zwischen den radiären Bündeln von Axencylindern und selbst in der weissen Substanz einige polygonale, spindelförmige oder dreieckige grosse Zellen, deren Mehrzahl, wie in Fig. 44, c, d, zu sehen, der Kategorie der Zellen mit aufsteigendem, in den vorhergehenden Schichten verzweigten Axencylinder angehören.

Weisse Substanz. — a) Centrifugale Fasern. — Später werden wir die fortleitenden oder centrifugalen Bahnen dieses Centrums studiren, die wir jetzt nur aufzählen wollen. Es sind dies: 1. der gekreuzte spheno-ammonische Strang oder das Psalterium dorsale; 2. die obere perforirende spheno-ammonische Bahn des Ammonshorns; 3. das spheno-alveäre Bündel und 4. die untere perforirende spheno-ammonische Bahn.

Fig. 44.



Untere Schichten der oberen Riechrinde der Maus.

5, Horizontalzellen; 6, Schicht der Körner; 7, Schicht der polymorphen Zellen; *b*, Zellen mit kurzem Axencylinder; *c*, *d*, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder; *e*, Körner; *f*, *g*, Bündel von Axencyclindern, welche die Körnerschicht kreuzen; *h*, Ventrikel.

Ogleich indess die grosse Mehrzahl der Fasern des Winkel- oder spheno-occipitalen Ganglions in diese Bahnen eintreten, giebt es auch Züge, sowohl direkte wie Collateralen oder Bifurkationsäste, welche sich in der Nähe des Ventrikels zu einem zarten weissen Bande verdichten, dann nach vorn und oben ziehen und vielleicht in das Corpus striatum und den Stabkranz eintreten. In Fig. 45 stellte ich einen

Schnitt dar, in dem der möglicherweise von diesem centrifugalen Zuge eingeschlagene Weg etwas schematisch abgebildet ist. Natürlich verhinderte die enorme Länge des Verlaufs dieses Zuges und der Wechsel der Richtung bei seinen Fasern auf ihrem Wege nach vorn die völlige Verfolgung derselben; ich kann daher ihren Eintritt in das Corpus striatum und den Stabkranz nicht mit absoluter Bestimmtheit versichern.

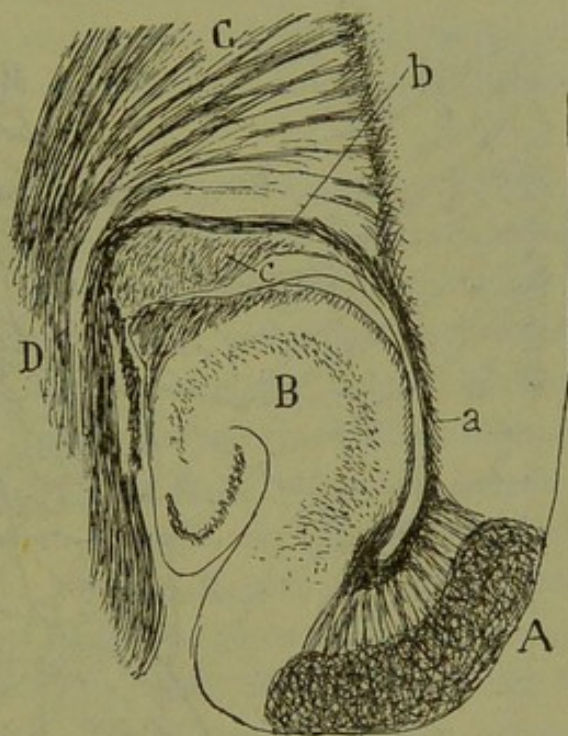
b) Centripetale Fasern. — Bei der Betrachtung des Nervenplexus der dritten und vierten Schicht habe ich als Bestandtheile derselben die aus der weissen Substanz gekommenen centripetalen Fasern aufgeführt.

In Fig. 46, a, b, reproducire ich diese Fasern so wie sie sich in Sagittalschnitten des Gehirns der achttägigen Maus zeigen. Man bemerkt, dass es gewöhnlich dicke Axencylinder sind, welche in schräger Richtung die vierte Schicht erreichen, in welcher oder vor welcher sie sich spalten, und mittelst succesiver Theilungen

in der vierten, dritten und zweiten Schicht ein Geflecht gewundener und variköser Aeste mit höchst intrikatem, labyrinthischem Verlauf erzeugen. Einige Fasern verlaufen, ehe sie die vierte Schicht erreichen, eine Strecke lang horizontal und senden aufsteigende Collateralen aus. Die Körner scheinen keine Verzweigung solcher Züge aufzunehmen.

Im Allgemeinen empfängt das speno-occipitale Ganglion in seiner ganzen Ausdehnung centripetale Bahnen, doch giebt es eine von dem oberen Theil desselben gebildete Stelle, wohin sie in grösserer Menge

Fig. 45.

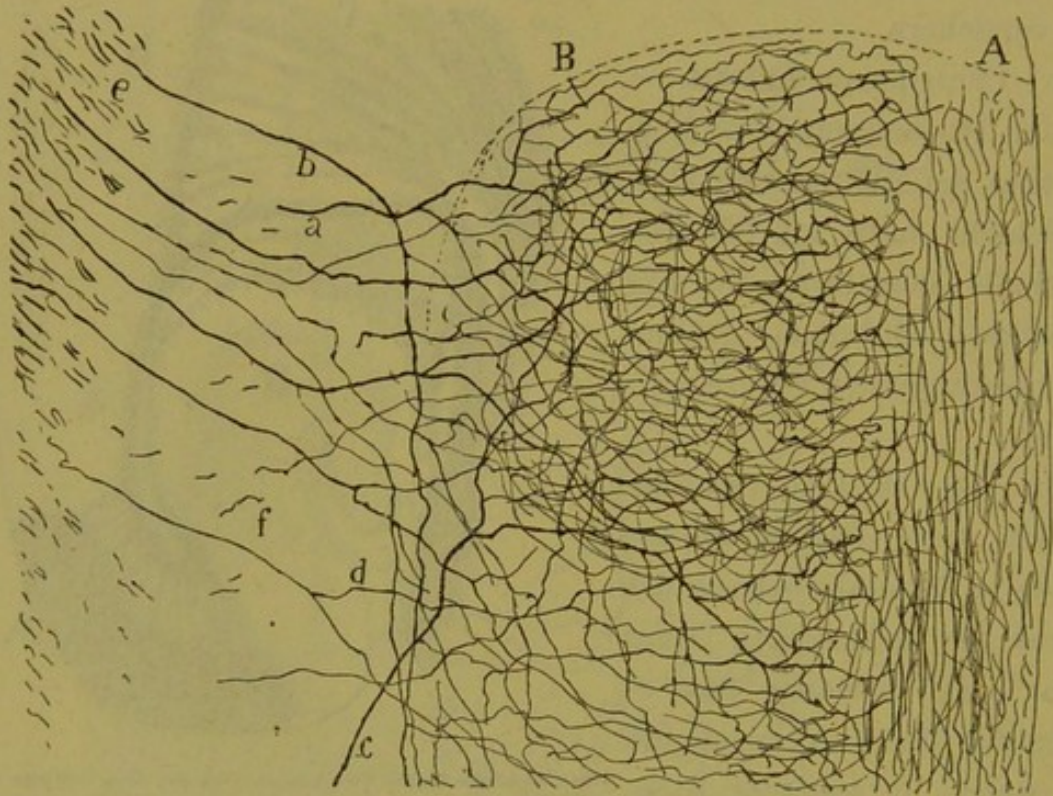


Horizontalschnitt des Ammonshorns, des Corpus striatum und des speno-occipitalen Focus (acht tägige Ratte).

A, oberes Riech-Centrum; B, Ammonshorn; C, Corpus striatum; D, Capsula interna; a, b, Nervenbündel, welche aus dem oberen Riechcentrum hervorzugehen scheinen.

streben. Es ist daher verständlich, dass in diesem Zellgebiet der Nervenplexus dichter ist als sonst im Ganglion, und dass er in vollständig gefärbten Präparaten von einem fast schwarzen Fleck von Chromsilber bedeckt erscheint. Die Mehrzahl der zuführenden Fasern dieses Gebietes stammt aus dem Commissuralstrang oder Psalterium dorsale

Fig. 46.



Schnitt durch den oberen Theil des Focus spheno-occipitalis.

A, plexiforme Schicht; B, Geflecht von centripetalen Nervenfasern.

der Autoren. Indess sieht man nicht selten im obern Theil dieses Ganglions eine dicke centripetale Faser anlangen und sich verzweigen, die vielleicht aus der darunter gelegenen weissen Substanz oder aus den mittleren Portionen des Ganglions kommt (Fig. 46, c). Auch sah ich manchmal in der vierten und dritten Schicht den Eintritt und die Verzweigung von aufsteigenden, aus der weissen Substanz hervorgehenden Collateralen.

Wahrscheinliche physiologische Bedeutung der Rinde des Spheno-occipitalganglions. — Die Wichtigkeit dieses Ganglions beruht auf seinen beträchtlichen Verbindungen mit dem Ammonshorn und der

Fascia dentata, wie wir bald sehen werden. Diese Verbindungen sind so bedeutend, dass sie mit Nothwendigkeit auf die functionelle Solidarität beider Centren schliessen lassen, sodass man ohne Bedenken sagen kann: wenn das Spheno-occipitalganglion ein Riechcentrum ist, so muss es auch das Ammonshorn sein.

In Anbetracht der topographischen Lage dieses Kerns, seiner Fortsetzung in die untere Riechrinde, und seiner innigen Verbindungen mit dem Ammonshorn, zu welchem er sehr ansehnliche Züge sendet, neige ich zu der Annahme, dass die spheno-occipitale Rinde eine besondere Riechgegend ist.

Es scheint auf den ersten Blick, dass dieses Ganglion Fasern aus der äusseren Wurzel empfangen muss und dass ihre Bahnen auch in der ersten (plexiformen) Schicht enden. Jedoch sind alle meine Bemühungen, diese Verbindungen als wirklich vorhanden nachzuweisen, gescheitert. Bei Beobachtung der Längsschnitte des Lobulus pyriformis des Meerschweinchens und der Katze, denen ein Bulbus olfactorius (Marchi'sche Methode) durchtrennt worden war, habe ich immer gefunden, dass die degenerirten Fasern constant an der Übergangsstelle zwischen den beiden Rinden, d. h. vor dem Beginn des oberen Riechkerns oder der spheno-occipitalen Rinde aufhören. Ebenso gelang es mir mit der Weigert-Palschen Methode nicht, diese Fortsetzung beim Kaninchen und Hunde nachzuweisen. In diesen Präparaten hören die Markfasern der äusseren Wurzel ebenfalls vor dem Eintritt in die genannte spheno-occipitale Rinde auf. Übrigens liegen die Tangentialfasern dieser Gegend viel tiefer als diejenigen der äusseren Wurzel und scheinen in Wirklichkeit sich in Fasern, welche aus tiefen Schichten kommen, fortzusetzen.

Diese negativen Resultate liessen sich durch folgende zwei Hypothesen erklären: entweder, dass die Fortsetzung der äusseren Wurzel ein positives Factum, aber nicht nachweisbar ist, weil ihre Fasern die Markscheide gerade im Moment der Annäherung an das Ganglion verlieren, oder dass diese Verbindungen sich mittelst einer tiefen intermediären Bahn, d. h. durch Axencylinder vollziehen, welche in der unteren Riechrinde entspringen und in der oberen Riechrinde, dem spheno-occipitalen Centrum, enden.

Diese letzte Annahme ist vielleicht die wahrscheinlichere. Sie giebt eine Erklärung für die negativen Resultate der Marchi- und der Weigert-Methode und, noch mehr, sie passt zu der allgemeinen Ansicht, welche

Fig. 47.

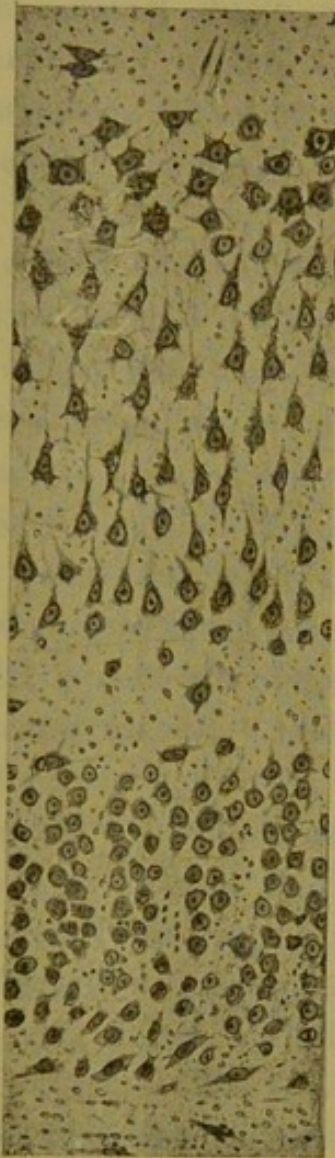
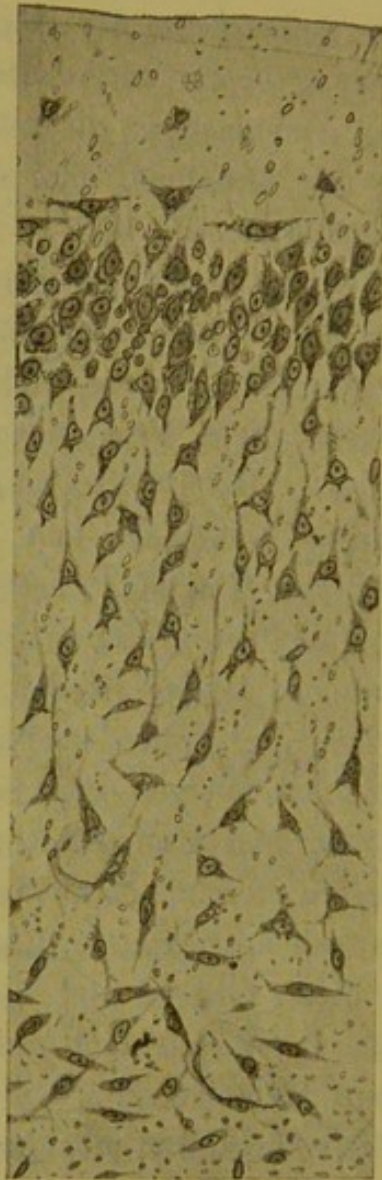


Fig. 48.



Rinde des spheno-occipitalen Ganglions der Katze
(Nissl's-Methode).

Sphenoidale untere Riech-Rinde der Katze
(Nissl's Methode).

den ganzen Lobus pyriformis als Riechsphäre betrachtet. Wir werden es bald sehen, und das ist ein weiterer Beweis dafür, dass aus dem oberen spheno-occipitalen Kern die grösste (vielleicht die ausschliessliche) Riechbahn hervorgeht, welche das Ammonshorn empfängt.

Capitel VI.

OBERE OLFACTORIUSWURZEL UND IHR ENDKERN.

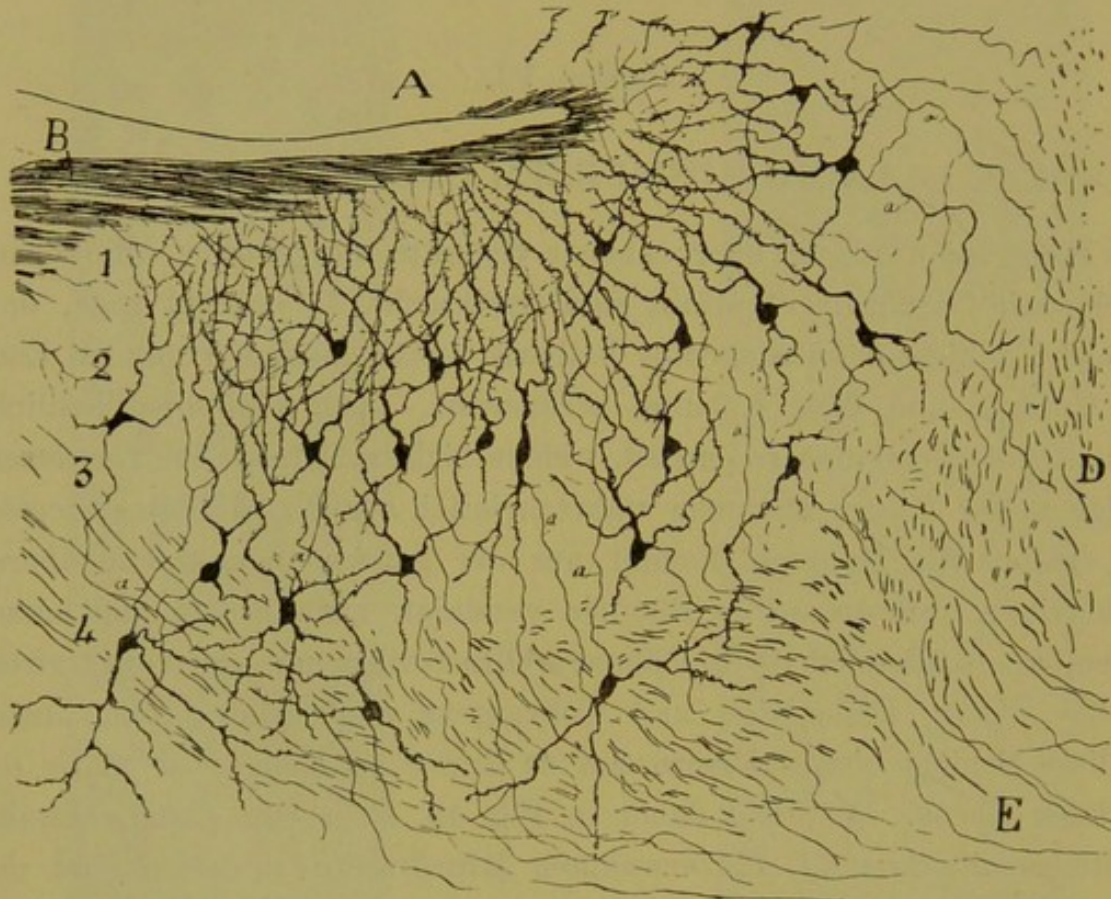
Wenn man axiale oder centrale Schnitte des Bulbus olfactorius, welche mit Chromsilber gefärbt sind, untersucht, so erkennt man, dass die obere Schicht des Pedunculus bulbæris, zwischen dem frontalen Ende des Gehirns und dem Lobulus accessorius, auch eine oberflächliche Schicht von Nervenfasern enthält, welche sich in Mitralzellen fortsetzen. Einige dieser Fasern stammen wahrscheinlich aus dem Lobulus accessorius, jedoch die Mehrzahl kommt aus der ganzen inneren und oberen Bulbärrinde, von wo sie, zu Bündeln vereinigt, nach hinten und aussen ziehen, um schliesslich in die äussere Olfactoriuswurzel zu convergiren. Infolge dieser Dislocation und Convergenz nach hinten und aussen ist diese Schicht oberer Fasern um so ärmer an Zellen, je näher der mittleren Ebene. Während daher in Fig. 49, *B*, welche einen centralen Sagittalschnitt darstellt, die erwähnten Mitralfasern zahlreich sind und eine breite Schicht erzeugen, welche bis zur bulbocerebralen Falte reicht, vermindern sich in den fast tangentialen oder der inneren Bulbus-ebene sehr nahen Sagittalschnitten die Bahnen, concentriren sich nur in der erwähnten Falte und nehmen einen Theil der Molecularschicht des Stirnendes des Gehirns ein.

Die erwähnte obere Schicht der Mitralfasern kann man als obere Olfactoriuswurzel bezeichnen, da aus ihr Collateralen abgehen nach einem darunterliegenden bogenförmigen, grauen Herd, den wir in Fig. 49, 1 darstellen. Jedoch bemerke ich, dass jene Wurzel nicht in diesem Herd endet, sondern sich bis in den Lobulus pyriformis verlängert, weshalb der uns hier beschäftigende Olfactoriuskern als gleich geartet

angesehen werden muss wie die graue Rinde, welche unter dem bulbären und frontalen Theil der äusseren Wurzel liegt, d. h. als Unterstation, in der die Olfactoriuscollateralen enden.

Die Schichten dieses Nucleus peduncularis superior sind dieselben

Fig. 49.



Sagittalschnitt durch den oberen Olfactoriuskern des Lobulus olfactorius (Maus).

A, Spitze des Frontallappens; B, obere Wurzel; D, Schicht der weissen Substanz; E, Projectionsaxencylinder; 1, 2, 3, 4, Schichten des oberen Olfactoriuskerns.

wie die des unter der äusseren Wurzel gelegenen. In ihm giebt es: 1. eine dichte plexiforme Schicht, nach hinten in die plexiforme Schicht der bulbofrontalen Falte sich fortsetzend, woselbst sich aus der oberen Wurzel hervorgegangene Collateralen, Protoplasmabüschel der Pyramidenzellen und aufsteigende Nervenfasern verzweigen, welche letzteren aus in tiefen Schichten gelegenen Martinottischen Zellen stammen. 2. Die

Schicht der polymorphen Zellen, ei-, stern- oder spindelförmige Elemente enthaltend, ohne Radiärschaft, und versehen mit zwei oder mehr aufsteigenden, in der plexiformen Schicht verzweigten Dendriten, mit einigen horizontalen und absteigenden Dendriten und mit einem dünnen Axencylinder, der in die weisse Substanz hinabsteigt, wo er, von vorn nach hinten ziehend, verschwindet. 3. Unter dieser Schicht findet sich eine andere mit grösseren Zellen von verschiedener Gestalt, welche Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramidenzellen genannt werden kann, obgleich in Wirklichkeit die Pyramidenform wenig zahlreich ist und die spindel- und sternförmigen Zellen überwiegen. Alle diese Zellen zeigen indess, nach Art der eigentlichen Pyramiden, radiäre Aeste für die erste Schicht und absteigende Protoplasmafortsätze, die oft bis in die weisse Substanz verlängert sind, zu welcher sie den langen, unregelmässig verlaufenden, mit grossen Theils rückläufigen Collateralen versehenen Axencylinder senden. 4. Die Schicht der tiefen polymorphen Zellen beherbergt Elemente von verschiedener Form mit starken absteigenden Dendriten und einem sehr gewundenen radiären Schaft oder ebensolchen Aesten. Einige dieser Zellen liegen mitten in der weissen Substanz, in welche sie den Nervenfortsatz senden. Auch fehlt es nicht an gewöhnlich tief gelegenen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder (Fig. 49, 4), der sich in der plexiformen Schicht verzweigt, nach vorheriger Abgabe von Aesten an die zweite und dritte Schicht.

Die weisse Substanz des Focus peduncularis superior ist dicht und bildet eine von vorn nach hinten gerichtete, bogenförmige Schicht, welche sich, wie in Fig. 49, *D* zu sehen, in diejenige der Frontalfalte der Hirnrinde fortsetzt. Fast alle diese Fasern erscheinen in Sagittalschnitten quer getroffen (Fig. 49, *D*). In der That nimmt die Mehrzahl dieser Bahnen anfänglich eine Richtung nach aussen, um sich dann schräg zu wenden und in die grosse Projectionsriechbahn einzutreten, welche bald von unten, bald von aussen, bald quer, die Spitze des Corpus striatum (Lobulus olfactorius einiger Autoren) kreuzt, und vereinigt schliesslich ihre Bestandtheile mit der Projectionsbahn der Sphenoidalrinde. Bei einigen Axencylindern ist dieser Verlauf schon in den Sagittalschnitten bemerkbar (Fig. 49, *E*), jedoch gestatten nur die Horizontalschnitte,

mit Sicherheit den Eintritt jener in die Bündel zu beobachten, welche den vorderen und unteren Theil des Corpus striatum kreuzen. Ich füge noch hinzu, dass man in diesen häufig Fasern antrifft, welche wegen ihrer Zartheit, ihres Verlaufs und ihrer Richtung als für die vordere Commissur bestimmt gelten können.

Capitel VII.

TUBERCULUM OLFACTIVUM.

Zu den als Riechcentren geltenden Gebieten gehört auch eine graue Sphäre des Stirnlappens, das *Spatium perforatum anterior* beim Menschen, das *Tuberculum olfactivum* bei den Thieren. Dieses Gebiet, bei den Nagethieren eine eiförmige Vorwölbung bildend, grenzt nach hinten an den *Tractus opticus*, nach vorn an die Basis des *Pedunculus bulbaris*, nach aussen an die äussere *Olfactorius-Wurzel*, nach innen an den *Nervus opticus*.

Die Structur des *Tuberculum olfactivum*, in den allgemeinen Zügen von Ganser studirt, ist besonders von C. Calleja aufgeklärt worden, welcher drei Schichten beschreibt: 1. die moleculare, 2. die der kleinen und mittelgrossen Pyramiden, 3. die plexiforme Schicht (polymorphe Zellen). Die erste Schicht soll von wechselnder Dicke sein und besitzt eine Zartheit wie in keiner anderen Hirngegend; in ihr figuriren die Büschel der darunter liegenden Pyramiden, Verzweigungen von Martiotischen Axencylindern und Nervenfortsatzverzweigungen autochthoner Neurone. Die zweite Schicht soll Pyramidenzellen besitzen, die unregelmässiger als sonstwo im Gehirn vertheilt sind, und namentlich gewisse Inseln von zusammengedrängten Zellen, welche kleinen, verunstalteten Pyramiden gleichen. Die oberflächlicheren Zellen dieser Conglomerate, kugel- oder sternförmig oder dreieckig, haben keinen Radiärschaft, besitzen aber divergirende und sehr feine Dendriten. Inmitten dieser Pleyaden von Zellen der zweiten Schicht sollen unter Bildung eines sehr dichten granulirten Plexus bestimmte feine Nervenfasern enden, welche aus der weissen Substanz kommen und ungewissen Ur-

sprungs sind. Die dritte Schicht soll grosse, unregelmässige Zellen beherbergen, deren radiäre Dendriten nicht bis in die moleculare Schicht reichen. Die Mehrzahl dieser Zellen besitzen keine besondere Richtung und sind bald schräg, bald sogar horizontal gestellt. Ihr Axencylinder dürfte in die weisse Substanz eintreten, bei einigen Zellen jedoch aufsteigen und sich in der ersten Schicht vertheilen.

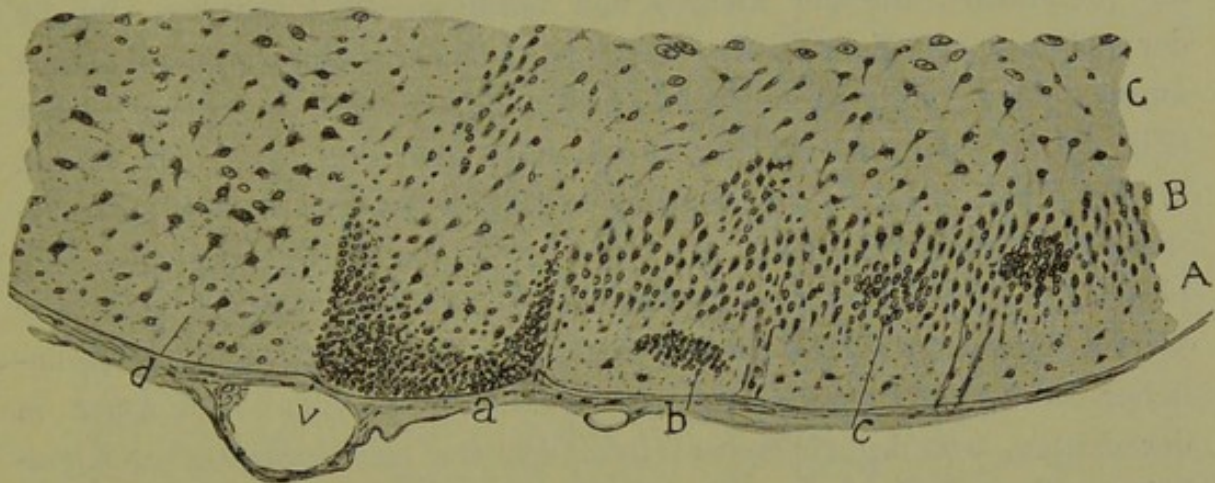
Meine Beobachtungen, diejenigen Callejas grossentheils bestätigend, erstrecken sich auf Nissl- und Golgi-Präparate von Hund, Katze, Kaninchen, Maus und Mensch.

Auf den ersten Blick erscheint das Spatium perforatum beim Menschen, mit der Nisslschen Methode behandelt, so vielgestaltig, dass es unmöglich ist, die ganze Rinde dieses Herdes in eine Structurformel zu bringen, das Aussehen ist von Schnitt zu Schnitt verschieden und wechselt nach den Richtungen, besonders aber von innen nach aussen. Es dürfte daher zweckmässig sein, hier drei Sphären zu unterscheiden: eine äussere, mittlere und innere oder fissurale.

Die äussere Region, in der Nähe der äusseren Wurzel gelegen, lässt vier Schichten erkennen: 1. Die plexiforme. Sie ist dicht, wird von dicken Gefässen durchkreuzt und enthält in ihrer unteren Hälfte ungleich vertheilt gewisse dreieckige oder polygonale Riesenzellen mit divergirenden Dendriten. 2. Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. Sie umfasst ein ziemlich ausgedehntes Gebiet, in welchem die Zellen unregelmässig, häufig gruppenweise verstreut liegen; es giebt grössere und kleinere Gruppen, nicht selten sieht man auch die Pyramiden zu zwei parallelen Reihen angeordnet. Zwischen diesen Gruppen existirt ein Geflecht, in welchem einige Spindel-, dreieckige oder polygonale Zellen von beträchtlicher Grösse und ohne bestimmte Anordnung und Richtung liegen. 3. Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen. Bereits mit einer Menge von Fasern weisser Substanz vermischt, bilden sie in dieser Schicht gewisse, durch grosse Zwischenräume getrennte Inseln von stern- oder spindelförmigen oder dreieckigen Riesenzellen. Diese Zellen ähneln hinsichtlich Form und Textur sehr den motorischen Zellen, indem sie wie diese viel an Chromatinkörnern reiches Protoplasma und viel gelbliches Pigment besitzen.

Die mittlere Gegend besitzt dieselben Schichten, unterscheidet sich aber von der vorigen durch zwei Merkmale: 1. dadurch, dass die Anhäufungen kleiner Pyramiden oberflächlicher liegen, sodass einige bis zur pia mater reichen und oberhalb derselben die plexiforme Schicht verschwindet oder sich verschmälert; 2. durch das Fehlen der tiefen Gruppen von Riesenzellen. Ausserdem zeigen die erwähnten Inseln der zweiten Schicht sehr wechselnde Gestalt und Ausdehnung; nicht selten sieht man sie unterhalb der Zellenstreifen selbst in Form eines Fusses

Fig. 50.



Von vorn nach hinten gehender Schnitt durch das Tuberculum olfactivum der zweimonatigen Katze.

A, plexiforme Schicht; B, mittelgrosse Pyramiden; C, polymorphe Zellen; a, grosse Insel von Zwergzellen; b, andere kleine Insel; c, Anhäufung mittelgrosser Pyramiden; d, vor dem Chiasma gelegener Theil des Tuberculum olfactivum; v, Blutgefäss.

oder Stieles sich verlängern. Ebenso bemerkt man an einzelnen Punkten, dass die Inseln kleiner kugliger Zellen mit solchen mittelgrosser Pyramiden unregelmässig wechseln. Zwischen den Inseln sieht man ein mit mittelgrossen und grossen polymorphen Zellen besätes Geflecht; letztere erstrecken sich weit nach innen, unterhalb jener, bis an die Grenze der weissen Substanz.

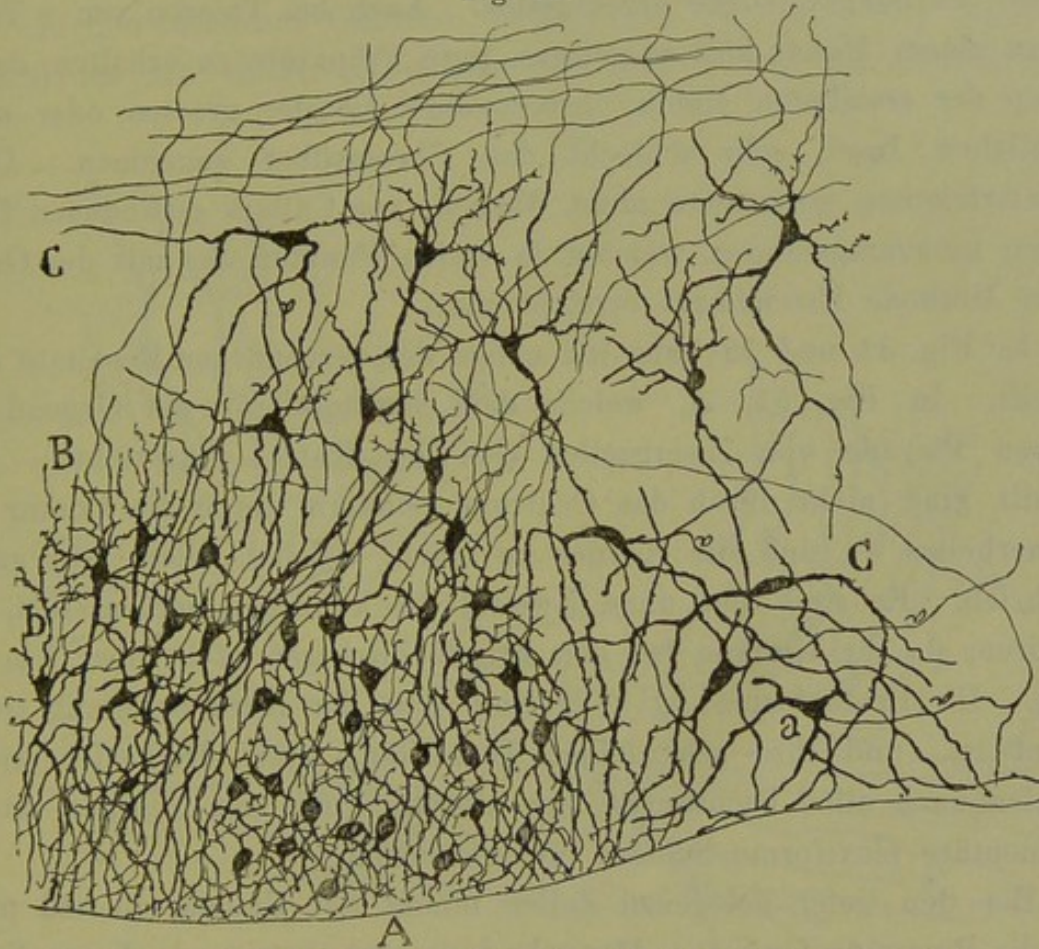
Die innere Region nähert sich dem Hemisphärenspalt der Frontalrinde und ist durch das Fehlen ausgeprägter Schichtenbildung kenntlich. Etwas künstlich lassen sich zwei Schichten unterscheiden: die plexiforme, bemerkenswerth durch eiförmige, polygonale oder dreieckige

Riesenzellen ohne besondere Anordnung und Richtung; und die plexusartig aussehende der unregelmässigen Zellen mit ganz verschiedenartigen, gewöhnlich stern- oder spindelförmigen Elementen ungleichmässig besät. Hier und da trifft man eine parallel zur Oberfläche verlängerte und aus mittelgrossen oder kleinen Zellen bestehende Insel.

Die gleiche Anordnung, wenn auch weniger complicirt, trifft man bei den Säugethieren. In Fig. 50 ist ein Sagittalschnitt durch das Tuberculum olfactivum der zweimonatigen Katze dargestellt. Es finden sich, von vorn nach hinten, drei Gebiete: ein ausgedehntes vorderes, hinter dem Fuss des Bulbus gelegen; in ihm existiren drei Schichten: die plexiforme, die der kleinen und mittelgrossen Pyramiden und die der polymorphen Zellen; ein mittleres, unbedeutenderes, charakterisirt durch einen peripheren Rand sehr kleiner Zellen oder Körner (Fig. 50, a), und ein sehr breites hinteres (wovon in der Figur nur ein kleiner Theil sichtbar ist), deutlich erkennbar an dem Fehlen einer bestimmten Schichtenbildung (*d*). In der vorderen Gegend pflegt die plexiforme Schicht vereinzelt schmale Inseln von Körnern oder sehr kleinen Zellen (*b*) aufzuweisen; jedoch sind diese Anhäufungen gewöhnlicher in der zweiten Schicht (mittelgrosse Pyramiden) und sogar in der dritten, woselbst sich ebenfalls Zellen von ausserordentlicher Kleinheit zu ihrer Bildung zusammenfinden (*c*). Die mittlere Gegend (der Zellbelag) ist ohne Zweifel das Rindengebiet, wo die erste Schicht am zartesten erscheint. In der That verschwindet sie gänzlich auf der höchsten Stelle der Insel (Fig. 50, *a*), unterhalb deren sich ein plexiformer, mit mittelgrossen Zellen besät Kern und, tiefer, eine unregelmässige Anhäufung von mittelgrossen Pyramiden befindet. Diese grosse submeningeale Pleyade von Körnern befindet sich bei allen von mir untersuchten Geschöpfen (Hund, Katze, Maus, Kaninchen, Meerschweinchen, Mensch), und ihr Aussehen wechselt sehr mit der Lage und Richtung der Schnitte und der Species des untersuchten Thieres. Beim Hunde namentlich besitzt sie eine grosse Ausdehnung, indem sie mit ihren Rändern bis in die tiefen Schichten reicht und verzweigte und anastomosirte Stränge und Bänder aussendet, in deren Centrum häufig grössere, in einen sehr reichen Protoplasmplexus eingehüllte Zellen stecken. Ein Vergleich dieser Frontalschnitte mit den sagittalen be-

weist, dass diese colossale Körnerinsel eine helmförmige Gestalt oder die einer nach innen concaven Membran mit gefalteten oder eingerissenen Rändern besitzt. In den mehr nach aussen gelegenen Schnitten der Tuberculargegend fehlt diese plötzliche Querfaltung, welche in Fig. 50, a

Fig. 51.



Sagittalschnitt eines Stückes des Tuberculum olfactivum der 20tägigen Katze.

A, Rand der grossen oberflächlichen Insel von Zwergzellen; B, Schichten der mittelgrossen und grossen Pyramiden; C, Schicht der polymorphen Zellen; C', Commissur der prächiasmatischen Gegend.

zu sehen ist, und zeigt sich die grosse Insel als Querschnitt einer flachen Muschel, deren spitzer Theil sich der Oberfläche nähert.

Die hintere Gegend schliesslich, die vor dem Chiasma gelegene, ist charakterisirt durch das Fehlen von Inseln und das Vorhandensein von grossen, unregelmässig verstreuten Zellen (d). Im Hinblick auf das Ueberwiegen und die Verbreitung der grossen Zellen, den Mangel einer bestimmten Richtung bei denselben und einer deutlichen

Schichtenbildung, ähnelt diese prächiasmatische Gegend sehr dem benachbarten Fissurgebiet, in welches es sich fortsetzt.

Es ist mir nicht gelungen, alle diese dem äusseren Ansehen und wahrscheinlich der Structur nach so verschiedene Gebiete mittelst der Chromsilbermethode zu analysiren. Namentlich beim Menschen waren meine Färbungsversuche ergebnisslos. Auch bei Thieren von 8 Tagen bis zu einem Monat hält es schwer, gute Präparate zu erhalten, da die Zellen der erwähnten Inseln, insbesondere die der grossen oder oberflächlichen Insel, sehr schlecht das Chromsilber annehmen. Diese Schwierigkeiten gestatteten nicht, über die von Calleja gefundenen Thatsachen hinauszugelangen, welcher in vielen Punkten das mit der Golgischen Methode Erreichbare erreicht hat.

In Fig. 51 und 52 habe ich einige der gewonnenen Resultate dargestellt. In Fig. 51, *A*, welche dem Sagittalschnitt der Gegend der grossen Pleyade von Zwergzellen (bei der Katze) entspricht — der Schnitt ging nicht durch das Centrum, sondern durch die Contur des Körnerhelms — sind die Körner zu sehen, welche Calleja sehr genau beschrieb. Es sind dies ohne Zweifel die kleinsten Nervenzellen, die existiren, da ihr Umfang bei den oberflächlicheren nicht über 5μ beträgt. Ihr Protoplasma ist so gering, dass der Kern beständig transparent ist, und ihre sehr feinen Dendriten, zwei, drei oder mehr, strahlen nach allen Richtungen aus, allerdings mit der Neigung, in die rudimentäre plexiforme Schicht hinaufzuziehen.

Bei den tiefer gelegenen Zellen nimmt der Umfang zu und prägt sich die Pyramidenform aus. Der sehr feine und absteigende Axencylinder dringt in die weisse Substanz und tritt in die grosse Riech-Projectionsbahn ein.

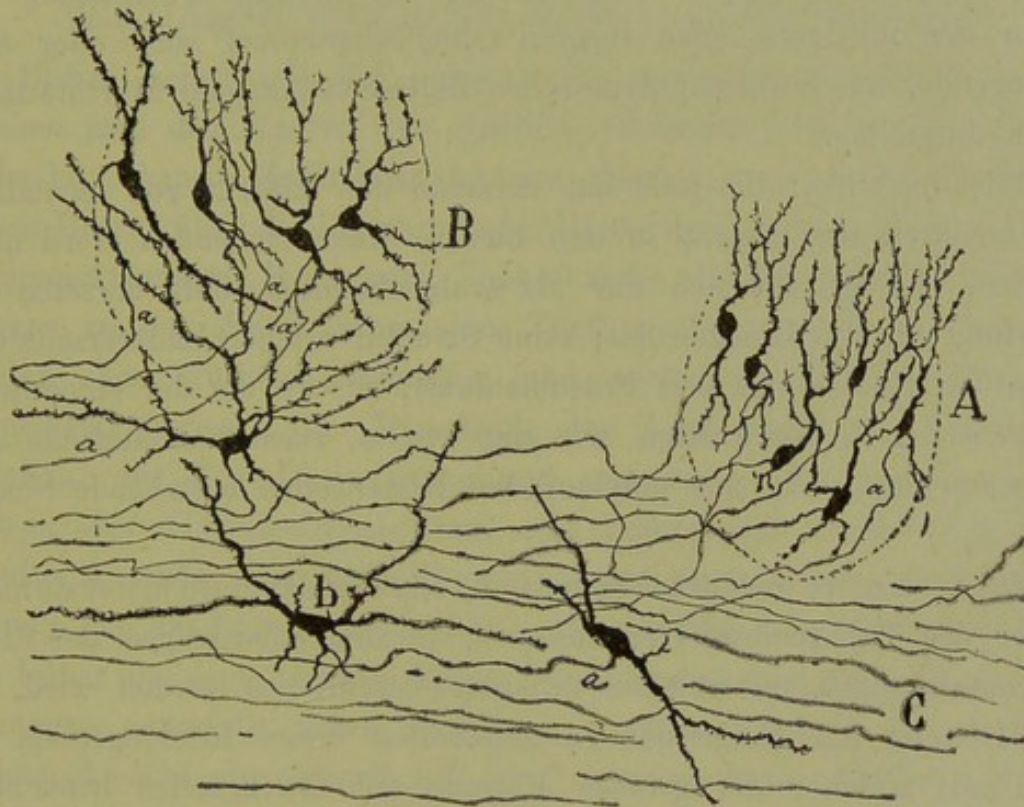
Nach Calleja empfangen diese Inseln zahlreiche tiefe Nervenfasern, die in einem sehr dichten Plexus enden. Diese centripetalen Fasern, welche ich einige Male bei Katze, Kaninchen und Maus färbte, scheinen aus den radiären Bündeln zu kommen, welche den Kopf des Corpus striatum kreuzen; doch konnte ich den Ursprung nicht feststellen.

Die Dimensionen der die Inseln bevölkernden Zellen sind ungleich. Es giebt Pleyaden von mittelgrossen Pyramidenzellen und solche mit kleinen Zellen. In Fig. 52 *A*, *B*, der achttägigen Maus entnommen,

erscheinen zwei bezüglich der Grösse der Zellen etwas verschiedene Inseln, wenn auch identisch hinsichtlich des Verlaufs der Axencylinder, welche sich bis weit in die weisse Substanz verfolgen lassen. Unterhalb derselben bemerkt man eine Schicht grosser polymorpher Zellen, gekreuzt von radiären Bündeln, welche aus der frontalen Riechrinde kommen.

In den insellosen Gebieten verhält sich die Rinde des Tuberculum olfactivum mit einigen Abweichungen ähnlich wie die frontale Riech-

Fig. 52.



Sagittalschnitt durch das Tuberculum olfactivum der achttägigen Maus.

A und B, Pyramideninseln; C, weisse Substanz mit polymorphen Riesenzellen.

rinde. Man beobachtet an ihr eine Molecularschicht, eine solche der mittelgrossen und grossen Pyramiden und eine mit grossen polymorphen Zellen besäte plexiforme Schicht (Fig. 51, B). Zwei Merkmale indess unterscheiden die frontale Riechrinde von der des Tuberculums: die unregelmässige Richtung der Zellen, deren Radiärschäfte sehr verschieden verlaufen, und die relative Kleinheit der Zellen der zweiten Schicht, welche niemals die Grösse der mittelgrossen Pyramiden erreichen.

Auf die schwierige Frage, ob in das Tuberculum olfactivum Fasern aus der Rinde des Bulbus eintreten und sich darin verzweigen, kann ich nichts Bestimmtes antworten. In den Marchi-Präparaten ist es nicht möglich, nach Exstirpation des Bulbus olfactorius degenerirte Fasern in der plexiformen Schicht zu finden. In Golgi-Präparaten fehlen niemals dicke, in dieser Schicht verzweigte Fasern, welche horizontal lange Strecken durchlaufen und kleine Aestchen an die Insel abgeben; jedoch gestattet die mannigfache Richtung dieser Bahnen und ihr complicirter Verlauf nicht, zu entscheiden, ob sie eine Fortsetzung von Fasern der mittleren oder inneren Olfactoriuswurzel sind oder etwa aufsteigende, aus grossen polymorphen Zellen stammende Martinottische Fasern darstellen.

Alles in Allem: Bis jetzt hat niemand den Eintritt von secundären oder tertiären Riechfasern in den hier in Rede stehenden Herd nachgewiesen. Es ergiebt sich nur als wahrscheinlich, dass derselbe eine Bedeutung für das Riechen hat; seine Structur erinnert andererseits eher an die des Subiculums und Präsubiculums, als an die der eigentlichen Riechcentren, in denen allen wir eine zweite, zusammenhängende oder unzusammenhängende, aus polymorphen Riesenzellen bestehende Schicht finden.

Was die hintere oder prächiasmatische Rinde anlangt, so bietet sie nichts mit der des Tuberculums Gemeinsames; sie ähnelt derjenigen der Fissur des Frontallappens, mit welchem sie später beschrieben werden wird. In Fig. 81 stelle ich einige der grossen Zellen dieses Rindengebiets dar (ein Theil, welcher der grossen Pleyade von Zwergzellen benachbart ist), bei welchen der Axencylinder zuerst horizontal verläuft und an die plexiforme Schicht Aeste abgiebt.

Capitel VIII.

TERTIAERE RIEHCENTREN. — AMMONSHORN.

Bisher haben wir die sicheren Riechcentren studirt, jene, bei welchen man den Eintritt von Riechfasern erster oder zweiter Ordnung beobachten kann. Zahlreiche Autoren aber — seit der denkwürdigen Arbeit Brocas über die limbische oder Riech-Rinde und seit den Untersuchungen Gansers, Honeggers, Zuckerkandls, Edingers und Köllikers — rechnen zu dem Riechsystem einen Theil von Organen, deren Beziehung zu den eben studirten primären und secundären Riechcentren nicht hinreichend erwiesen ist. Dies sind: das Ammonshorn, die Fascia dentata, der Fornix inferior und superior, das Septum pellucidum, der Gyrus fornicatus, die innere und untere Rinde des Lobulus frontalis, die Nervi Lancisi (striae supracallosae, äusserer und innerer) und das Indusium, die Zuckerkandlsche Riechstrahlung etc.

Ueber alle diese Organe habe ich langwierige und eingehende Untersuchungen angestellt, deren Resultate, in vielen Punkten von der landläufigen Ansicht abweichend, ich im Folgenden kurz schildern will.

Es kam mir bei Inangriffnahme dieser Arbeit hauptsächlich darauf an, die Grundzüge des Olfactoriussystems festzustellen. Und zu diesem Zweck musste ich, schon bei den ersten Analysen, vom Gehirn des Menschen und der grossen gyrencephalen Thiere absehen und alle Aufmerksamkeit auf das kleine Gehirn der jungen Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens verwenden, Thiere, welche neben der hohen Entwicklung der Riechcentren den Vortheil einer äussersten Zartheit der weissen Substanz, in der jedes etwas starke Bündel sich deutlich abhebt und leicht verfolgen lässt, ferner der geringen Entfernung der Nervencentren unter sich bieten.

Ammonshorn.

Es soll hier keine Beschreibung der Structur des Ammonshorns erfolgen. Dieselbe findet sich bereits in einer früheren Arbeit von mir³⁵⁾, auf welche ich den Leser verweise, der übrigens auch die Schriften von Golgi, Sala, Lugaro, Schäffer und die hervorragende Studie von Kölliker in seinem Handbuch der Gewebelehre mit Nutzen zu Rathe ziehen wird. Ich will mich auf eine synthetische Uebersicht über den Bau dieses Centrums beschränken.

Bekanntlich ist das Ammonshorn eine verschmälerte und vereinfachte Gehirnwindung, deren freier Rand umgeben und garnirt erscheint von einem noch einfacheren Stück Windung, genannt Fascia dentata.

Sieht man hier ab von den autochthonen kurzen Bahnen und hält sich nur an die Zellen mit langem Axencylinder, so kann das Ammonshorn als eine krummlinige Pallisade von Pyramidenzellen betrachtet werden, von denen die mittleren oder die mit zartem Axencylinder im oberen Theil des Organs, die grossen oder die mit dickem Axencylinder im mittleren oder Fimbriatheil und im Endrande liegen. Es ist so, als wenn die beiden Schichten der grossen und mittelgrossen Pyramiden einer motorischen Windung, statt übereinandergelegt zu sein, sich in derselben Ebene befänden, d. h. die einen neben den anderen, und eine fortlaufende Reihe bildeten. Alle diese mittelgrossen und grossen Pyramiden entsprechen, nach Morphologie und Verbindungen, dem Typus der Gehirnzelle. Sie besitzen: einen in den der weissen Substanz am nächsten befindlichen Ebenen gelegenen Körper, absteigende Dendriten in Form eines Büschels und einen Radiärschaft, welcher quer durch die stratum radiatum und lacunosum genannten Schichten steigt, um mittelst einer ausgedehnten Verzweigung in der molecularen oder plexiformen Schicht zu enden. Die grossen Zellen jedoch, die der unteren und mittleren Formation des Ammonshorns*), unterscheiden sich von den oberen durch einen kürzeren Radiärschaft, der an seinem Anfangstheil mit stacheligen

*) Ich nenne centralen oder intermediären Theil des Horns die Stelle des Übergangs zwischen dem oberen und unteren Rand desselben, woselbst die Fimbria entspringt.

Fortsätzen versehen ist. Dieselben treten in Contact mit den Verzweigungen der Axencylinder der Körner.

Wenn man den Axencylinder der unteren und mittleren Pyramiden genügend weit verfolgt, so bemerkt man, dass er nach Abgabe einer dicken rückläufigen Collaterale den Alveus gewinnt und von hier die Fimbria erreicht und endlich das Septum pellucidum, wo er zwei wichtige Bahnen bilden hilft: eine commissurale, welche Kölliker als Psalterium ventrale bezeichnet, dazu bestimmt, die Rand- und unteren Theile des Ammonshorns mit den entsprechenden der anderen Seite zu verbinden, und eine centrifugale, dies sind die Columnen des Fornix und gewisse absteigende, in das Tuber cinereum eintretende Strahlungen. Die rückläufige Collaterale, von Schäffer entdeckt und von mir bestätigt, begiebt sich zum Stratum radiatum und lacunosum, tritt in die obere Region des Ammonshorns und setzt sich in Contactverbindung mit den Schäften und Endbüscheln der mittelgrossen oder oberen Pyramiden. Diese Associationsfaser ist die analoge der associativen Bifurcationsäste, die ich an vielen Stellen der Rinde kleiner Säugethiere gefunden und die mein Bruder bei der Gehirnrinde der Reptilien (an der dem Ammonshorn entsprechenden Stelle) beschrieben hat.

Die Axencylinder der mittelgrossen Pyramiden (derjenigen der oberen Formation des Ammonshorns, alveus intraventricularis der Autoren) ziehen ebenfalls durch den Alveus, von unten nach oben und von aussen nach innen, und convergiren in der oberen Ebene der ventralen Commissur zwischen den Ammonshörnern. In ihrem Verlauf zeigen sie, wie ich beobachtete, collaterale Aestchen, welche sich in den Geflechten des Stratum oriens, radiatum und lacunosum vertheilt finden. Einige Fasern haben den Character von Endfasern und verzweigen sich ausgiebig innerhalb der genannten Schichten; wahrscheinlich entspringen sie aus Commissuralfasern der entgegengesetzten Seite.

Verbindung der Ammonshorn-Pyramiden. — Die Pyramidenzellen, sowohl der oberen (intraventriculären) wie der unteren Region des Ammonshorns, empfangen Bahnen von 3 Arten von Nervenfasern: Im Niveau des Körpers und der absteigenden Dendriten verbinden sie sich mit den Nervenendverzweigungen der zahllosen Zellen mit kurzem Axencylinder, welche im Stratum oriens liegen; in der Höhe des Schafts und der

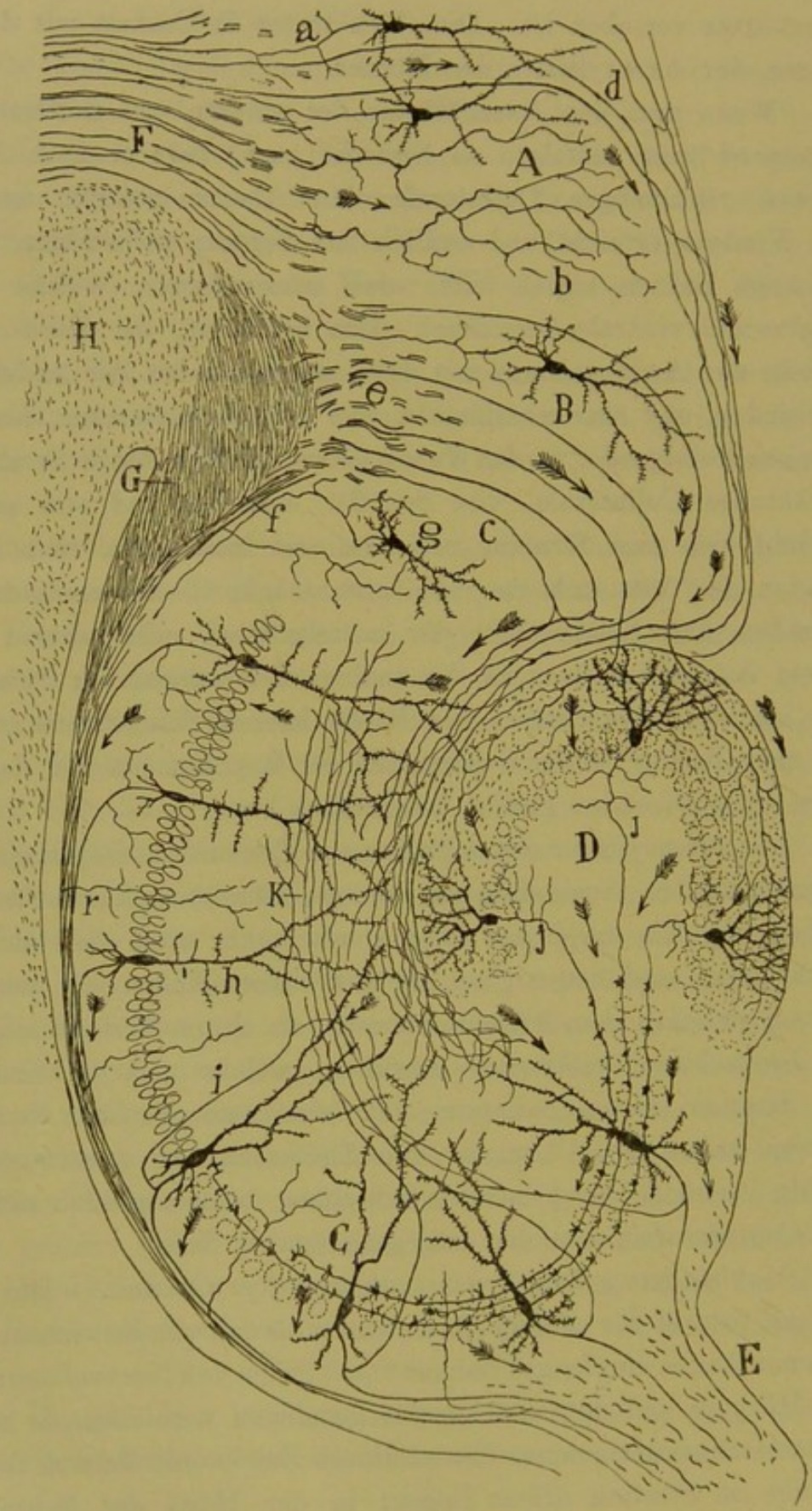


Fig. 53.

Schemm der Structur und der Verbindungen des Ammonshorns.

A, Ganglion der Occipitalspitze; B, Subiculum; C, Ammonshorn; D, Fascia dentata; E, Fimbria; F, Gingulum; G, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; H, Corpus callosum; a, Axencylinder, welche in das Gingulum eintreten; b, Fasern des Gingulum, welche im Herd der Occipitalspitze enden; c, perforirende, spheno-ammonische Fasern; d, perforirende Gingulumfasern; e, Schicht der oberen spheno-ammonischen Fasern; g, Zelle des Subiculi.

ersten Abzweigungen desselben treten sie in Contact mit den langen, rückläufigen oder Associationscollateralen, sowie mit Verzweigungen der Commissurenfasern (Psalterium ventrale), und mittelst des Endbüschels schliesslich empfangen sie den Impuls, der aus den exogenen Fasern kommt, welche sich über das Stratum lacunosum und die Lamina medullaris circumvoluta verzweigen. Diese letzten exogenen Leiter kommen bekanntlich aus der Molecular- oder plexiformen Schicht des Subiculum und der Präsubiculargegend und stellen aufsteigende Fasern der weissen Substanz dieser Herde dar (Fig. 53, e, c).

Fascia dentata. — Dieses Rindengebilde besteht im Wesentlichen aus einem System von Neuronen mit kurzem Axencylinder, welche den Riesenpyramiden der Umgebung und der unteren Gegend des Ammonshorns angegliedert und subordinirt sind (Fig. 53, D).

Die Körner sind kleine eiförmige Zellen, gewöhnlich ohne Basilar-dendriten und mit einer Gruppe von divergirenden Protoplasmafortsätzen versehen, welche letztere in der oberflächlichen oder plexiformen Schicht verzweigt sind. Der dünne Axencylinder entspringt aus dem unteren Ende des Körpers, zieht in die darunter liegende plexiforme Schicht, wo er Collateralen aussendet. Diese sind mit den Dendriten der Zellen mit langem und kurzem Axencylinder, welche in tiefen Schichten liegen, verbunden; dann erreicht er die Formation der grossen Pyramiden, verliert durch Auftreten von verzweigten Stacheln seine Glätte und endet unter Contact mit dem Körper und dem dicken Schaft dieser letztgenannten Zellen (J).

Die, der Stromaufnahme dienende Oberfläche der Körner ist eine zweifache: Der Körper und der Anfang des Schafts, an denen sich die Verzweigungen der Zellen mit kurzem und aufsteigendem Axencylinder vertheilen, welche in der darunter befindlichen plexiformen Schicht liegen, und das periphere Protoplasmabüschel; letzteres ist über die Molecularschicht der Fascia dentata ausgestreckt, und mit ihm treten in Contact die freien Verzweigungen zahlreicher exogener Fasern, welche aus der Lamina medullaris circumvoluta kommen.

Es repräsentiren also die Körner eine Pallisade von Zwergneuronen, welche zwischen gewisse zuleitende, exogene, aus der weissen Sub-

stanz stammende Fasern und die grossen, im Hilus und dem unteren Theil des Ammonshorns gelegenen Projectionspyramiden eingeschaltet ist. Im Schema Fig. 53 gebe ich eine Uebersicht der wesentlichen Structur des Ammonshorns und der Fascia dentata und sind die Hauptverbindungen der Neurone sowie die Bahnen bezeichnet.

Capitel IX.

SYSTEME EXOGENER FASERN, WELCHE IN DAS AMMONSHORN UND DIE FASCIA DENTATA EINTRETEN. — SPHENO-AMMONISCHE BAHN.

Einer der schwierigsten Punkte der Anatomie des Ammonshorns ist der Ursprung und die Endigung seiner exogenen Fasern. Daher wird es Niemanden wundern, wenn wir bei der ausserordentlichen Wichtigkeit dieser Frage für die Klärung der physiologischen Bedeutung des Ammonshorns ihr eine ganz besondere Sorgfalt gewidmet haben. Nachdem ich bald erkannte, dass die bedeutende Ausdehnung dieser Organe und die Menge von weisser Substanz bei den Windungen der Katze, des Hundes und des Menschen ein unüberwindliches Hinderniss für die Bestimmung des Ursprungs der erwähnten exogenen Fasern bilden, habe ich vorwiegend (sowohl mit der Weigert- wie mit der Golgischen Methode) am Kaninchen, Meerschweinchen und an der Maus gearbeitet. Bei letzterer wurden die Präparate am instructivsten, wie die folgenden Figuren beweisen werden.

Bevor ich jedoch in die Darstellung eintrete, ist der gegenwärtige Stand der Frage zu kennzeichnen. Im Allgemeinen nehmen die Autoren an, dass die exogenen Fasern des Ammonshorns und der Fascia dentata aus den Riechganglien hervorgehen; in jene sollen sie mit den Pfeilern des Trigonums gelangen; es sollen ausserdem Verbindungen zwischen dem Gyrus uncinatus und dem Cingulum einerseits und dem Ammonshorn andererseits bestehen. Jedoch sagen sie uns nichts über den Ursprung und die Endigung der Fasern, noch etwas Genaueres über den Ort der Verbindungen.

Einige Autoren seien hier citirt:

Kölliker, welcher den Fornix und das Septum pellucidum verschiedener Säugethiere mit Hülfe der Weigertschen Methode untersucht hat, neigt zu der Annahme, dass die secundären Riechcentren (Lobulus pyriformis, Pedunculus des Bulbus, Tuberculum olfactivum, etc.) ihre Axencylinder zum Ammonshorn senden, und zwar auf dem folgenden Wege: zuerst sollen sie die Riechstrahlung des Septum pellucidum (Zucker-*kandl's* Strahlung) treffen, von hier die weisse Substanz des Gyrus cinguli erreichen, indem die einen quer durch das Corpus callosum, die anderen längs des Knies desselben verlaufen; alsdann ziehen sie zum Ammonshorn, woselbst sie sich vielleicht in jene centripetalen verzweigten Fasern fortsetzen, welche ich aus dem Alveus hervorgehen sah³⁶) und die in dem Stratum radiatum, lacunosum und moleculare des Ammonshorns enden. Genaueres theilt Kölliker über den Eintrittspunkt in letzteres nicht mit³⁷). Wir wissen also nicht, ob die Eingangspforte dieser Riech-Bahn das Subiculum oder die Pfeiler des Trigonums sind. Vielleicht diese letzteren, denn nach Kölliker ist die Verbindung zwischen dem Subiculum und dem Ammonshorn nicht centripetal, sondern centrifugal, d. h. dass die im Horn entsprungenen Axencylinder in den Alveus ziehen und, in die Rinde des Subiculus sich erhebend, sich in dieser verzweigen, aus der vielleicht eine neue, im Gyrus hippocampi endende Bahn hervorgeht.

Eine ähnliche Ansicht veröffentlichte Edinger³⁸), welcher eine besondere Aufmerksamkeit dem Studium der Riechbahnen der niederen Wirbelthiere widmete. Nach dem Frankfurter Neurologen wird die Olfactorius-Ammonshornbahn dargestellt durch die innere Riechstrahlung, welche schon bei den Reptilien existirt und die er unter dem Namen Tractus cortico-olfactorius septi beschreibt. Diese aufsteigende Riechbahn, bei den Säugethieren von Zucker-*kandl* beschrieben (Riechbündel des Ammonshorns nennt sie dieser Autor), entspringt in der Marksubstanz des Riechfeldes, besonders an der inneren Fläche des Lappens, zieht dann nach innen und hinten, unter das Knie des Corpus callosum, kreuzt das Septum und erreicht endlich den Septalrand des Fornix, um sich in die Fimbria und das Ammonshorn zu erstrecken. Ein Theil dieser zuführenden Fasern soll sich im Septum kreuzen, die Mehrzahl jedoch eine homo-

laterale Bahn bilden. An anderen Stellen seines Buches erörtert Edinger die Vermuthung, dass die erwähnte Riechstrahlung des Septums seinen Ursprung inmitten des Bulbus olfactivus nimmt, vielleicht in der Rinde desselben.

Das Ammonshorn soll auch Verbindungen mit dem Cingulum haben, jedoch erwähnt er nicht, wie dieselben stattfinden. In Fig. 183 erscheint das Cingulum reproducirt als eine vom Lobulus olfactivus bis in die Nähe des Subiculums sich erstreckende Bahn, während in Fig. 379, woselbst die langen Associationsbündel gezeigt werden, genanntes Bündel bis in die Sphenoidalspitze des Gehirns verlängert erscheint. Man ersieht daraus, dass Edinger zwischen verschiedenen Ansichten hin und her schwankt. Bezüglich des Gyrus fornicatus bezweifelt er, dass er mit dem Ammonshorn in Verbindung steht.

Die Auffassungen von Kölliker und Edinger, theilweise die bereits älteren von Broca, Honegger, Ganser, Zuckerkandl reproducirend, werden von der Mehrzahl der modernen Neurologen, wie Turner, van Gehuchten, Elliot Smith, Löwenthal etc., getheilt.

Ich will bald erklären, dass alle die Mühe, welche ich zu dem Zweck aufgewendet habe, bei den kleinen Säugethieren, besonders den makrosmatischen, das Vorhandensein einer quer durch das Septum zu den Pfeilern des Trigonums sich erstreckenden Riechbahn zu bestätigen, vergeblich gewesen sind. Natürlich existirt die Zuckerkandlsche Strahlung, jedoch kommt sie nach meiner Meinung nicht aus der Riechrinde; in Wirklichkeit giebt es in ihr, wie wir später sehen werden³⁹⁾, zwei Arten von Bahnen: absteigende, centrifugale, aus dem Gyrus fornicatus und den sogenannten Fornix longus Forels bildend, und aufsteigende, centripetale, anscheinend aus dem Pedunculus cerebri und im Septum verzweigt.

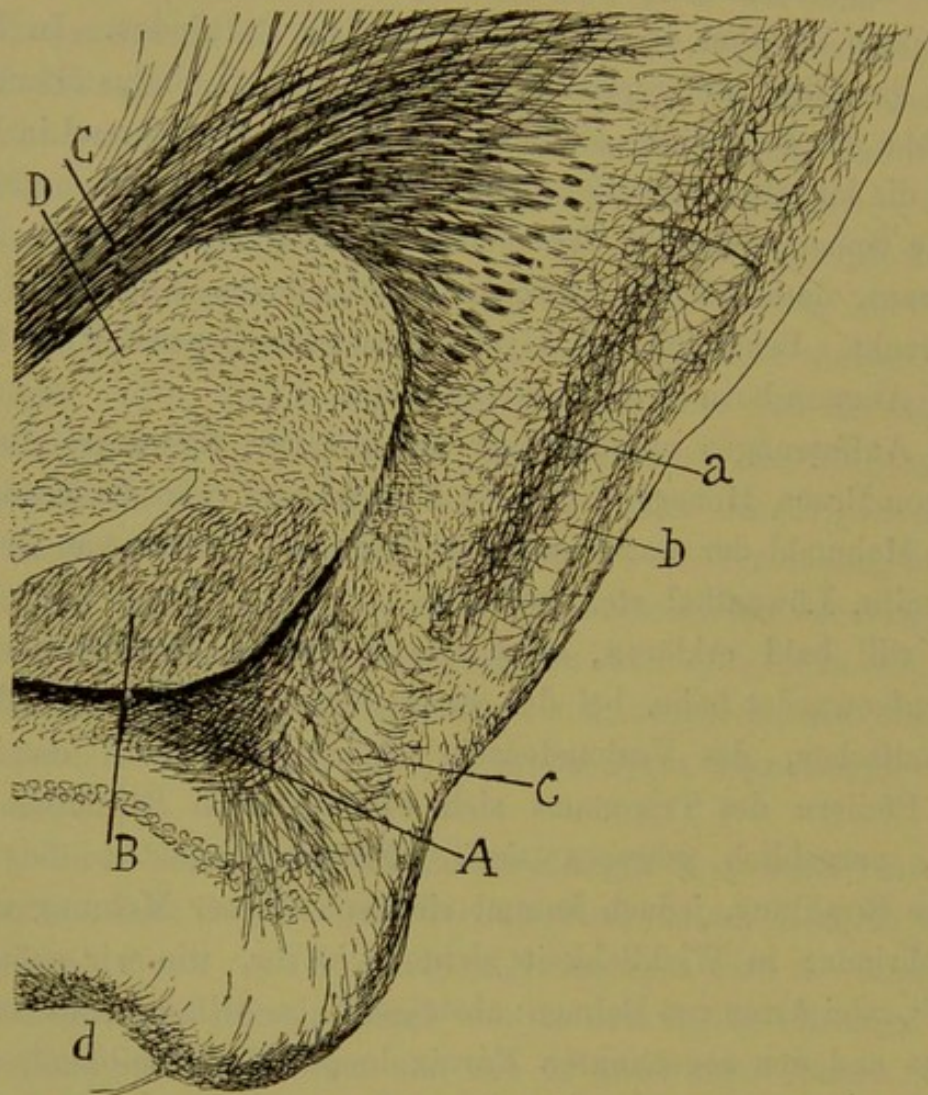
Das Septum empfängt nun positiv eine aus den unteren Gegenden des Gehirns stammende centripetale Strahlung, jedoch enden diese Fasern, deren Olfactorius-Ursprung ich nicht feststellen konnte, in der Wand des Septums, ohne jemals seine Grenzen zu überschreiten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Autoren diese zuführenden Bahnen des Septums in die Zuckerkandlsche Riechstrahlung inbegriffen haben und dass die in ihrem oberen Theile sehr geringe Nähe derselben zu den Pfeilern des

134 Systeme exog. Fasern, welche in das Ammonshorn u. die Fascia eintreten etc.

Trigonums (es giebt Stellen, wo beide Faserarten sich vermischen) sie an eine Continuität hat glauben lassen, die nicht existirt.

Dagegen beweisen meine Untersuchungen ohne jeden Zweifel, dass

Fig. 54.



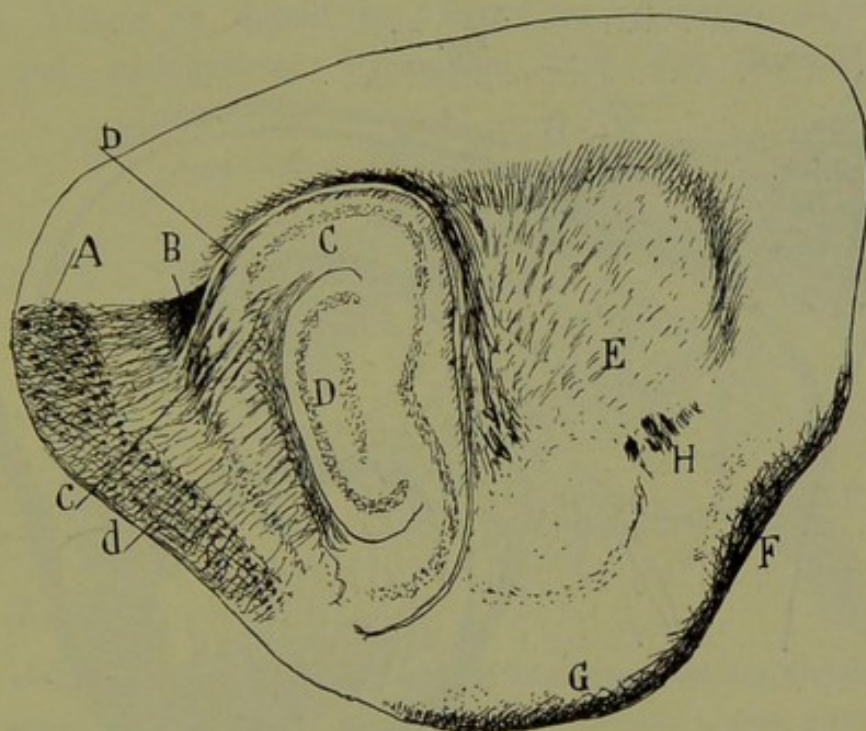
Sagittalschnitt durch das Gehirn des Meerschweinchen.

A, Schnitt der perforirenden, aufsteigenden Spheno - Ammonsbahn; B, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; C, Cingulum; D, Corpus callosum (Weigert-Palsche Methode).

das Ammonshorn und die Fascia dentata Fasern empfangen, welche im Gyrus fornicatus entsprossen sind, ferner solche, die aus dem Indusium und den Striae supracallosae hervorgehen, und vor Allem ein sehr starkes, bei den kleinen Säugethieren in der That colossales System, das aus der spheno-occipitalen oder oberen Riechrinde hervorgeht. Der

Vollständigkeit halber erwähne ich noch die Gruppe von Fasern, welche aus dem Subiculum hervorgehen und in den Alveus des Ammonshorns eintreten. Kurz, in dieses Organ, wie in die Fascia dentata, dringen und hier haben ihr Endziel die spheno-ammonische Bahn, das Cingulum, die Nervi Lancisii und die in den Zellen des Subiculus entsprungene (subiculo-ammonische) Bahn. Man sieht, dass

Fig. 55.



Sehr seitlicher Sagittalschnitt des Mäusehirns.

A, Centrum olfactivum super. oder spheno-occipitale; B, spheno-ammonischer oder gekreuzter Strang; C, obere Portion des Ammonshorns; D, Fascia dentata; E, Corpus striatum; F, äussere Riechwurzel; G, sphenoidale untere Riechrinde; H, vordere Commissur; c, obere, d, untere, perforirende Bündel des Horns; b, spheno-alveare Bahn.

alle diese Bahnen in die weisse Substanz des Subiculus und Präsubiculus eintreten, in Centren, welche man als Vorhof der zuführenden Bahnen des Ammonshorns und der Fascia dentata betrachten könnte.

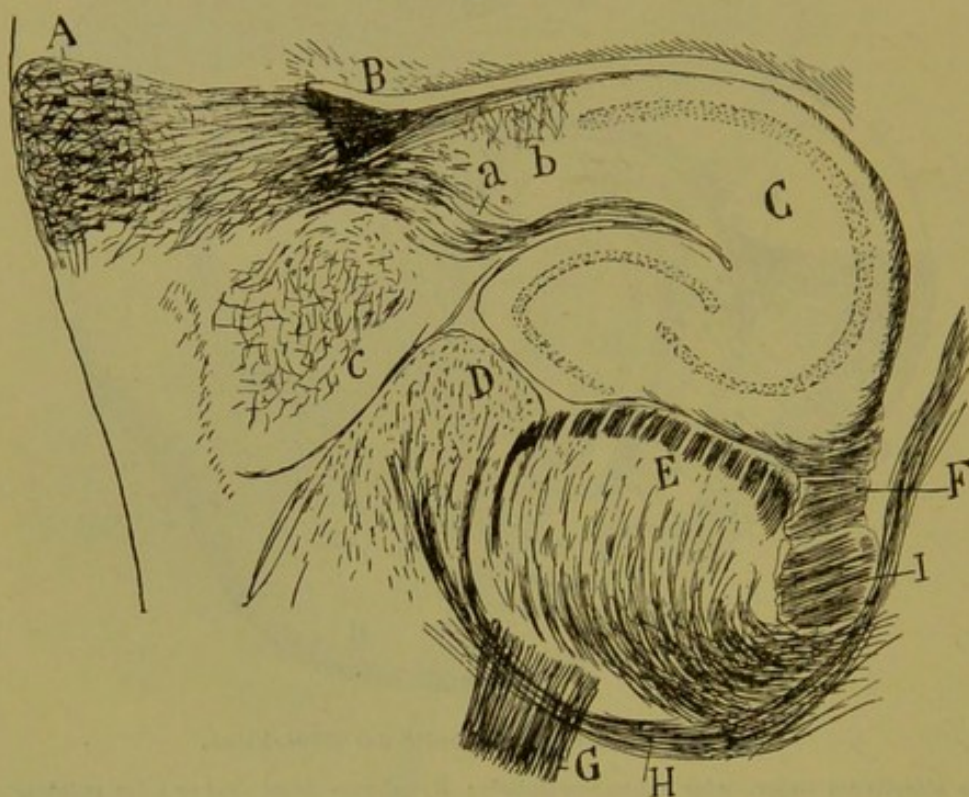
Was das centrifugale System des Ammonshorns anlangt, so ist es nichts Anderes als die Fimbria und ihre Fortsetzung in die Pfeiler des Trigonums und die Strahlung des Tuber cinereum. Der sogen. Fornix longus Forels scheint mit dem Ammonshorn nicht in Verbindung zu stehen; nach allgemeiner Ansicht, die ich bestätigen konnte, geht er aus

dem Gyrus fornicatus und vielleicht auch aus dem Indusium hervor, die Projections- oder Pedunculusbahn der Zellen dieser Centren darstellend.

Spheno-ammonische Bahn.

Im hinteren Rande der spheno-occipitalen Rinde der Maus, des Kaninchens und des Meerschweinchens unmittelbar unterhalb jener Concavität, welche die Höhe dieses Randes zur Beherrbergung des vorderen Vier-

Fig. 56.



Sehr seitlicher Schnitt durch Gehirn und Ammonshorn der Stügenden Maus.

A, seitlicher Rand und oberes Ende des Centrum sphenoccipitale; B, gekreuzter Strang; C, Ammonshorn; D, Corpus geniculatum internum; E, externum; a, aufsteigende, perforirende spheno-ammonische Bahn,

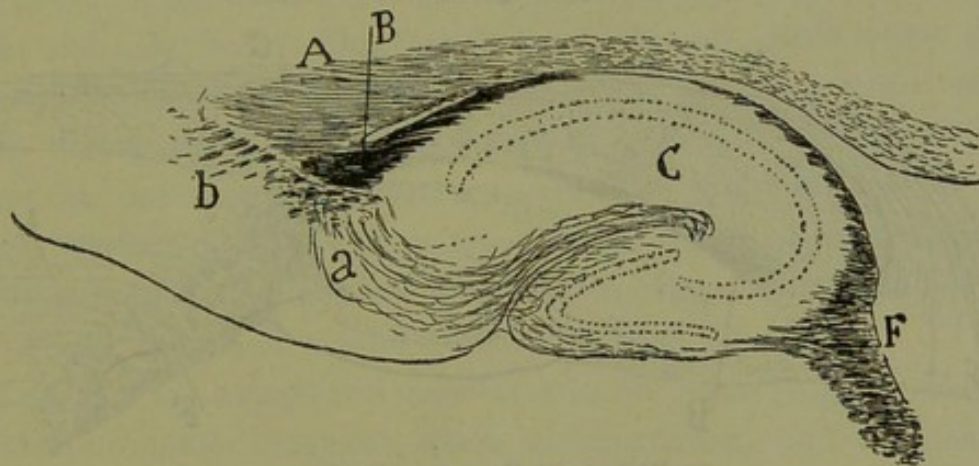
hügels bietet, liegt ein von dem Rest der Gehirnrinde völlig abgegrenzter Nervenherd, welcher sich von dieser namentlich in Golgipräparaten (Fig. 55, A) durch einen sehr dichten, in den mittleren und oberflächlichen Schichten gelegenen Nervenplexus unterscheidet.

Um Irrthümer zu vermeiden und in Hinsicht auf seine Lage in dem Winkel, welcher gebildet wird durch den hinteren Rand des Lobulus soccipitalis bei seinem Uebergang in den sphenoidalen, wollen wir diese

Ganglion als Centrum angulare oder speno-occipitale*) bezeichnen. Die Nisslsche Methode fördert in diesem Rindentheil eine Textur zu Tage, welche viel complicirter ist als die der übrigen Gehirngegenden, da ausser den vier classischen Schichten eine neue tiefe, von Körnern und eine andere, oberflächliche, von Sternzellen gebildete sich zeigen. Die Details der Structur dieses Herdes und die Erörterung über seine Beschaffenheit finden sich in einem anderen Capitel.

Hier kommt es darauf an, daran zu erinnern, dass aus den grossen und mittelgrossen Pyramiden und den Sternzellen dieses

Fig. 57.



Ein anderer, mehr innerer Schnitt durch das Ammonshorn und den Winkelstrang.

A, Corpus callosum; B, Winkelstrang; C, Ammonshorn; F, Fimbria; a, obere, perforirende speno-ammonische Fasern.

Herdes eine beträchtliche Associationsbahn hervorgeht, die nach dem Ammonshorn gerichtet ist. Dieselbe ist nichts Anderes als jener in der weissen Substanz des Subiculus gelegene Strang, aus dessen oberflächlichem Theil, wie viele Autoren beobachtet haben, radiäre aufsteigende Bündel hervorgehen. Dieselben kreuzen den dem Ammonshorn nächsten Theil des Subiculus und erreichen die Molecularschicht desselben (Stratum lacunosum und moleculare), um hier sich zu verzweigen und zu enden (Fig. 54, A). Jedoch enthält die weisse subiculare und präsubiculare Substanz ausserdem, wie ich schon früher auseinandersetzte, eine andere,

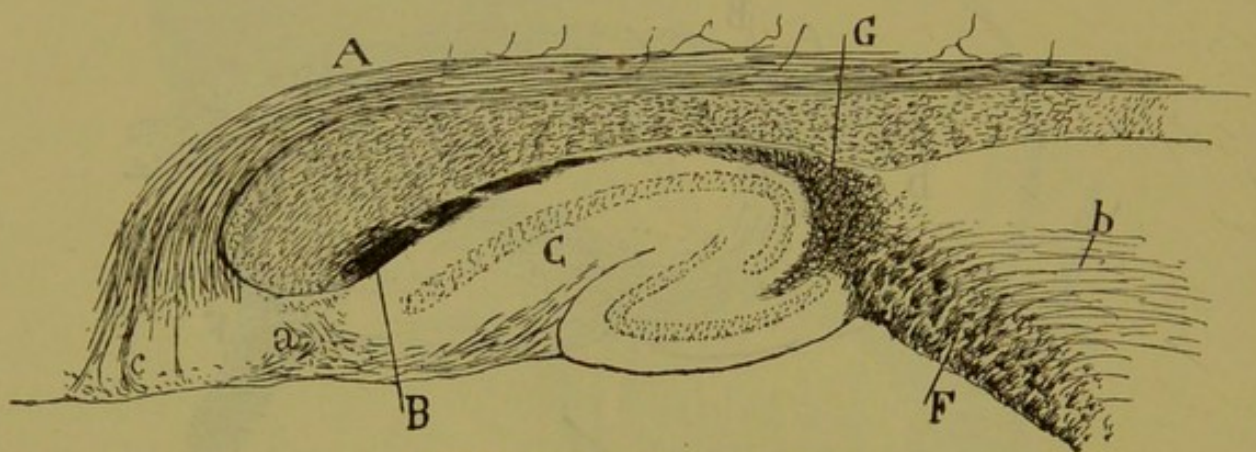
*) Im Original am Ende der Abhandlung, in dieser Übersetzung bereits im Kap. V beschrieben.

über und hinter der vorstehenden befindliche Bahn (Fig. 54, C); dies ist die Bahn des Cingulums, von der später die Rede sein wird.

Die grosse speno-ammonische Bahn besteht aus drei Strängen: dem Winkel- oder gekreuzten Strang (Winkelstrang genannt, weil er im Grunde der Subicularfalte liegt), den perforirenden oder directen speno-ammonischen Bündeln und der speno-alvearen Bahn.

Winkelstrang oder gekreuzte speno-ammonische Bahn. — Wenn man Sagittalschnitte des Gehirns eines kleinen Säugethiers untersucht, nach vorheriger Weigertscher oder Golgischer Färbung,

Fig. 58.



Sagittalschnitt längs des Cingulums.

A, Cingulum; B, Winkel- oder gekreuzter Strang; C, Ammonshorn.

so erscheint in der weissen Substanz des Subiculus, unter der seitlichen Verlängerung des Knies des Corpus callosum und oberhalb des Ammonshorns ein sehr starker, deutlich abgegrenzter Strang mit dreieckigem Durchschnitt, dessen Fasern sich von denen des Balkens durch grössere Dicke und von denen des Cingulums und den perforirenden speno-ammonischen durch grössere Zartheit abheben (Fig. 54, B).

Dieser Strang verläuft in transversaler Richtung und etwas schräg von unten nach oben, von der Hirnrinde des speno-occipitalen Randes bis zur Mittellinie, in der er sich nach unten vom Splenium des Corpus callosum, oberhalb des Endtheils des Ammonshorns findet, und endlich einen Theil, wenn nicht das Ganze dessen bildet, was Ganser und Kölliker Psalterium dorsale genannt haben. Die Bestimmung des Ursprungs und Verlaufs einer so wichtigen Bahn ist bei Sagittalschnitten durch das

Gehirn einer wenige Tage alten Maus sehr leicht. Wie in den Fig. 55 und 56 zu sehen, welche einen sehr seitlichen Schnitt darstellen, sind die Fasern dieses Stranges die Fortsetzung der Axencylinder des oberen Endes des Centrum speno-occipitale (*B*). Diese Stelle des Ganglions besitzt eine feinere und gedrängtere Structur, als die der übrigen Rinde ist; es gehen sehr zahlreiche Axencylinder aus ihr hervor, welche zuerst in gerader Linie nach vorn ziehen und, in der Nähe des Ventrikelwinkels angekommen, sich spalten und nach innen und oben wenden. Infolge dieses Wechsels der Richtung zeigen die Sagittalschnitte diese Fasern quer oder schräg geschnitten. Die Fortsetzung der erwähnten Axencylinder in die Fasern des speno-ammonischen oder Winkelstrangs vollzieht sich gewöhnlich durch einfaches Umbiegen; nicht selten jedoch trifft man die Spaltung in zwei Aeste: einen dicken, welcher den erwähnten Strang bildet, und einen nach aussen gerichteten, der vielleicht bestimmt ist, das Corpus striatum zu erreichen und sich in den Stabkranz zu begeben. Diese Bifurcationen treten besser in Horizontal- als in Sagittalschnitten zu Tage, bei denen naturgemäss beide Aeste sich als Punkte zeigen und nicht weiter verfolgt werden können.

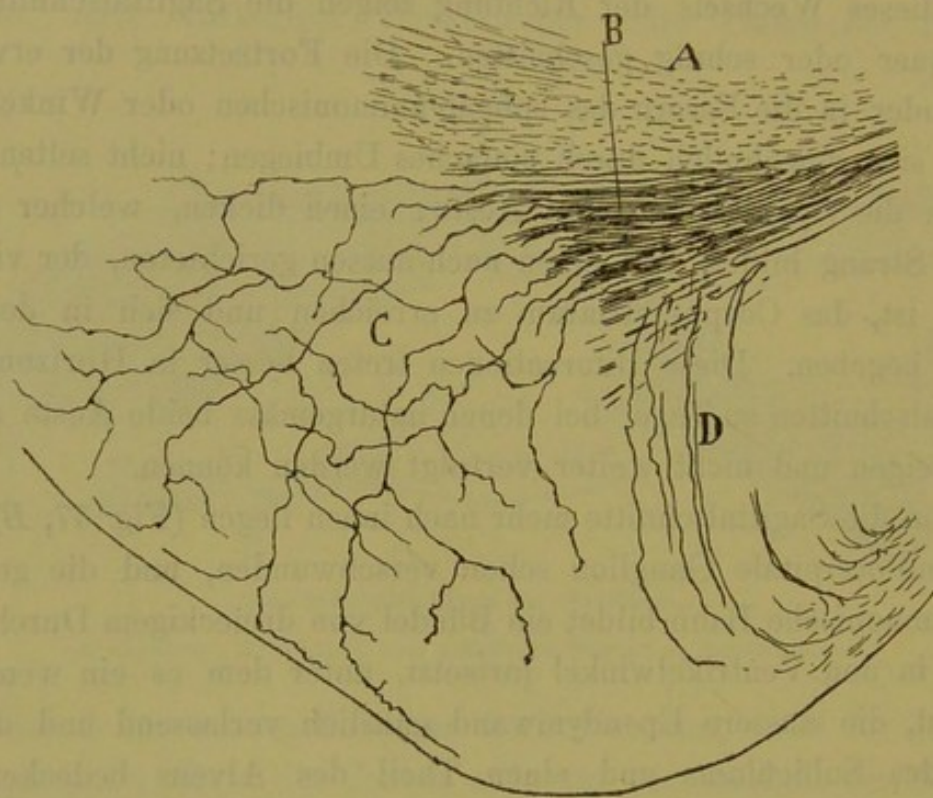
Wenn die Sagittalschnitte mehr nach innen liegen (Fig. 57, *B*), so ist das speno-occipitale Ganglion schon verschwunden, und die gekreuzte speno-ammonische Bahn bildet ein Bündel von dreieckigem Durchschnitt, das sich in den Ventrikelwinkel fortsetzt, unter dem es ein wenig nach vorn zieht, die äussere Ependymwand gänzlich verlassend und die tiefe Grenze des Subiculums und einen Theil des Alveus bedeckend. Je näher der Mittellinie, desto mehr verlängert sich das von dem genannten Strange gebildete Dreieck und desto mehr Terrain gewinnen seine Fasern oberhalb des Alveus (Fig. 58, *B*).

In Schnitten schliesslich, welche durch die Mittellinie oder in deren Nähe verlaufen, zeigt sich der Strang von unten nach oben abgeplattet, an das Corpus callosum angeheftet, von dem er durch einige Fasern des Fornix longus Forels getrennt ist, und unten über einen grossen Theil des Alveus oder die obere Grenze des in diesem Theile rudimentären Ammonshorns sich erstreckend. Oft erscheinen die erwähnten Winkel Fasern zu separaten Bündeln (Fig. 60, *B*) angeordnet, welche sich in dünner Schicht schräg von hinten nach vorn und von oben nach unten

ausdehnen und vermöge deren das Splenium des Corpus callosum sich mit den höheren, aus der Basis der Fimbria stammenden Commissuralfasern verbindet.

Diesen mittleren Zug der gekreuzten spheno-ammonischen Bahn beobachtet man auch deutlich in Frontalschnitten des Gehirns, welche durch das Splenium des Corpus callosum gehen. Es zeigt sich hier die erwähnte Bahn als ein queres Band weisser Substanz, vom Corpus cal-

Fig. 59.



Sagittalschnitt durch das Subiculum und Präsubiculum der viertägigen Maus.

A, Corpus callosum; B, Winkelstrang; C, Focus praecommissuralis; D, perforirende spheno-ammonische Bündel.

losum durch den Fornix longus getrennt und zwischen den beiden Subicula oberhalb des oberen Endes der beiden Ammonshörner ausgestreckt. In ihrem queren und centralen Verlauf scheinen diese gekreuzten Fasern die Ebene nicht zu wechseln, noch Collateralen abzugeben; nur selten beobachtete ich ein absteigendes Aestchen, welches zu Fasern gehören dürfte, die mit spheno-ammonischer Leitung nichts zu thun haben.

Seitliches Ende des Winkel- oder gekreuzten spheno-ammonischen Strangs. In der Höhe des Ganglion praesubiculare

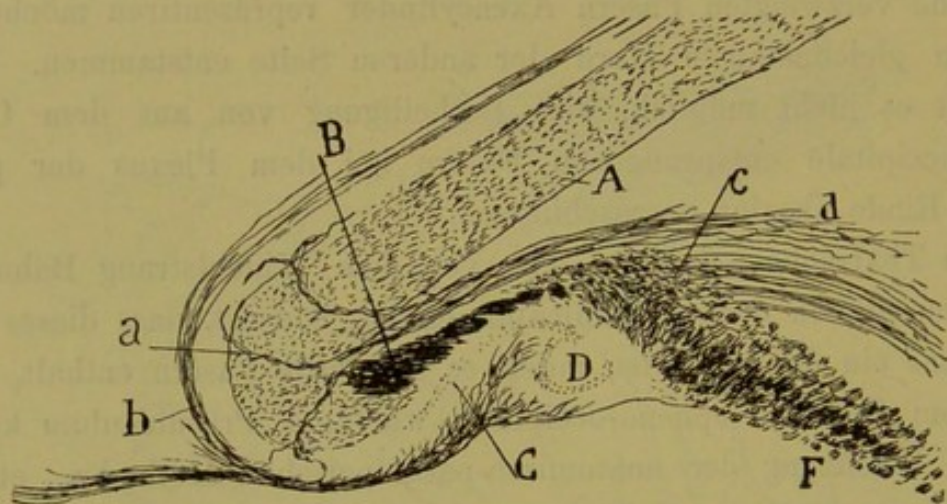
angelangt, und besonders in den hinteren und unteren Theilen desselben, entsendet derselbe einige starke Markfasern, bald terminale, bald collaterale, die in die Rinde dieses Herdes eintreten und zwischen den Zellen jene dichte complicirte Verzweigung erzeugen, von der schon gesprochen wurde (Fig. 59, C). Diese Endbahnen, nur einen Theil der Winkelbahn darstellend, scheinen in der Mehrzahl oder ausschliesslich aus der Mittellinie zu kommen. Und wie die erwähnte Bahn auch Axencylinder empfängt, welche aus den Pyramidenzellen des Präsubiculum entspringen und welche zum grossen Theil nach innen ziehen, wie in Fig. 63, a zu sehen, so wäre es nicht sonderbar, wenn die genannten in der Präsubicularrinde verzweigten Fasern Axencylinder repräsentiren möchten, die aus dem gleichnamigen Herd der anderen Seite entstammen. Gleichwohl ist es nicht möglich, eine Betheiligung von aus dem Centrum speno-occipitale entsprungenen Fasern bei dem Plexus der präsubicularen Rinde absolut auszuschliessen.

Die Thatsache jedenfalls, dass von dem Winkelstrang Bahnen sich abzweigen, die in dem Präsubiculum enden, beweist, dass dieses System wenigstens ein doppeltes ist, indem es gekreuzte Fasern enthält, die sowohl vom Centrum speno-occipitale wie vom Präsubiculum kommen. Nur die Benutzung der anatomisch-pathologischen Methoden, etwa der Marchischen, könnte endgültig entscheiden, ob beide Contingente ausschliesslich Commissuralfasern repräsentiren oder gekreuzte Associationsbahnen, welche sich von dem Ganglion speno-occipitale der einen Seite zu dem Präsubiculum der anderen erstrecken.

Giebt die erwähnte Commissura speno-ammonica Fasern an das Ammonshorn der entgegengesetzten Seite ab? Trotzdem ich auf den Verlauf der Fasern dieses Strangs besonders Acht gegeben habe, kann ich über die Einzelheiten nichts Sicheres angeben. In verschiedenen Präparaten beobachtete ich, dass, nachdem diese Bahn die Mittellinie passiert hat und im Subiculum der entgegengesetzten Seite angelangt ist, sich Collateralen und Endfasern mit perforirendem Verlauf abzweigen, welche die plexiforme Schicht erreichen und in das Ammonshorn eintreten; jedoch nehmen diese Fasern ihren Ursprung in unteren und plexiformen Schichten des Strangs, in welchen sich die speno-ammonischen, oberen perforirenden Fasern mit denen des Cingulum

vermischen. Es dürfte daher nicht möglich sein, zu sagen, ob diese Leiter in ihrer Gesamtheit aus dem Cingulum kommen, oder ob ein Theil von ihnen auch aus dem Winkelstrang der entgegengesetzten Seite stammt. Jedenfalls verhehle ich nicht, dass die letzte Ansicht mir als die plausiblere und natürlichere erscheint. Wenn eine solche Vermuthung durch die Beobachtung definitiv bestätigt werden sollte, so könnte ein gut Theil des Winkelstrangs als gekreuzte Bahn zwischen dem Ganglion spheno-occipitale der einen Seite und dem Ammonshorn der entgegen-

Fig. 60.



Sagittalschnitt nächst der Mittellinie.

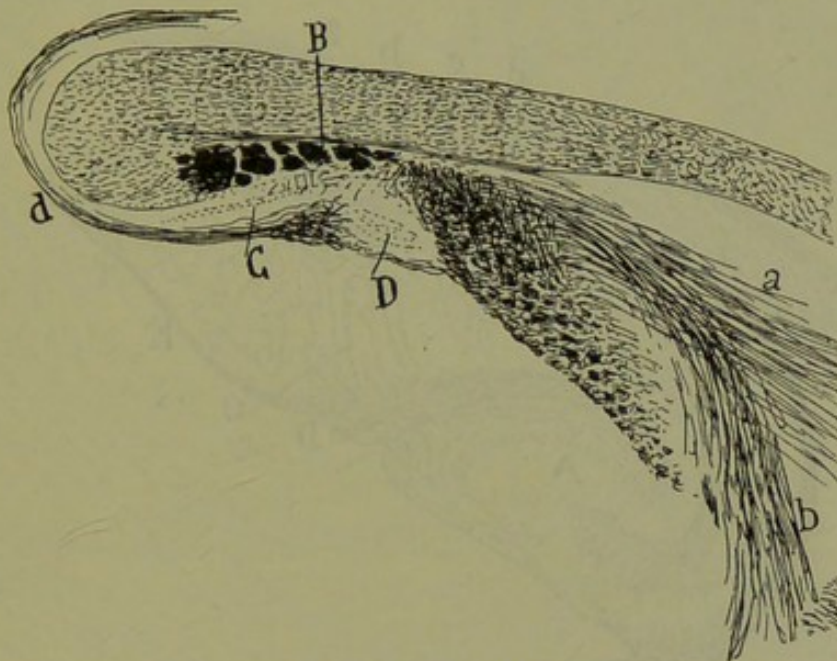
A, Corpus callosum; B, Psalterium dorsale; b, Nervi Lancisii; C, Ammonshorn; D, Fascia dentata.

gesetzten betrachtet werden, im Gegensatz zu den direkten spheno-ammonischen Bahnen, von denen wir bald sprechen werden.

Es sei endlich, um die Untersuchung dieses gekreuzten Stranges zu beschliessen, hinzugefügt, dass in seinem Beginn, im Ganglion spheno-occipitale, immer, wie später zu beschreiben sein wird, centripetale Fasern zu treffen sind, d. h. solche, die im intermediären Nervenplexus dieses centralen Herdes verzweigt sind. Diese nicht sehr zahlreichen Bahnen haben, nach unseren Präparaten zu urtheilen, ihr Ende in dem oberen Zellconglomerat des Ganglion spheno-occipitale, eine Stelle, aus der auch die Mehrzahl der centrifugalen oder die gekreuzte spheno-ammonische Bahn bildenden Fasern hervorgeht.

Alles in Allem: aus der Zusammenfassung meiner Beobachtungen über das Ziel der Fasern der Winkel- oder gekreuzten Bahn ergibt sich als wahrscheinlich, dass dieser wichtige Querstrang aus wenigstens drei Arten von Bahnen besteht: Commissuralfasern des Präsubiculum, Commissuralfasern des Ganglion sphenoccipitale und gekreuzten sphenammonischen Fasern. Es ist klar, dass nach dem gegenwärtigen Stand

Fig. 61.



Medianer Sagittalschnitt.

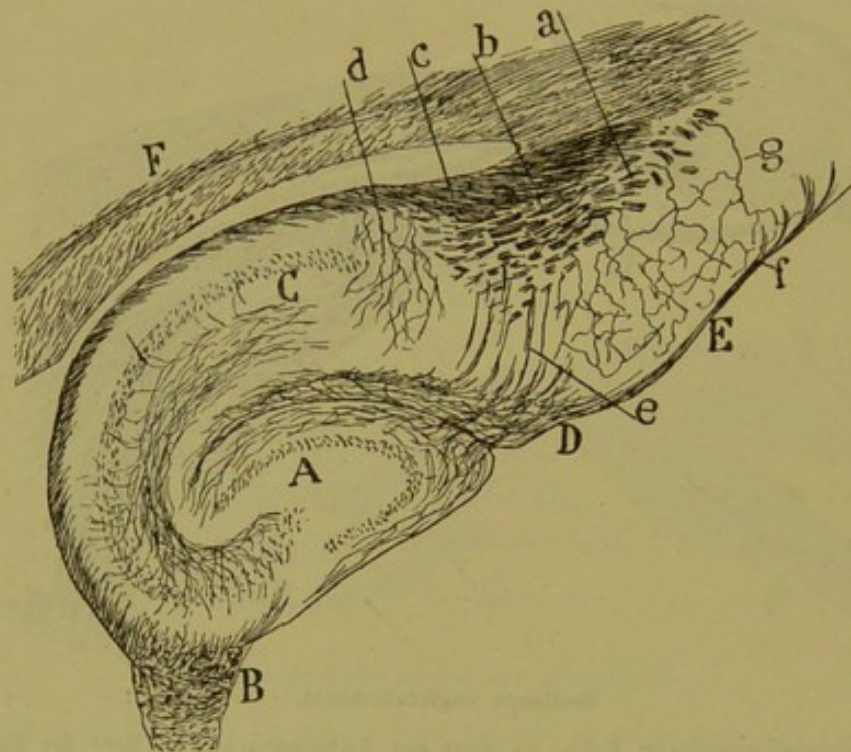
B, gekreuzte sphenammonische Bahn; *C*, Rest des Ammonshorns; *D*, Rest der Fascia dentata; *d*, Striae internae supracallosae und Fasciola cinerea.

unseres Wissens weder die quantitative Beteiligung derselben, noch der Ort, welchen sie im Querschnitt des grossen Winkelstrangs einnehmen, sich genau bestimmen lässt.

Die beschriebene sphenammonische gekreuzte Bahn ist nichts Anderes als das Psalterium dorsale Gansers und Köllikers, eine bei den Nagethieren hoch entwickelte quere Bahn, welche fast alle Autoren für eine interammonische Commissur halten. In Wirklichkeit sendet das Ammonshorn und wahrscheinlich auch das Subiculum seine Commissuralfasern zu der Fimbria und dem suprafimbriale Strang der Mittellinie (siehe später), dem allgemeinen Endziel auch der Projectionsbahnen

dieser Centren. Ueberdies, dass das Psalterium dorsale (meine Winkel- oder gekreuzte speno-ammonische Bahn) mit der Fimbria und dem extraventriculären Alveus nichts zu thun und mit dem Ammonshorn wenige oder schwache Verbindungen hat, ist eine von einigen Autoren ausgesprochene Behauptung, worunter wir Honegger⁴⁰⁾ citiren müssen, nach welchem eine Verbindung zwischen genanntem, unter dem Bal-

Fig. 62.



Sagittalschnitt durch den oberen Theil des Ammonshorns.

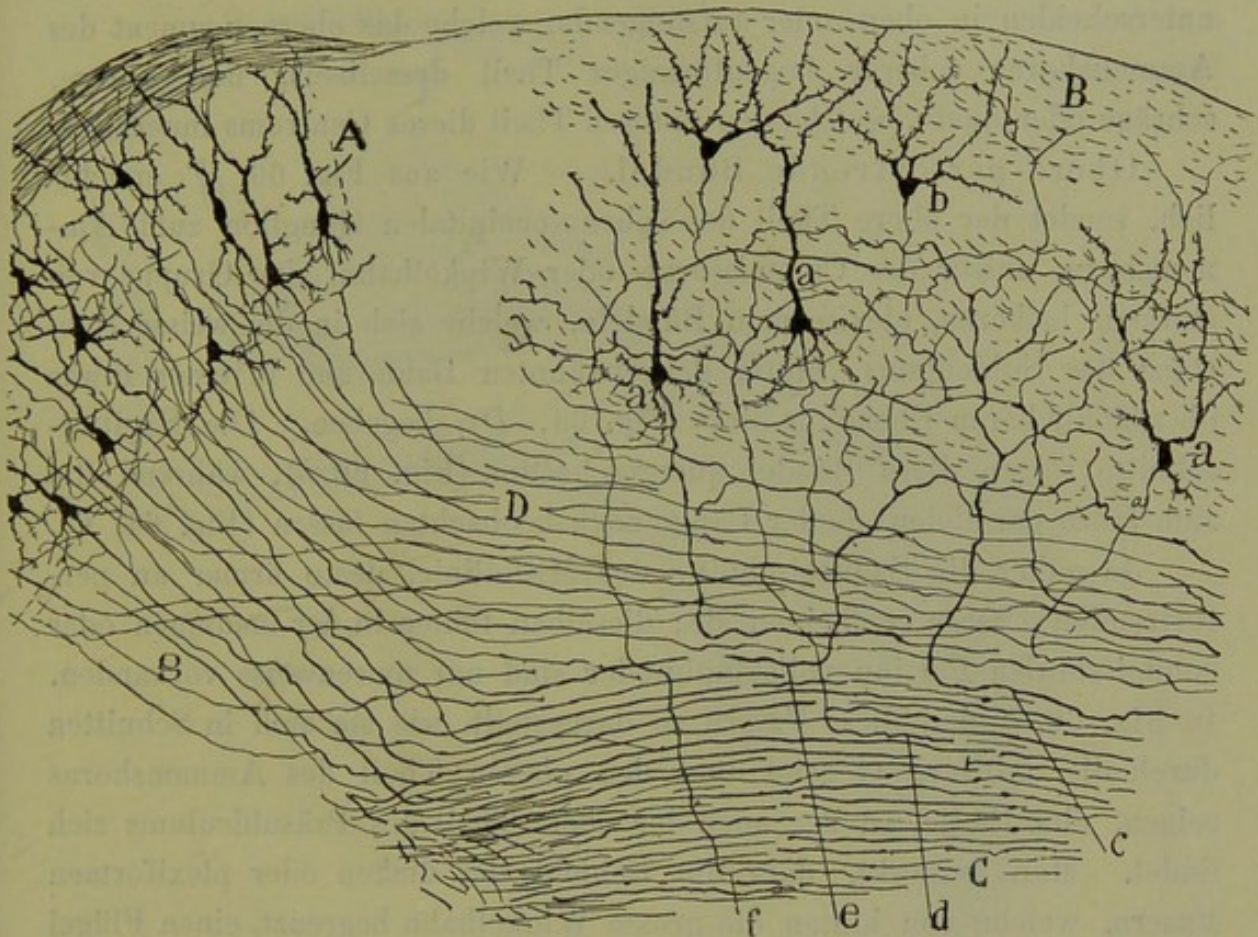
A, Fascia dentata; B, Fimbria; C, Ammonshorn; D, Subiculum; E, Präsubiculum; a, aufsteigende, schwache Bündel unter dem Präsubiculum; b, gleichartige Bündel unter dem Subiculum; e, perforirende speno-ammonische Bündel des Subiculus; c, Winkel- oder gekreuzter Strang; d, Collateralen der speno-alvearen Bahn; g, Endfasern im Präsubiculum.

ken befindlichen Commissuralstrang und der oberflächlichen weissen Lamelle des Subiculus existirt. Déjerine⁴¹⁾ tritt dieser Ansicht bei, versichert jedoch, dass (was wir wenigstens bei kleinen Säugethieren für zweifelhaft halten) diese Bahn ebenfalls Fasern des Cingulums und des intraventriculären Alveus empfängt. Nach diesem Autor soll das Psalterium dorsale nicht nur eine Commissur zwischen den Ammonshörnern darstellen, sondern auch eine gekreuzte Associationsbahn

zwischen dem Gyrus fornicatus und dem Ammonshorn der entgegengesetzten Seite.

System der perforirenden spheno-ammonischen Fasern. — Beim Subiculum habe ich schon das Vorhandensein von Faserbündeln

Fig. 63.



Horizontaler, quer von innen nach aussen gerichteter Schnitt durch den [hinteren] Theil der sphenoccipitalen Rinde der zwölf-tägigen Maus.

A, oberes Stück des sphenoccipitalen Ganglions; B, präsubiculares Ganglion; C, Winkel- oder gekreuzter Strang; D, Bündel, welche die aufsteigende, perforirende sphenoccipitale Bahn bilden.

erwähnt, welche, aus der weissen Substanz stammend, die graue Rinde bis zur plexiformen Schicht des genannten Centrums und des Ammonshorns durchsetzen. Hier will ich einige Details über Ursprung und Ende dieser Bahnen hinzufügen.

Die Sagittalschnitte sind für das Studium des Ursprungs der perforirenden Fasern wenig geeignet. Jedoch bestätigen sich in ihnen,

namentlich wenn sie sehr seitlich liegen und das Ganglion sphenoccipitale oder seine Nachbarschaft umfassen, zwei wichtige Thatsachen, nämlich: 1. dass diese Fasern nicht aus dem Winkel- oder gekreuzten Strang hervorgehen, sondern direct aus der Rinde des gleichseitigen Ganglion sphenoccipitale und aus den mittleren und unteren Theilen desselben; 2. dass die perforirenden Fasern sich durch ihre Lage und Richtung unterscheiden in obere oder aufsteigende, welche das obere Segment des Ammonshorns (oberer bogenförmiger Theil desselben), und untere, schräge oder quere, welche den unteren Theil dieses Centrums innerviren.

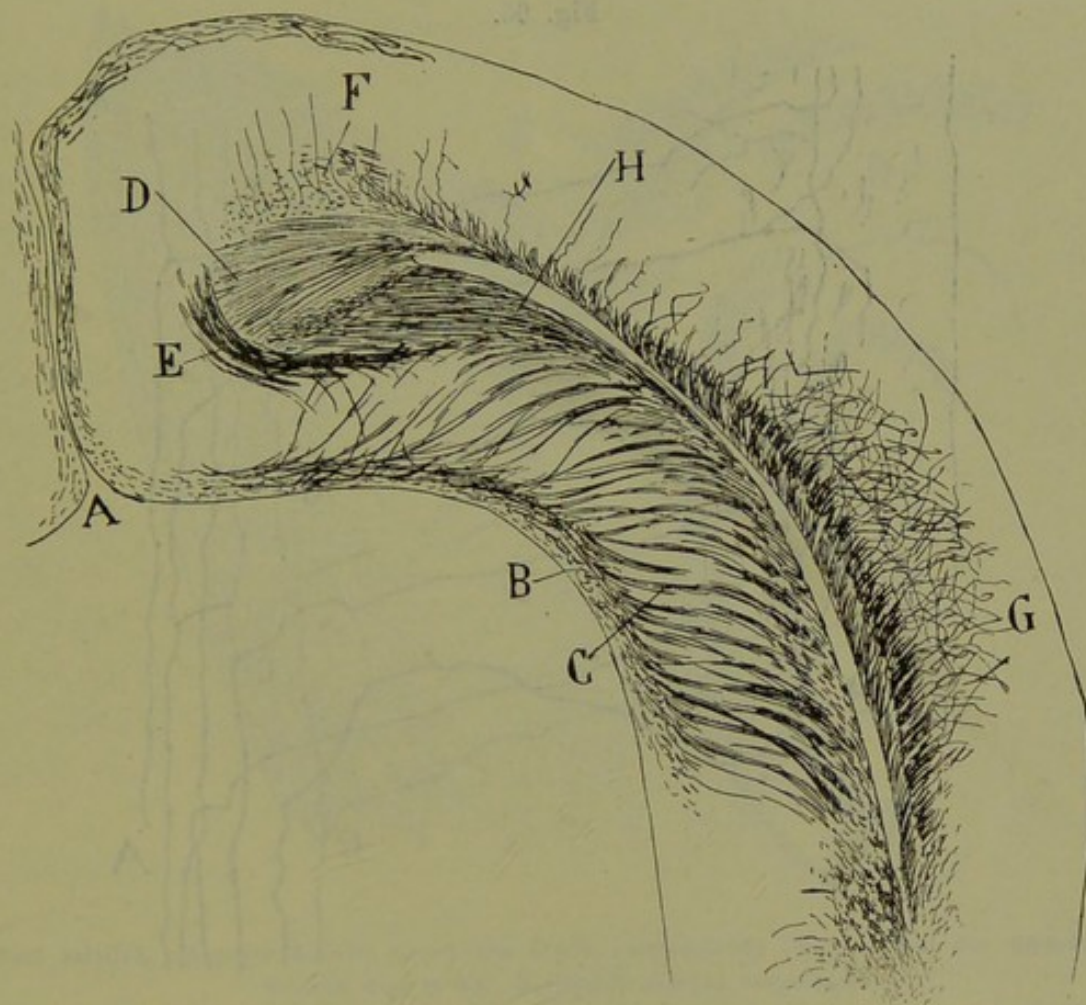
Obere perforirende Bündel. — Wie aus Fig. 66, *F* ersichtlich, sendet der obere Theil des sphenoccipitalen Ganglion zum Ammonshorn, ausser der Commissural- oder Winkelbahn, eine Gruppe von starken, lockeren, plexiformen Bündeln, welche sich in die weisse Substanz des Subiculus, hinter der erwähnten Bahn und in einer etwas oberflächlicheren Ebene als diese (Fig. 63, *D*), begeben. Die Sagittalschnitte zeigen diese Bündel quergeschnitten (Fig. 62 *b*), während die zum Horn parallelen sie der Länge nach beobachten lassen (Fig. 64, *C*).

Je näher die Sagittalschnitte der Mittellinie, desto ärmer an perforirenden Fasern erscheinen sie; dieselben fehlen in der medianen oder commissuralen Portion vollständig oder sind nur spurenweise vorhanden. In Fig. 62, *b* sind diese Fasern so dargestellt, wie sie sich in Schnitten durch die mittlere Gegend und den oberen Theil des Ammonshorns zeigen, eine Stelle, an der auch der obere Theil des Präsubiculus sich findet. Man bemerkt, dass die Schicht der dicken oder plexiformen Fasern, welche von hinten die grosse Winkelbahn begrenzt, einen Flügel unter dem Subiculum, einen anderen unter dem Präsubiculum besitzt. Aus dem letzteren gehen zum Theil (die anderen entspringen aus dem grossen Commissuralbündel) Endfasern hervor, welche in Fig. 62, *g*, weil der Maus von wenigen Tagen entsprechend, verhältnissmässig zart erscheinen, während aus dem subicularen Flügel zahlreiche perforirende Bündel treten (*e*).

Die Herkunft genannter perforirender Fasern lässt sich in Sagittalschnitten schwer feststellen. Auch in mehr seitlichen, den einzigen, bei denen man dem Ziel näher kommen kann, erscheinen die Bündel mehr oder weniger schräg unter dem Ventrikelwinkel geschnitten,

und ihr Eintritt in den Sphenooccipitalherd, wegen des grossen Umfangs des Strangs im Allgemeinen deutlich erkennbar, ist es nicht bei jeder einzelnen Faser. In vollständig horizontalen Schnitten sind die Schwierigkeiten geringer, und es zeigt sich mit Bestimmtheit, dass die perfor-

Fig. 64.



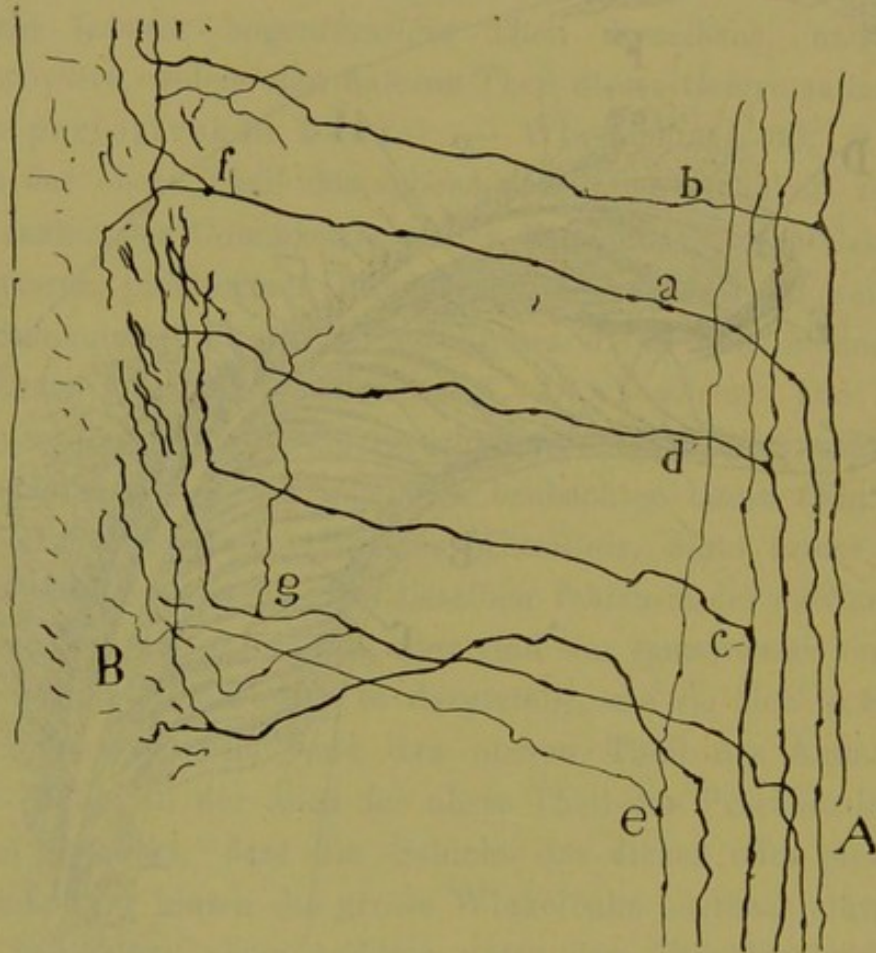
Längsschnitt durch den oberen Theil des Subiculums.

A, Fissura interhemisphaerica; B, Subiculum; C, perforirende obere spheno-ammonische Bündel; D, Corpus callosum; E, Cingulum; H, Winkel- oder gekreuzter Strang.

irenden Bündel aus einem Strang schräger oder längsgerichteter Fasern hervorgehen, die nahe dem Ventrikelwinkel liegen, einem Strang, zu welchem sich von aussen her eine enorme Menge horizontaler, aus den Pyramiden des Ganglion spheno-occipitale stammender Axencylinder erstreckt. Bezüglich ihrer Deutlichkeit lassen diese Schnitte, namentlich

wenn, wie es häufig vorkommt, die spheno-ammonischen Bahnen die einzigen gefärbten sind, etwas zu wünschen übrig, weil wegen ihres schrägen Verlaufs es nicht möglich ist, die Axencylinder, jeden für sich, vom Ganglion spheno-occipitale bis zur Molecularschicht des Subiculus zu verfolgen; immer wird man sie an irgend einem Punkte ihres ex-

Fig. 65.



Details der perforirenden, oberen spheno-ammonischen Bahn, die in Fig. 64 dargestellt ist.

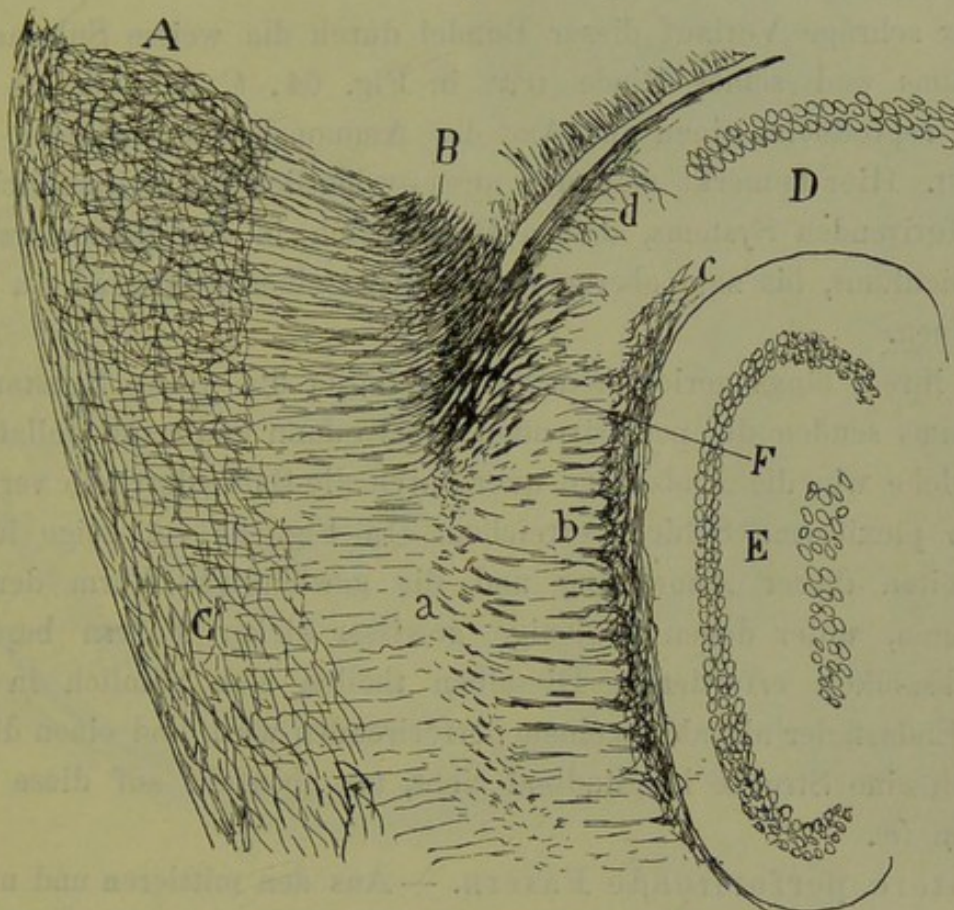
A, aufsteigende Fasern der weissen Substanz des Subiculus; B, Molecularschicht des Subiculus
a, b, c, e, perforirende Collateral- und Endfasern.

tracorticalen Verlaufs, besonders im Niveau der weissen Substanz des Subiculus und seiner tiefen Schichten, durchschnitten finden.

Glücklicher Weise gelingt die individuelle Verfolgung der Fasern, was wohl eine Gewähr gegen jeden Irrthum bietet, in Schnitten, die nicht genau horizontal, sondern etwas schräg seitlich gerichtet sind, sodass sie in einer Hemisphäre über das Corpus callosum ziehen und in

der anderen das obere Ende des Ganglion spheno-occipitale, die Commissuralbahn und das Präsubiculum einnehmen. Wie man in Fig. 63, A sieht, gehen aus dem oberen Theil des Ganglion spheno-occipitale zwei Schichten von Fasern hervor: eine tiefe, compacte, in den Winkelstrang

Fig. 66.



Weit seitlich gelegener Schnitt durch das spheno-ammonische Centrum und das Ammonshorn ähnlich dem in Fig. 55, jedoch stärker vergrössert.

A, oberer Theil dieses Centrums; F, spheno-ammonische, perforirende, innerhalb des Subiculus gelegene Bündel; a, b, perforirende untere Bündel; E, Fascia dentata; B, Winkelstrang.

sich fortsetzend (C), und eine oberflächliche, lockere, deren Fasern sich in verschiedenen Höhen spalten, um zu den tiefen Schichten des Subiculum zu gelangen und sich in perforirende Fasern umzuwandeln (D). Dieselbe Figur zeigt überdies, dass die Mehrzahl der erwähnten Fasern direct aus den mittelgrossen und grossen Pyramiden hervorgehen, indem sie Endfasern, d. h. in den Axencylinder dieser Zellen sich fortsetzende

Fasern darstellen; es giebt jedoch speno-ammonische Fasern, welche, in der Nähe des Ependyms angelangt, sich in einen vorderen Ast spalten, der sich in der weissen Substanz der Hemisphäre verliert und in der Richtung nach dem Corpus striatum zu ziehen scheint, und in einen inneren, gewöhnlich dickeren, der für die perforirenden Bündel des Subiculums bestimmt ist.

Der schräge Verlauf dieser Bündel durch die weisse Substanz des Subiculums und seiner Rinde tritt in Fig. 64, *C* deutlich zu Tage; dieselbe reproducirt einen zur Axe des Ammonshorns parallelen Frontalschnitt. Hier bemerkt man den ausserordentlichen Fibrillenreichtum des perforirenden Systems, dessen Bündel sich in der Molecularschicht des Subiculums, bis zum oberen Endtheil desselben gelangend, zu Gruppen ordnen.

In ihrem längs gerichteten Verlauf durch die weisse Substanz des Subiculums senden die perforirenden Fasern dann und wann Collateralen aus, welche wie die Endzweige quer durch die Subicularrinde verlaufen und die plexiforme Schicht erreichen. In Fig. 65, *A* zeige ich die Einzelheiten dieser Anordnung und die gewöhnliche Form der Verzweigungen, unter denen diejenige gewisser dicker Fasern besondere Aufmerksamkeit erfordert. Dieselben theilen sich nämlich in einen dicken Endast, der alsbald zu einem perforirenden wird, und einen dünnen, der noch eine Strecke longitudinal zieht, um ebenfalls auf diese Weise zu enden (*c*).

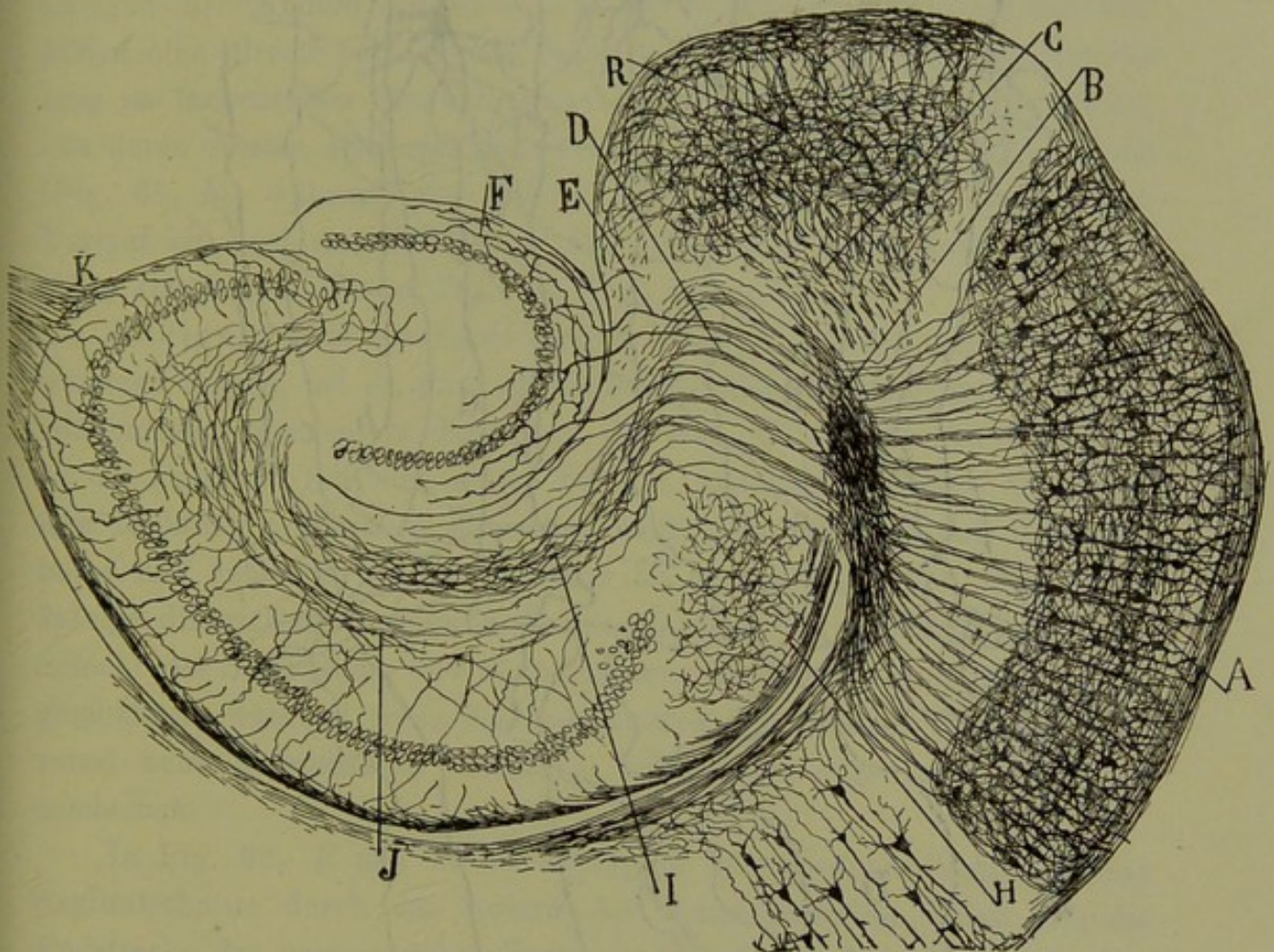
Untere perforirende Fasern. — Aus den mittleren und unteren Partien des Ganglion speno-occipitale geht eine grosse Zahl von Bündeln hervor, die weniger stark sind, als die oberen perforirenden, zu vertikalen Reihen angeordnet und für das untere Segment des Ammonshorns bestimmt. Diese Bündel findet man leicht in weit seitlichen Sagittalschnitten (Fig. 66, *a*); es zeigt sich, dass sie erst zu dem Ventrikelwinkel ziehen, sich dort spalten und einen queren Verlauf nehmen (weshalb sie in diesen Schnitten quergeschnitten erscheinen), um endlich, horizontal oder schräg gerichtet, in die Subicularrinde und das Ammonshorn einzutreten.

Die eingehendere Verfolgung dieser perforirenden Axencylinder gelingt vollständig in den Horizontalschnitten, welche ausser dem unteren

Segment des Ammonshorns die ventralen Theile des Ganglion sphenoccipitale umfassen.

Wie man in Fig. 67, *B* beobachtet, concentriren sich diese Axen-

Fig. 67.



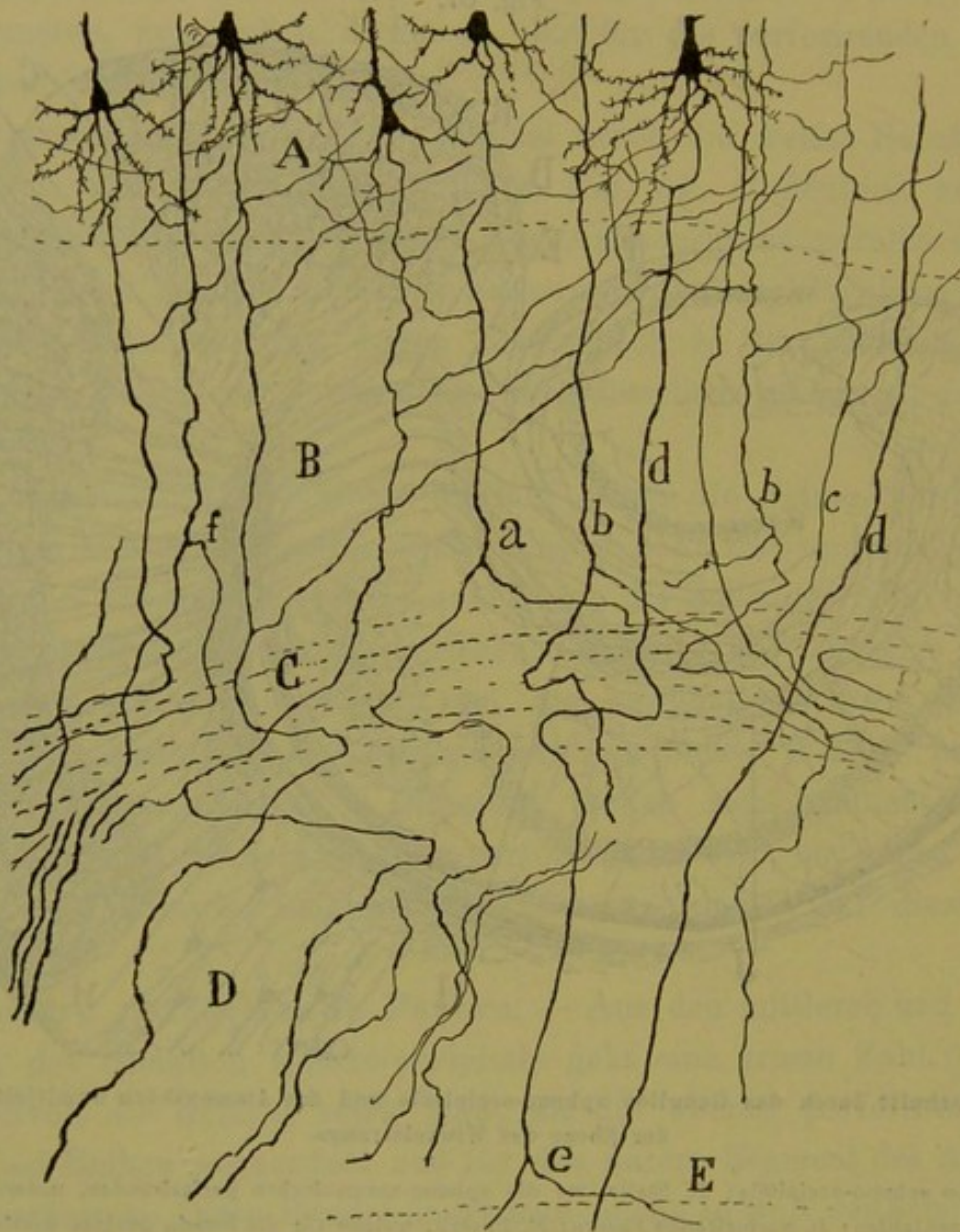
Horizontalschnitt durch das Ganglion sphenoccipitale und das Ammonshorn unmittelbar unter der Ebene des Winkelstrangs.

A, Ganglion sphenoccipitale; *B*, Stelle, wo die sphenoccipitalen perforirenden, unteren Bündel zusammenlaufen; *D*, perforirende Fasern; *E*, Fasern, welche für die Fascia dentata bestimmt sind; *H*, alveare sphenoccipitale Bahn und Plexus, welchen sie im Subiculum erzeugt; *I*, Vertheilung der perforirenden Fasern in der Zona lacunosa des Ammonshorns; *J*, Plexus von Collateralen des letzteren.

cylinder, in der Mehrzahl aus den mittelgrossen und grossen Pyramiden der sphenoccipitalen Rinde hervorgegangen, bevor sie das Subiculum erreichen, zu einer weissen subventricularen Lamelle, welche quer bis an den Rand des Scheitels des Subicularwinkels zieht; hier spaltet sich

dieser Faserzug nach einer Verdichtung in eine Gruppe divergirender Bündel, die sich über ein ziemlich ausgedehntes Gebiet des Subiculus

Fig. 68.



Einzelheiten des Ursprungs und Eintritts der Fasern des Ganglion sphenococcipitale in das Subiculum.

A, Schicht der grossen Pyramiden desselben; B, Schicht der Körner; C, Schicht der subsubiculären weissen Substanz; D, Subiculum; g, Ventrikelwinkel; a, b, gespaltene Fasern; d, dicke nicht gespaltene Fasern.

vertheilen und, fast horizontal die Rinde desselben kreuzend, sich in die plexiforme Schicht und das Ammonshorn begeben.

Die Einzelheiten über den Ursprung und Anfangsverlauf dieser Fasern ergeben sich aus Fig. 68, *a*, *b*, *d*. Unter allen haben die dicken Fasern den weniger complicirten Verlauf; sie ziehen fast direct von dem Ganglion speno-ammonicum zur Rinde des Subiculus, ohne sich zu verzweigen (*d*). Andere spalten sich im Bereich der weissen Substanz und bilden eine directe perforirende Faser und eine, welche sich eine Strecke lang im tangentialen Sinne fortsetzt (*a*). Endlich giebt es auch solche, von deren Aesten einer zur speno-ammonischen Bahn des Alveus zieht (Fig. 68, *b*), während der andere nach einem variablen tangentialen Verlauf ein perforirender bleibt. Die Bifurcation selbst kann auch vorzeitig stattfinden, wie in Fig. 68, *f*, zu sehen ist.

Endigung der perforirenden Fasern. — Wo sie auch herkommen mögen, sei es, dass sie collaterale oder terminale, perforirende, aufsteigende oder untere darstellen, die Art und Weise der Endigung ist die gleiche. Bei der ersten Schicht angelangt, ändern sie brüsk ihre Richtung und ziehen sämmtlich nach dem Endtheil des Ammonshorns und daher in querer Richtung zu diesem und dem Subiculum. Infolge dieses Bogens zeigt in Frontalschnitten die genannte plexiforme Schicht des Subiculus und Ammonshorns die Fasern quer oder schräg geschnitten, während sie in Sagittalschnitten des Gehirns, die fast transversal zum Ammonshorn verlaufen, schräg und sogar quergeschnitten erscheinen.

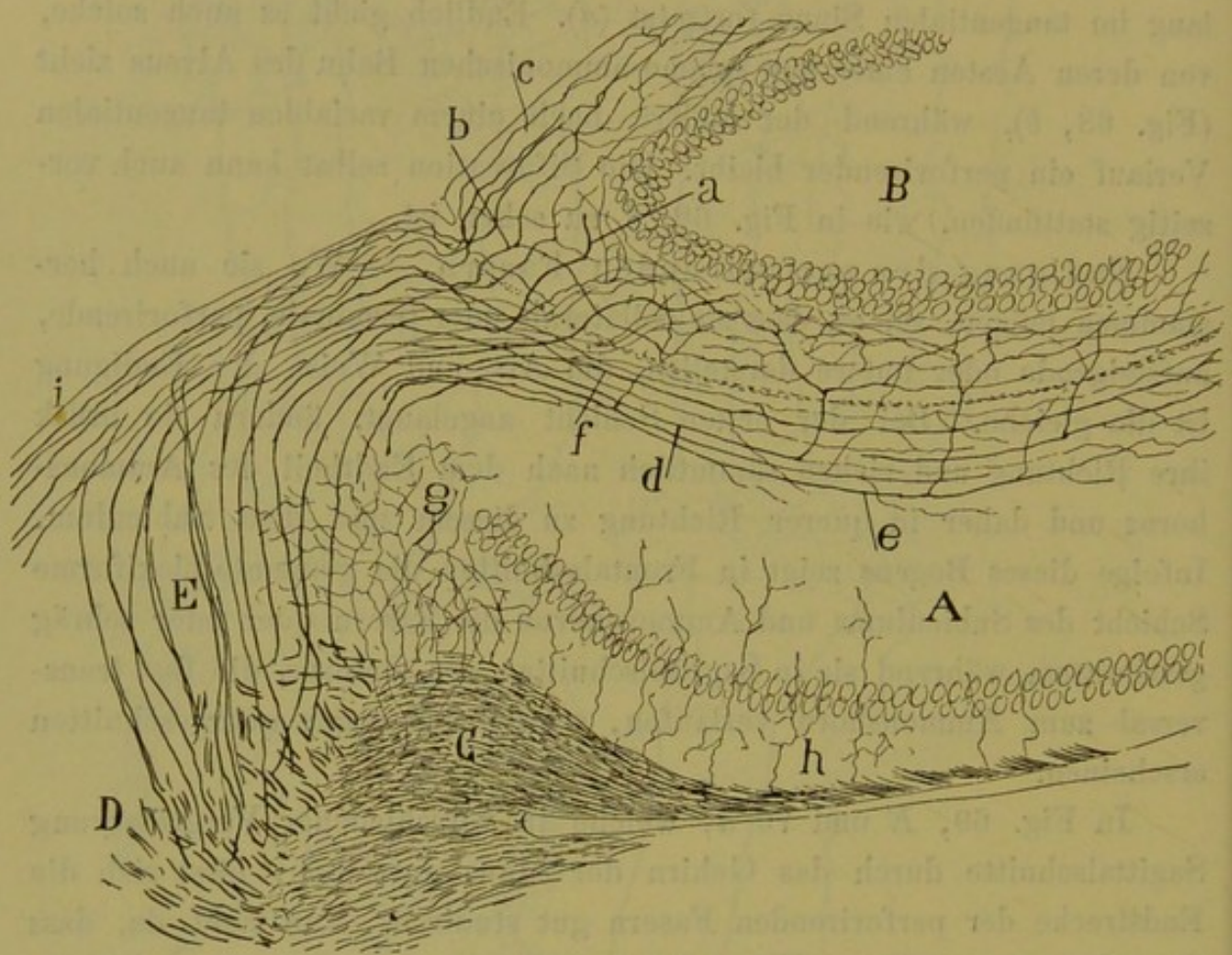
In Fig. 69, *E* und 70 *a*, welche in verschiedener Vergrößerung Sagittalschnitte durch das Gehirn der Maus darstellen, lässt sich die Endstrecke der perforirenden Fasern gut studiren. Man sieht da, dass die speno-ammonischen Verzweigungen die ganze Ausdehnung der Molecularschicht und der Zona lacunosa des Ammonshorns, sowie die ganze plexiforme Schicht der Fascia dentata einnehmen.

Ueber die Art der Endverzweigung der perforirenden Fasern habe ich Folgendes beobachtet: Sie lassen sich alle von diesem Gesichtspunkte aus in drei Arten sondern: direkte Fasern für die Fascia dentata, solche für das Ammonshorn und gemischte Fasern, d. h. in beiden dieser Centren verzweigte.

a) Die directen Fasern für die Fascia dentata sind vielleicht die stärksten von allen, obgleich solche von mittlerer Dicke nicht fehlen.

Sie ziehen zuerst ein Stück Weges, ohne sich zu verzweigen, über die plexiforme Schicht des Subiculus, und theilen sich, bei der Fascia angelangt, in zwei Züge, einen hinteren, gewöhnlich von mitteldicken Fasern gebildet, welche in den hinteren oder oberflächlicheren Theil

Fig. 69.



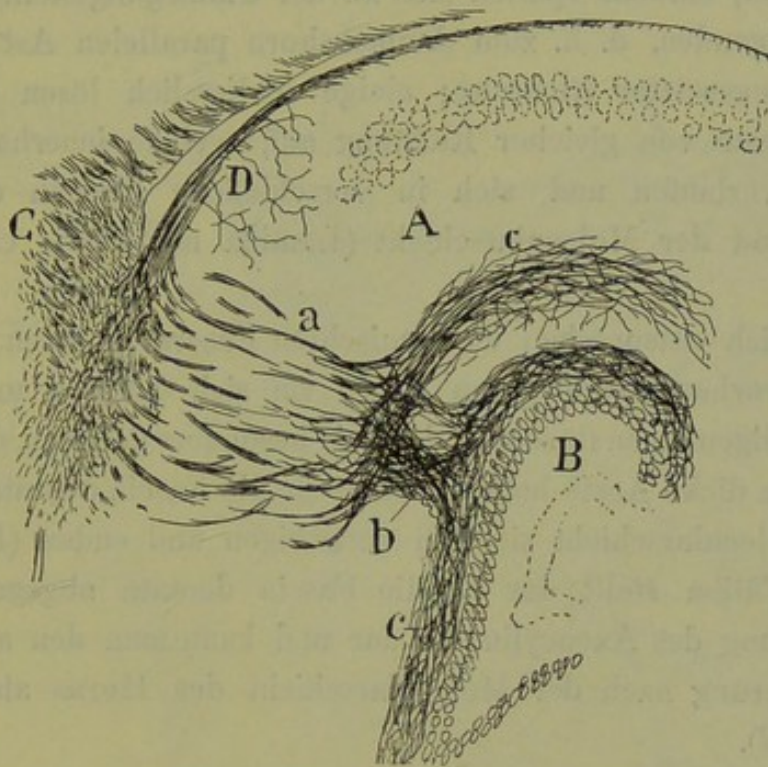
Verlauf und Endigungen der perforirenden oberen Fasern (Sagittalschnitt durch das Gehirn).

A, Ammonshorn; B, Fascia dentata; C, Winkel- oder gekreuzter Strang; D, aufsteigende Bahn, aus der die perforirenden spheno-ammonischen Fasern entspringen; E, perforirende Bündel.

der Fascia dentata eintreten, und einen vorderen, in welchem die dicken Fasern überwiegen, welche in den vorderen Theil sich begeben. Auf diese Weise in der plexiformen Schicht der Fascia angelangt, spalten sich die Fasern dieser Züge oder verzweigen sich complicirt, indem sie ihre Aeste durch lange Strecken parallel zu der genannten Schicht aussenden und einen dichten Plexus erzeugen, der

mit den dendritischen Büscheln der Körner in innigem Contact sich befindet. Einige dicke Fasern kreuzen, ohne sich aufzuhalten oder Aeste abzugeben, die ganze plexiforme Schicht der Fascia dentata und ändern in der Nähe der Körnerschicht die Richtung, wobei sie sich longitudinal oder parallel zu diesem Herd wenden und sich der Beobachtung entziehen.

Fig. 70.



Sagittaler und ein wenig schräger Schnitt des Ammonshorns und der Fascia dentata der Maus von 12 Tagen.

A, Ammonshorn; B, Fascia dentata; C, gekreuzter Winkelstrang; D, spheno-ammonisches alveares Bündel; a, obere perforirende Bündel; c, Verlängerung derselben nach der Molecularschicht des Ammonshorns; b, Bahn für die Fascia dentata.

Die Fascia dentata kann von ihren eigenen spheno-ammonischen Fasern oder von den Collateralen der gemischten in jedem beliebigen Punkte ihres Verlaufs getroffen werden; jedoch giebt es eine bevorzugte Stelle, an welcher die grosse Mehrzahl der genannten Züge eintritt. Diese Eingangsstelle, welche an einigen Präparaten von einem sehr dicken Bündel eingenommen erscheint (mehr oder weniger dicker Schnitt durch eine verticale Lamelle), entspricht der Nachbarschaft des Winkels der Fascia dentata (Fig. 70, b und Fig. 69, b).

b) Die für das Ammonshorn bestimmten Fasern sind die zahlreicheren und lassen sich leicht in den Sagittalschnitten verfolgen, von den perforirenden Bündeln bis zum Rande des Ammonshorns (Fig. 70, *a, c*). Sobald sie zur plexiformen Schicht des Subiculus gelangen, ist ihr Verhalten ein verschiedenes: im Allgemeinen krümmen sie sich, ohne sich zu verzweigen, und treten in einige der Längsbündel des Stratum lacunosum ein; manche spalten sich an der Umbiegungsstelle und liefern einen aufsteigenden, d. h. zum Ammonshorn parallelen Ast und andere von entgegengesetzter Richtung; einige schliesslich lösen sich in zwei oder drei Aeste von gleicher Richtung auf, welche innerhalb des Ammonshorns verlaufen und sich in verschiedene Ebenen des Stratum lacunosum und der Molecularschicht (*Lamina medullaris circumvoluta*) begeben.

c) Endlich entsprechen die gemischten Fasern in ihren allgemeinen Zügen den vorhergehenden, von denen sie sich dadurch unterscheiden, dass sie im Allgemeinen stärker sind, sowie besonders dadurch, dass sie einen oder mehrere dicke Aeste haben, welche in die Fascia dentata eindringen, in deren Molecularschicht sie sich verzweigen und enden (Fig. 69, *d, e*). In einigen Fällen stellt der an die Fascia dentata abgegebene Zweig die Fortsetzung des Axencylinders dar und kann man den anderen, d. h. die Verlängerung nach der Molecularschicht des Horns als Collaterale betrachten (*d*).

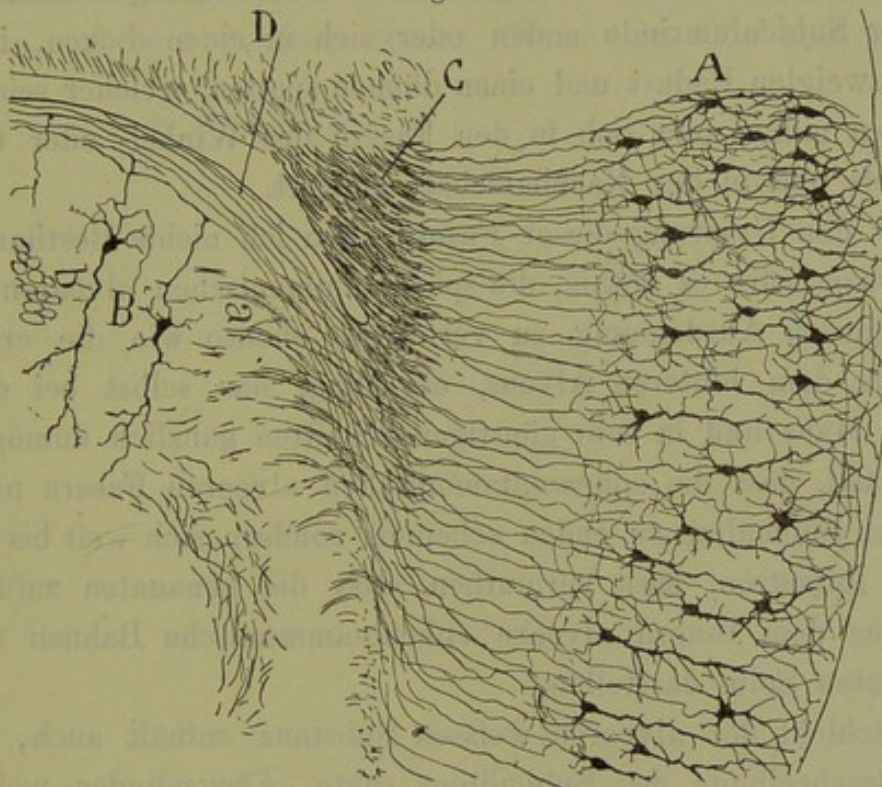
Da beim Menschen bekanntlich (siehe Fig. 12) ein sehr dicker Strang von weisser Substanz im Winkel zwischen Ammonshorn und Subiculum existirt sowie zahlreiche dicke perforirende Bündel, welche sich zum Stratum lacunosum und moleculare des Ammonshorns und zu der *Lamina medullaris circumvoluta* und der Fascia dentata begeben, so ist anzunehmen, dass sich hier ebenfalls eine perforirende speno-ammonische Bahn sowie ein Winkel- oder gekreuzter speno-ammonischer Strang befindet.

Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als, wie ich schon angegeben habe, die genannten Bahnen ebenso wie der Focus speno-occipitalis, aus dem sie hervorgehen, im Gehirn des Hundes und der Katze existiren, wo sie eine aussergewöhnliche Stärke erreichen.

Alveare speno-ammonische Bahn. (Fig. 67, *H.*) — Untersucht man seitliche sagittale Schnitte, d. h. solche, welche das Ganglion

spheno-occipitale umfassen und das Ammonshorn treffen, so bemerkt man constant, dass aus dem mittleren Gebiet dieses Ganglions, unterhalb der Stelle, an welcher das Commissuralbündel entspringt, eine Gruppe von Axencylindern hervorgeht, welche zuerst, unter diesem Bündel liegend, sich plötzlich in den Ventrikelwinkel biegt, den Alveus berührt und ein Stück Wegs längs der Oberfläche desselben nach vorn und oben ver-

Fig. 71.



Details des Ursprungs des Winkel- oder gekreuzten Strangs und obere perforirende Bündel (weit seitlicher Sagittalschnitt).

A, Focus sphenooccipitalis; C, Winkelstrang; B, Subiculum; D, alveare spheno-ammonische Bahn; a, obere perforirende Bündel.

läuft, bis sie sich endlich zwischen den endogenen Bahnen des Ammonshorns verliert.

Wie ich früher sagte, liefern diese Alvearfasern, deren sphenooccipitalen Ursprung ich für unbestreitbar halte, eine Unzahl von über die ganze Rinde des Subiculums verzweigten Collateralen, und besonders verzweigt über ein dreieckiges Feld, welches nach oben von dem Commissuralbündel, nach hinten von perforirenden Bündeln, nach unten und

vorn von den ersten Gruppen der Pyramiden des Ammonshorns begrenzt ist (Fig. 71, *D* und 70, *D*).

Die Fig. 27, *a, d*, in der ich im Einzelnen diese Fasern, so wie sie sich in Sagittalschnitten präsentiren, darstelle, zeigt, dass nicht alle Collateral- oder Endfasern des Alvearbündels aus dem gleichseitigen Ganglion spheno-occipitale hervorgehen. Es giebt auch solche, welche aus dem ammonischen oder hinteren Theil des Alveus entspringen und nach voraufgegangener Krümmung und unter Verzweigung in einem grossen Gebiet der Subiculumrinde enden oder sich in einen dicken, in dieser Rinde verzweigten Endast und einen dünnen spalten, welcher seinen Lauf nach aussen nimmt und sich in den Fasern des Winkel- oder Commissuralbündels und in der Nachbarschaft verliert.

Ueber den Ursprung dieser Fasern kann ich nichts Bestimmtes angeben. Dazu wäre es nöthig, die spheno-ammonischen alvearen Bahnen in ihrer ganzen Ausdehnung zu verfolgen, ebenso wie die erwähnten Fasern aus dem hinteren Alveus, ein Ding, das selbst bei der neugeborenen Maus und in sehr günstigen Schnitten gänzlich unmöglich ist. Der Umstand, dass die spheno-ammonischen alvearen Fasern nicht insgesamt im Subiculum zu enden scheinen, sondern sich weit bis ins Ammonshorn fortsetzen, lässt vermuthen, dass die genannten zuführenden Bahnen aus dem Innern alveare spheno-ammonische Bahnen der entgegengesetzten Seite darstellen.

Die Schicht der alvearen weissen Substanz enthält auch, wie ich bei der Beschreibung des Subiculus sagte, Axencylinder, welche aus den Zellen des letzteren stammen und sich bis in das Ammonshorn fortsetzen. Einige theilen sich in einen hinteren Ast für den Alveus und einen vorderen, der sich zwischen den Fasern des Winkelstrangs oder in den tiefen Schichten der perforirenden Fasern verliert. Ueber Verlauf und weiteres Verhalten dieser Bahnen ist mir nichts bekannt.

Die eben erwähnten Verbindungen zwischen dem oberen Theil des Lobulus pyriformis oder dem spheno-occipitalen Kern und dem Ammonshorn und der Fascia dentata haben eine grosse Bedeutung. Sie bilden überdies das interessanteste Resultat meiner Untersuchungen über die Structur der Riechcentren. Wenn, wie ich angenommen habe, genanntes Centrum des Lobulus pyriformis eine Riechsphäre darstellt, so liefere

ich hier den positiven Beweis der gleichfalls olfactiven Natur des Ammonshorn.

Die Autoren haben sich bei der Deutung der physiologischen Natur des Ammonshorns nur bezüglich des Ursprungs und Verlaufs der zuleitenden Riechbahnen dieses Centrums getäuscht, Bahnen, welche nicht von vorn, sondern von hinten in dasselbe eindringen, wobei die (nun verständliche) geringe Entfernung zum Vortheil dient, welche bei allen Säugethieren zwischen dem unteren Verlauf des Ammonshorns und der hinteren-oberen Spitze des Lobulus pyriformis existirt.

Capitel X.

ZWISCHENHEMISPHERENRINDE UND GYRUS FORNICATUS. — CINGULUM.

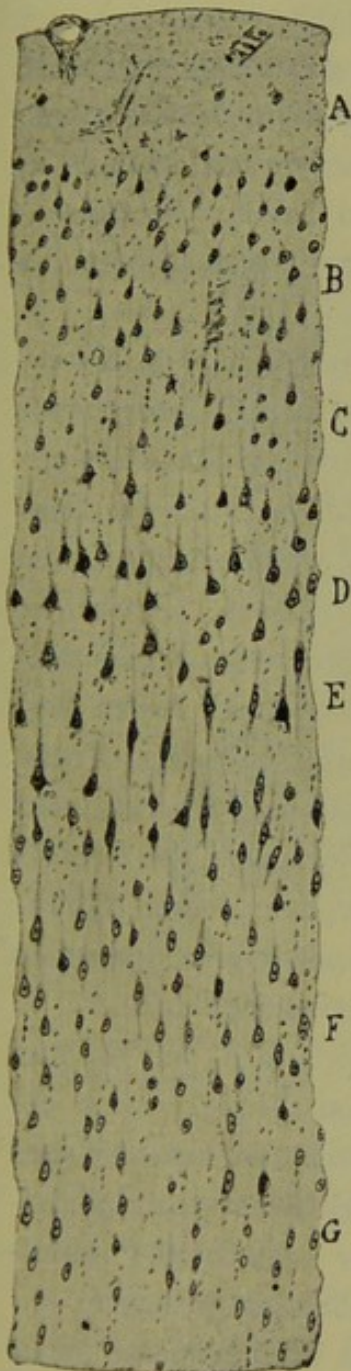
Bevor wir in das Studium des Cingulums oder der über dem Balken verlaufenden cortico-ammonischen Bahn eintreten, müssen wir kurz die graue Substanz, aus der sie entspringt, analysiren, d. i. die Rinde des Gyrus fornicatus beim Menschen und die Regio interhemisphaerica bei den Nagethieren.

Der einzige Autor, welcher eine etwas eingehende Untersuchung der Textur genannter Windung (erste und zweite limbische) beim Menschen ausgeführt hat, ist Hammarberg⁴²). Nach ihm besteht der Gyrus cinguli 1. aus einer Molecularschicht, 2. aus der Schicht der kleinen Pyramiden, 3. derjenigen der grossen Pyramiden, 4. derjenigen der Spindelzellen. Die vierte Schicht — Körnerzellen — fehlt. Die zweite besteht in Wirklichkeit nicht aus Pyramiden, sondern aus kugligen Zellen, welche Betz für spindelförmige hielt. Nach dem Corpus callosum zu verschmälern sich die Schichten und nimmt der Umfang der Zellen ab. In der Gegend des Uebergangs in dieses Gebilde existirt die Molecularschicht nicht mehr, sondern ein Rest von Pyramiden und einigen Zellen der vierten Schicht, welche horizontal liegen.

Meine beim Menschen an Nissl-Präparaten gemachten Beobachtungen bestätigen im Grunde die Behauptungen Hammarbergs, jedoch ist noch einiges Detail zuzufügen. Wie Fig. 72 zeigt, giebt es hier folgende Schichten: 1. Molecular- oder plexiforme Schicht, charakterisirt durch ihre erhebliche Dicke; 2. Schicht der kleinen Spindel- und Pyramiden-

zellen; 3. zellenarme plexiforme Schicht; 4. Schicht der grossen Pyramiden und grossen Spindelzellen; 5. tiefe, mittelgrosse Pyramiden; 6. weisse Substanz und polymorphe Zellen.

Fig. 72.



In der vierten Schicht existiren keine eigentlichen Riesenzellen, sondern grosse Pyramiden; im unteren Bereich derselben erscheinen unregelmässig zerstreut einige lange, grosse Spindelzellen, welche an die specifischen Zellen der Inselrinde erinnern. Diese Schicht, sowie die der mittelgrossen Pyramiden ist sehr wenig dick im Gyrus cinguli im Vergleich mit den entsprechenden anderer Windungen, von denen dieser Gyrus namentlich durch den Plexus von Nervenfasern der dritten Schicht und das Vorwiegen des spindelförmigen Typus unter den Elementen der zweiten sich unterscheidet.

Diese etwas aparte Textur scheint mir nur den unteren zwei Dritteln des Gyrus cinguli zu entsprechen; im oberen verdicken sich die Schichten, der Plexus der dritten Schicht wird weniger deutlich, und die grossen Spindelzellen der fünften verschwinden. In Anbetracht dessen, sowie in Erwägung, dass das Cingulum hauptsächlich, wie Weigert-Präparate lehren, aus dem unteren Theil dieser Windung hervorgeht, halte ich es für wahrscheinlich, dass nur diese Partie des Gyrus cinguli als homolog der Zwischenhemisphärenrinde der Nager gelten kann.

Ebensowenig scheint bei Katze und Hund der ganze Gyrus supracallosus der erwähnten Regio interhemisphaerica zu entsprechen. So

Schnitt durch das untere Gebiet des Gyrus cinguli beim Menschen.

A, plexiforme Schicht; B, kleine spindelförmige und Pyramidenzellen; C, tiefe plexiforme Schicht; D, Schicht der grossen Pyramiden; E, grosse, spindelförmige Zellen; F, polymorphe Zellen.

Cajal, Studien über die menschliche Hirnrinde. 4. Heft.

zeigen bei der Katze die Nissl-Präparate eine der Cingulumrinde der Nager analoge Textur nur in den unteren zwei oder drei Vierteln des Gyrus supracallosus. Der obere Theil einverleibt der Corona radiata die Mehrzahl seiner Projectionsfasern, welche sich nach aussen oberhalb des Corpus callosum wenden.

Bei den Nagern kommt das Cingulum aus der ganzen inneren Seite der Hemisphären, und demzufolge ist anzunehmen, dass die ganze Zwischenhemisphärenrinde die speciellen Merkmale zeigt, welche wir eben beim Gyrus cinguli der gyrencephalen Thiere beschrieben haben. Es präsentiren sich in der That diese Merkmale, und zwar viele deutlicher als bei Mensch, Katze und Hund.

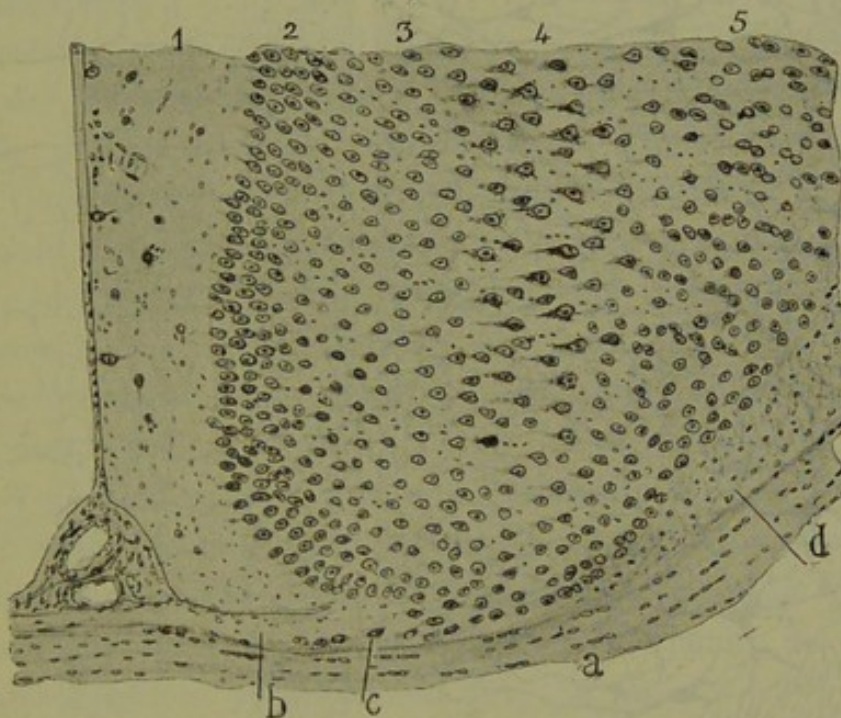
Daher bietet, wie aus Fig. 73 ersichtlich, bei Meerschweinchen, Kaninchen und Maus ein Querschnitt der nach Nissl gefärbten Zwischenhemisphärenrinde die folgenden Schichten: 1. Sogleich erweckt die Aufmerksamkeit die erhebliche Dicke der plexiformen Schicht (mehr als das Doppelte derjenigen der oberen Gegend der Hemisphären), welche einige Zellen mit kurzem Axencylinder und sehr viele Markfasern enthält. 2. Darunter erscheint eine Granularformation, welche an die Körner der Fascia dentata erinnert. Diese Zellen liegen zusammengedrängt und bilden verschiedene Reihen; sie haben Spindel- oder Ei-, häufig dreieckige Form. 3. Hierauf zeigt sich eine plexiforme Schicht, besät mit kleinen oder mittelgrossen Pyramidenzellen; darunter folgen nacheinander die Schicht der grossen Pyramiden (vierte) und der polymorphen Zellen (fünfte) Letztere enthält ei- oder spindelförmige Zellen von mittlerem oder selbst geringem Umfang; sie liegen zwischen radiären Nervenbündeln.

Die Zwischenhemisphärenrinde unterscheidet sich also, um es kurz zusammenzufassen, bei den Nagern von der übrigen Rinde: durch die enorme Entwicklung der plexiformen Schicht; durch die Einschiebung der Schicht der kleinen Pyramiden; durch eine Schicht von spindel- und eiförmigen Zellen; durch die geringe Zahl der grossen und mittelgrossen Pyramidenzellen, welche sich zu relativ schmalen Schichten anordnen, und, wie wir bald zeigen werden, durch das Vorhandensein eines dichten Nervenplexus im Niveau der dritten Schicht. Diese eigenthümliche Beschaffenheit der Zwischenhemisphärenrinde hört in der Nähe des oberen Randes der Hemisphären auf, indem der Plexus der dritten

Schicht verschwindet, die Körner- oder Spindelzellen der zweiten sich in echte Pyramiden verwandeln und alle Schichten an Dicke zunehmen.

Die feinere Structur der Regio interhemisphaerica vermag uns nur die Golgische Methode zu enthüllen. Bis jetzt habe ich sie mit Erfolg nur bei kleinen Säugethieren angewandt, besonders bei der acht- bis fünfzehntägigen Maus, auf welche sich Fig. 75 bezieht. Bei diesem Thiere sind die Stärke des Cingulums und seine Nähe an der Mittel-

Fig. 73.



Schnitt durch den unteren Theil der Zwischenhemisphärenrinde des Meerschweinchens.
Nissl-Methode.

1, plexiforme Schicht; 2, Schicht der Spindelzellen; 3, tiefe plexiforme Schicht; 4, grosse Pyramiden;
5, polymorphe Zellen; a, Corpus callosum; b, Rinde der Striae supracallosae; d, Cingulum.

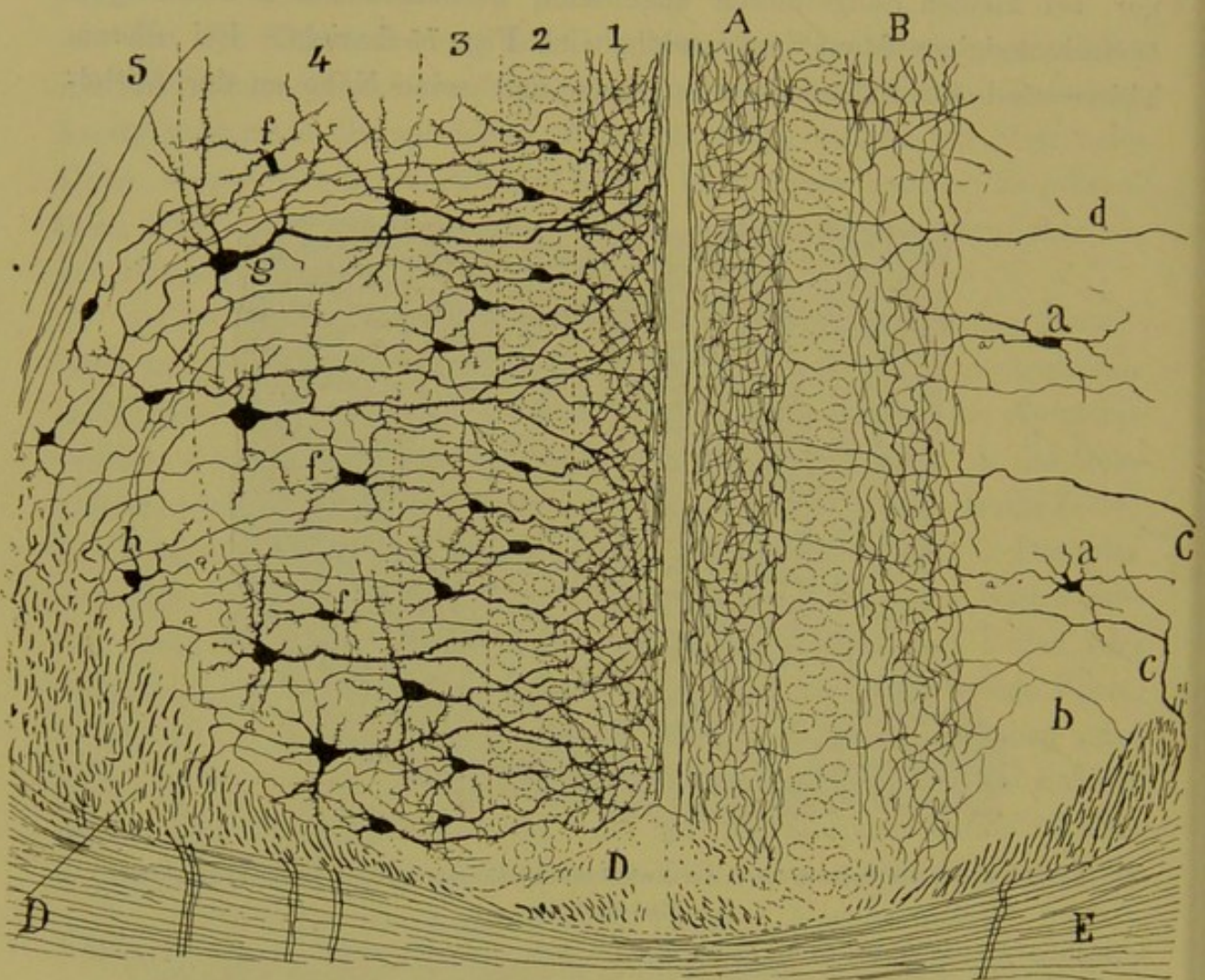
linie, sowie die Kürze der Schichten für die Texturanalyse günstige Umstände, worauf ich schon in einer früheren Arbeit über die Gehirnrinde⁴³⁾ hinwies.

Plexiforme Schicht. — Sie ist charakterisirt durch die aussergewöhnliche Menge ihrer Nervenfasern, welche ein sehr dichtes Geflecht bilden. Ausserdem enthält sie kleine und mittelgrosse Zellen mit kurzem Axencylinder, der innerhalb der Schicht endet, und die Endbüschel aller Zellen der darunter liegenden Schichten.

Der Nervenplexus besteht aus folgenden Factoren:

1. Collateralen der weissen Substanz des Cingulums. — Diese von mir⁴⁴⁾ vor vielen Jahren entdeckten zahlreichen Collateralen

Fig. 74.



Verticaler Querschnitt durch die Zwischenhemisphärenrinde der achttägigen Maus.

A, oberflächliche plexiforme Schicht; B, tiefe plexiforme Schicht; D, Cingulum; E, Corpus callosum;
 a, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder; b, Collateralen des Cingulums; c, Endfasern desselben;
 g, grosse Pyramidenzelle; f, h, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder.

entspringen im rechten Winkel aus den Markfasern des Cingulums, ziehen aufwärts quer durch die unteren Schichten und enden in der plexiformen mittelst einer weiten und reichlichen Verzweigung (Fig. 74, b).

2. Aus der weissen Substanz stammende Endfasern. — In den horizontalen Schnitten trifft man, wenn auch selten, aufsteigende

von der weissen Substanz abgesprengte Fasern, welche in der ganzen grauen Substanz dieses Gebiets eine ausgedehnte Verzweigung bilden, die besonders in der ersten Schicht concentrirt ist (*c*). Die Ursprungsaxencylinder lassen sich nur auf eine kurze Strecke längs des Cingulums verfolgen, so dass es dahingestellt bleibt, ob es sich um aufsteigende Bahnen handelt, welche quer durch das Corpus callosum mit den Bündeln des Fornix longus Forels kommen, oder um das Endstück von associativen Bifurcationsästen aus Axencylindern, welche im Gyrus fornicatus entspringen.

3. Aufsteigende Bündel des Cingulums. — In den Frontalschnitten der vorderen Hälfte der Zwischenhemisphärenrinde habe ich einige Male gewisse deutlich gefärbte starke Bündel gesehen, welche, sich vom Cingulum (Fig. 75, *B*), und zwar von seinem inneren Theil ablösend, schräg die graue Substanz kreuzten und die plexiforme Schicht erreichten; hier wandten sie sich tangential und verstärkten beträchtlich den Nervenendplexus dieser Schicht. Wie aus Fig. 75, *A* ersichtlich, verläuft die Mehrzahl dieser Fasern in der ersten Schicht schräg nach vorn und oben, tritt in einen Theil der oberen Rinde ein und stellt vielleicht Verbindungen mit anderen Gehirngebieten her. Eine erhebliche Zahl dieser aufsteigenden Cingulumfasern scheint in der Zwischenhemisphärenrinde zu enden, und an ihnen beobachtet man Collateralen, von welchen die einen für die erste Schicht bestimmt, die anderen in den darunter liegenden vertheilt sind (Fig. 75, *a*).

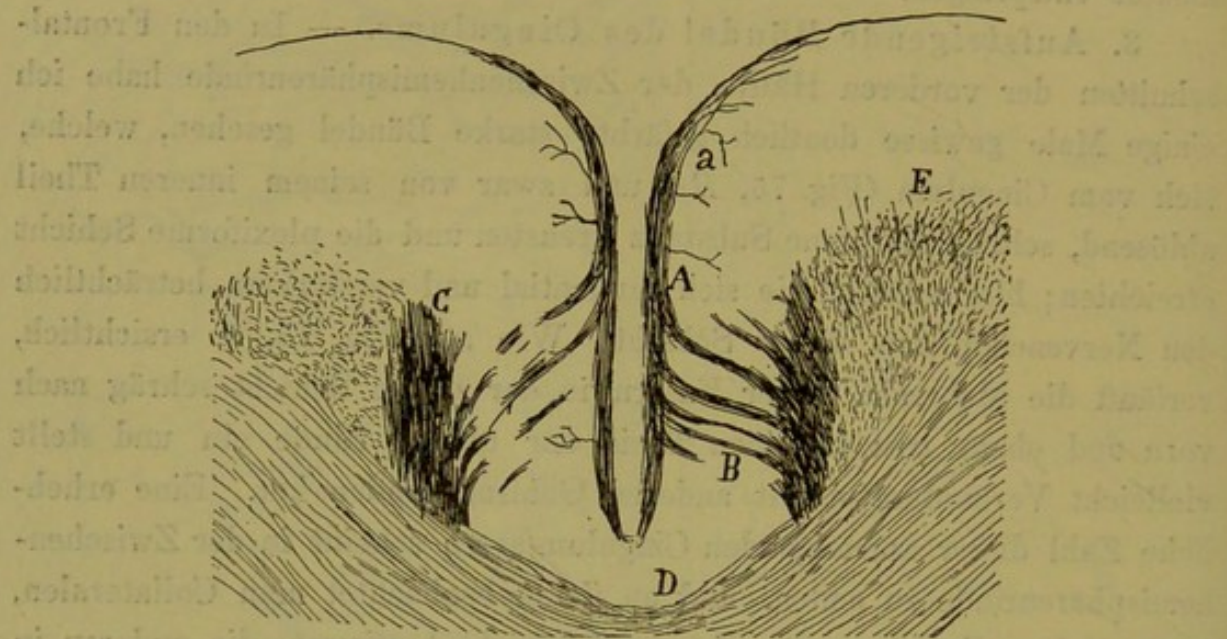
4. Aufsteigende Martinottische Axencylinder. — Sie stammen aus spindel-, ei- oder sternförmigen Zellen, welche über die ganze Dicke der Rinde vertheilt, jedoch besonders in der vierten und fünften Schicht (Fig. 74, *a*, *f*) anzutreffen sind.

Schicht der eiförmigen und dreieckigen Zellen. — Sie besteht bei den kleinen Säugethieren aus verschiedenen Reihen sehr dicht gedrängter Zellen, welche in Nissl-Präparaten das Aussehen der Körner der Fascia dentata oder der Retina haben. In Golgi-Präparaten besitzen sie Ei-, Spindel- oder dreieckige Form. Ihr Körper ist glatt und sendet nur an seinen Polen Fortsätze aus. Diese Fortsätze pflegen zu sein: ein oder zwei aufsteigende, mit Büscheln in der plexiformen Schicht endigend; ein oder zwei absteigende, im Niveau der dritten oder tiefen

plexiformen Schicht in verschiedene Aeste aufgelöst, und ein feiner Axencylinder, der bald aus dem Zellkörper, bald aus dem absteigenden Schaft entspringt, an die letztgenannte Schicht, die er kreuzt, Collateralen abgibt und schliesslich die weisse Cingularsubstanz erreicht, wo er sich in eine dünne Markfaser fortsetzt.

Die Tiefe plexiforme Schicht. — Sie wird so genannt, weil in ihrem Niveau ein dichtes Nervengeflecht existirt, das fast so reich ist wie

Fig. 75.



Frontalschnitt durch das Gehirn der Maus. Vorderer Theil der Substantia interhemisphaerica. A, plexiforme Schicht der Zwischenhemisphärenrinde; D, Corpus callosum; C, Cingulum; B, perforirende Bündel, in der plexiformen Schicht endigend.

das der ersten Schicht und von dem Zusammentritt und der collateralen oder Endverzweigung der folgenden Fasern gebildet wird: a) Collateral-ästen von Markfasern aus der weissen Substanz; b) Endästen von Collateralen aus dem Cingulum; c) dünnen Collateralen aus dem Axencylinder der Zellen der zweiten Schicht; d) Endverzweigungen und Collateralen, welche aus darunter liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder stammen (Fig. 74, B).

Jedoch enthält diese Schicht auch einige kleine und mittelgrosse Pyramiden (Fig. 74, 3) und einige Zellen mit kurzem und aufsteigendem Axencylinder.

Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Wie man aus Fig. 74,4 ersieht, besitzen diese Zellen den eigentlichen Pyramidentypus, einen radiären, in der ersten Schicht verzweigten Schaft, Basilarfortsätze, die innerhalb der vierten Schicht oder in der darunterliegenden vertheilt sind, und einen starken Axencylinder, der nach aussen und unten zieht und sich in eine Faser des Cingulums fortsetzt. Aus diesem Axencylinder entspringen verschiedene Collateralen, darunter einige rückläufige, welche die dritte und sogar die erste Schicht erreichen können. Gewöhnlich sind die in der tieferen Ebene liegenden die grösseren und verdienen fast den Namen Riesenzellen (Fig. 74, *g*). In der erwähnten Schicht fehlen niemals Zellen mit aufsteigendem Axencylinder.

Schicht der polymorphen Zellen. — In dieser schmalen und dreieckigen Schicht liegen einige mittelgrosse Pyramidenzellen, Zellen von gleichem Volumen, jedoch von dreieckiger Gestalt, und einzelne ei- oder spindelförmige Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der bis in die erste Schicht reicht, woselbst er sich verzweigt (Fig. 74, *h*).

Die specielle Structur der Zwischenhemisphärenrinde findet sich, wie ich schon sagte, bei Maus, Kaninchen und Meerschweinchen an der ganzen inneren Fläche der Hemisphären und reicht ausserdem nach vorn bis zur Stirnspitze und nach hinten längs der Hemisphären bis zum mittleren Theil oder etwas oberhalb des hinteren Randes des Occipitallappens, d. h. bis zur Stelle, wo der Focus praesubicularis beginnt.

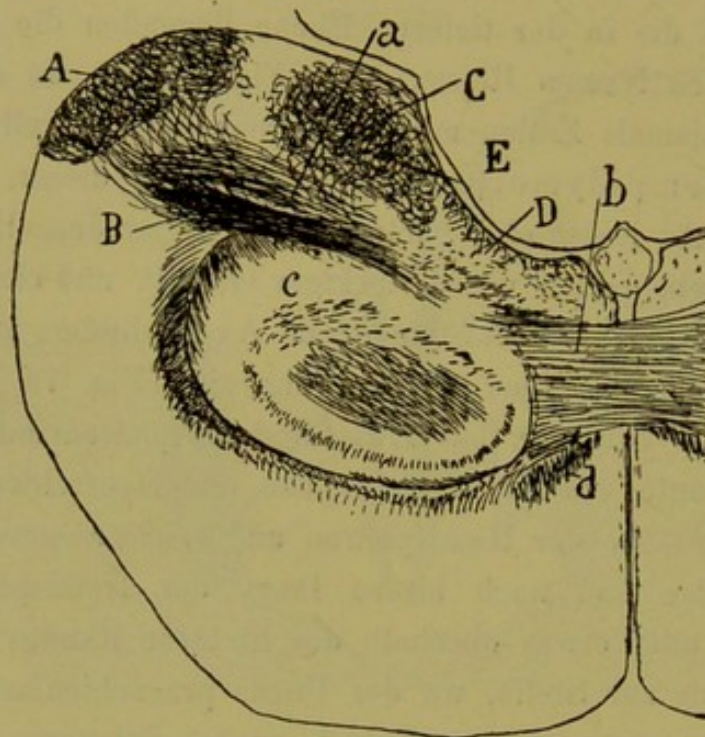
In diesem ganzen grossen Gebiet grauer Substanz sind dieselben Schichten und im Wesentlichen dieselben Verbindungen vorhanden; indess giebt es zwei Stellen, an denen sich einige Abweichungen finden, nämlich das Ganglion praecallosum d. i. der Theil der Zwischenhemisphärenrinde, welcher unmittelbar oberhalb der Bulbi olfactorii liegt, und das Ganglion arcuatum, an der Occipitalspitze, ein ausgedehnter grauer Streif, von dieser bis zum Präsubiculum reichend.

Ganglion praecallosum. — Nicht weit von dem Fuss des Bulbus und unterhalb und vor dem Balkenknie charakterisirt sich die Zwischenhemisphärenrinde durch die bedeutende Entwicklung der ersten Schicht, in welche zahlreiche perforirende Bündel des Cingulums eintreten, durch die Zartheit desselben, welches sich auf ein bogenförmiges, das Knie des Corpus callosum umgrenzendes Band reducirt, und endlich durch

die gänzliche Verkleinerung des Umfangs des Ganglions, auf dessen Kosten die graue Substanz der Frontalspitze wächst.

Das Ganglion arcuatum (Ganglion der Occipitalspitze) ist schon früher von mir⁴⁵⁾ analysirt worden. Es ist gekennzeichnet vor Allem durch die starke Entwicklung des Plexus der dritten Schicht, der, wie Weigert-Präparate zeigen, zum grossen Theil markfaserig ist (Fig. 54, a),

Fig. 76.



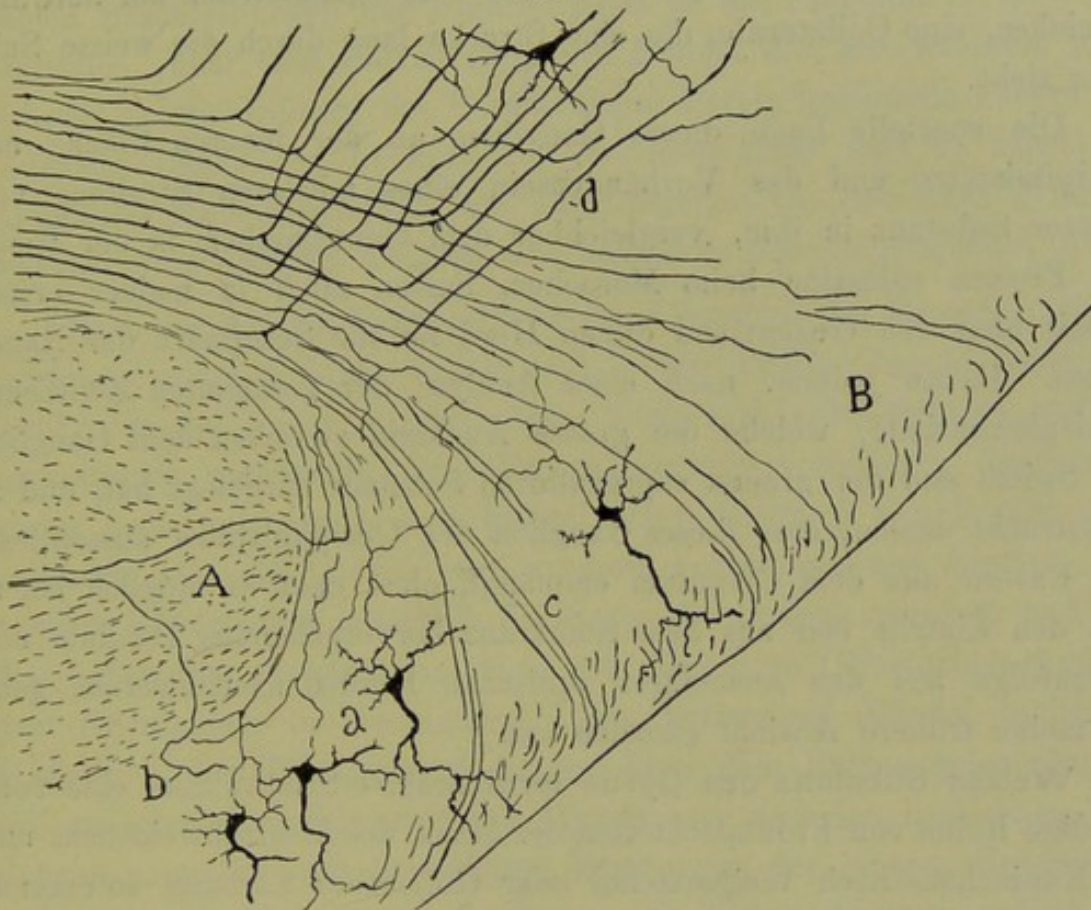
Etwas schräger Horizontalschnitt einer Gehirnhemisphäre der wenige Tage alten Maus.

A, Ganglion sphenooccipitale; C, Focus präsubicularis; B, gekreuzter Winkelstrang; D, Ganglion der Occipitalspitze; E, vorderer Vierhügel; a, Anfangsbahn der perforirenden Bündel; b, Corpus callosum; c, Ammonshorn; d, Cingulum.

durch den grossen Reichthum an mittelgrossen und grossen Pyramidenzellen (dritte und vierte Schicht) und dadurch, dass in ihm eine beträchtliche Menge von Fasern des Cingulums entspringen, welche von vorn nach hinten gerichtet sind. In Fig. 77, d sieht man das Verhalten der hier entstandenen Axencylinder. Die aus dem oberen Theil, d. h. aus der eigentlichen Occipitalspitze hervorgehenden ziehen nach unten bis zur Ebene des Cingulums und spalten sich in der Mehrzahl in einen dicken vorderen und einen dünnen hinteren Ast; der vordere verläuft

nach vorn und setzt sich wahrscheinlich in eine Projectionsfaser fort, während der andere mehr oder weniger hinter dem Splenium des Corpus callosum hinabsteigt und, die graue Substanz kreuzend, in der hier in Rede stehenden plexiformen Schicht endet. Hingegen pflegen die in den

Fig. 77.



Sagittalschnitt durch das hintere (occipitale) Ende des Gehirns der zehntägigen Katze.

A, Splenium des Corpus callosum; B, Ganglion der Occipitalspitze; a, Zellen des unteren Theils dieses Ganglions, deren Axencylinder zum Cingulum ziehen; b, Faser zum Fornix longus; d, gespaltene Axencylinder; c, perforirende Fasern für die plexiforme Schicht des Ganglions der Occipitalspitze.

mittleren und unteren Theilen des Ganglions entspringenden Axencylinder aufwärts zu steigen und sich theils dem Cingulum, theils dem Fornix longus Forels einzuverleiben, um das, was sie durchziehen, zu bilden, das Splenium corporis callosi. In ihrem Verlauf durch die graue Substanz senden sie rückläufige Collateralen aus (Fig. 77, a) und einen langen auf- oder absteigenden Ast, der durch die darunterliegende weisse

Substanz zieht und dessen Endziel schwer festzustellen ist. Die Endfasern, deren Mehrzahl aus dem Cingulum hervorgeht, sind in dem Ganglion der Occipitalspitze sehr reichlich vorhanden und bilden einen über alle Schichten ausgedehnten, allerdings besonders in der dritten concentrirten, Plexus. In Fig. 80, *J* stelle ich einige dieser vom Cingulum abgesprengten Endfasern dar; häufig entspringt an der Umbiegungsstelle, um aufwärts zu ziehen, eine Collaterale, die eine Strecke lang durch die weisse Substanz zieht.

Die specielle Lage dieses Ganglions an der inneren Fläche der Occipitalspitze und das Vorhandensein eines mittleren Streifens von weisser Substanz in ihm, vergleichbar dem Gennarischen in der Rinde der Fissura calcarina beim Menschen, liessen mich in meiner ersten Arbeit über den Gegenstand diesen Herd für die Sehsphäre der Nager halten. Heute jedoch, nach einer Analyse der gesammten Zwischenhemisphärenrinde, welche die grosse Analogie zwischen dem Ganglion der Spitze und der grauen supracallösen Substanz dargelegt hat, und in Anbetracht dessen, dass dieses Ganglion der Occipitalspitze ausschliesslich Fasern aus dem Cingulum empfängt, ohne dass es möglich ist, in ihm den Eintritt von aus dem Stabkranz hervorgehenden Bündeln und demzufolge aus den secundären optischen Herden nachzuweisen, gebe ich meine frühere Ansicht gänzlich auf.

Weisse Substanz des Gyrus fornicatus. — Studirt man eine vollständige Reihe von Frontalschnitten der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens nach Weigertscher oder Golgischer Färbung, so erkennt man über dem Corpus callosum und unmittelbar nach unten und aussen von der grauen Zwischenhemisphärensubstanz einen dicken Strang weisser Substanz, der schon von Ganser⁴⁶⁾ studirt und dargestellt worden ist. Nach diesem Gelehrten soll der Strang, bei den Nagern völlig abgegrenzt, von der inneren Kapsel unabhängig sein und wahrscheinlich dem oberen Längsbündel des Menschen entsprechen. Seine vermuthliche Aufgabe ist, sagt Ganser, verschiedene Gebiete des Gyrus fornicatus unter sich zu verbinden. In meiner Arbeit von 1890⁴⁷⁾ reproducirte ich ebenfalls diesen Strang, wenn auch ohne seine Verbreitung zu untersuchen, und wies zuerst nach, dass seine Axencylinder aus der grauen Zwischenhemisphärenrinde entspringen und von vorn nach hinten ziehen. Da ich je-

doch damals nicht beabsichtigte, die Verbindungen des Cingulums zu analysiren, so äusserte ich nichts über seine Endigung im Ammonshorn.

Kölliker⁴⁸⁾ scheint ebensowenig diesen wichtigen Punkt einer genaueren Untersuchung mit der Golgischen Methode unterworfen zu haben. In seinen Beschreibungen und Figuren stellt er das Cingulum als ein langes sagittales, über dem Balken gelegenes Bündel dar, aus welchem perforirende, für die Bildung des Fornix longus Forels bestimmte Fasern sich loslösen. Ueber ihr hinteres und vorderes Ende sagt er nichts Bestimmtes. Mehr Beachtung hat das Cingulum des Menschen gefunden, worüber verschiedene Autoren und besonders Beevor gearbeitet haben.

Nach der Ansicht Beevors⁴⁹⁾ ist das Cingulum des Menschen ein zusammengesetztes Gebilde und besteht es aus Bahnen verschiedener Herkunft, was der Umstand zeigt, dass, wenn man seine Schnitte auf Degenerationen untersucht, seine Fasern niemals vollständig degeneriren, weder nach vorn noch nach hinten. Drei Gruppen von Fasern sollen es hinter einander bilden: eine vordere, horizontale und hintere. Das vordere Bündel liegt unterhalb des Knies des Corpus callosum und setzt die Substantia perforata anterior und die innere Olfactoriuswurzel mit dem Stirnlappen in Verbindung. Das horizontale Bündel bildet den Haupttheil des Cingulums, d. h. den über dem Balken gelegenen, und soll zwischen dem Stirnende der Hemisphäre und den limbischen Windungen einerseits und den oberen Windungen der inneren Gehirnofläche andererseits Verbindungen herstellen. Die hintere Gruppe endlich liegt inmitten des Gyrus hippocampi und verbindet nach hinten unter sich den Lobulus fusiformis, den Lobulus lingualis und die Temporalspitze. Weder das Ammonshorn noch der Nucleus amygdaleus sollen Abzweigungen von dieser Cingularbahn empfangen.

Nach Edinger⁵⁰⁾ setzt sich der Gyrus fornicatus nur scheinbar in das Ammonshorn fort und ist sein olfactiver Charakter sehr zweifelhaft; er giebt jedoch zu, dass das Cingulum sich mit jenem Centrum verbindet, wenn er auch nicht sagt, auf welche Weise. In einer Figur lässt er die Fasern dieses sagittalen Systems nach hinten bis zu den sphenoidalen Windungen gelangen.

Déjerine⁵¹⁾ betrachtet das Cingulum als das Associationsbündel des Rhinencephalons. Seine Fasern erreichen nicht die ganze Länge des Bündels, sondern stellen kurze, verschiedene Male erneuerte und in den benachbarten Windungen endende Bahnen dar. In seinem hinteren Ende soll das Cingulum eine Schicht sagittaler Fasern bilden, die sich mit Hämatoxylin stark färben; sie liegt im inneren Ende des Divertikels des Subiculums.

Elliot Smith⁵²⁾, der auf das Studium des Ammonshorns und des Fornix der niederen Säugethiere viel Sorgfalt verwendet hat, scheint die vermuthlichen Verbindungen zwischen dem Gyrus fornicatus und der weissen Substanz des Lobulus pyriformis nicht gesehen zu haben; hingegen sagt er uns, dass ein Theil der Fasern des Gyrus fornicatus das Corpus callosum durchbohre und einen Theil des präcommissuralen Fascikels oder der Zuckerkandlschen Riechstrahlung bilde, der sich bis in die Nähe des Chiasmata verfolgen lasse. Eine ähnliche Ansicht hat vor einiger Zeit auch Ganser ausgesprochen.

Wie man sieht, neigen die Autoren im Allgemeinen dazu, das Cingulum für eine mannigfache Associationsbahn anzusehen, die aus kurzen Fasern besteht und sich vom Gyrus hippocampi bis zum Spatium perforatum anterius erstreckt. Das Vorhandensein von langen Bahnen in ihm, Bahnen, die so ausgedehnt sind wie der Strang, bleibt daher zweifelhaft, und es ist ungewiss, wo und wie seine Fasern in den beiden vorderen Polen enden.

Meine Beobachtungen an kleinen Thieren beweisen aufs Bestimmteste die folgenden vier Grundthatsachen: 1. Das Cingulum enthält ausser kurzen Bahnen, die den von Beevor bei der menschlichen Rinde erwähnten gleichwerthig sind, eine sehr lange, welche die ganze oder fast die ganze Länge des Cingulums einnimmt. 2. Das Cingulum endet hinten, wenigstens zum grossen Theil, mittelst freier Verzweigungen im Subiculum und Ammonshorn. 3. Das vordere Ende des Cingulums steigt hinab, nicht in die Regio olfactoria, sondern in den Stabkranz und bildet somit eine Projectionsbahn. 4. Endlich die Fasern des Cingulums entspringen aus Zellen der Zwischenhemisphärenrinde, welche denen des Gyrus cinguli der menschlichen Rinde gleichwerthig sind.

Wir wollen nun Zusammensetzung, Verlauf, Ursprung und Endigungen des Cingulums oder der hauptsächlich weissen Substanz des Gyrus fornicatus darstellen, so wie sie aus Golgi-Präparaten kleiner Thiere ersichtlich.

Es möge zunächst festgestellt werden, dass nicht der ganze unter der grauen Fissural-Substanz der Nager gelegene, weisse, supracallöse Strang der Cingularbahn des Menschen homolog zu erachten ist. In Wirklichkeit besteht dieser starke Sagittalstrang, dessen Querschnitt beim Kaninchen und der Maus halbmondförmig ist, aus zwei sehr verschiedenen Bündeln: 1. dem inneren (oder den dicken Markfasern), unmittelbar unterhalb der früher beschriebenen specifischen grauen Substanz liegend und aus Zellen derselben stammend. Dieses Bündel scheint mir vollständig dem Cingulum des Menschen zu entsprechen, weshalb ich es im Folgenden als Cingulum oder Sagittalstrang des Gyrus fornicatus bezeichnen will; 2. dem äusseren Bündel, oder zarten Fasern, welche ich bogenförmiges oder oberes Längsbündel der Hemisphären nennen will; dieses wichtige Bündel, nach aussen von dem voraufgehenden gelegen, ist viel breiter und bildet nach oben und aussen eine Hervorwölbung. Die Analyse seiner Fasern hat uns gezeigt, dass es eine Associationsbahn darstellt zwischen den vorderen und hinteren Regionen der oberen Rinde der Hemisphären. Sie nehmen daher an der Bildung des Cingulums nicht theil, noch treten sie mit dem Ammonshorn in Verbindung. Ich halte es für wahrscheinlich, dass jenes bogenförmige Bündel dem bogenförmigen oder longitudinalen Strang Burdachs beim Menschen entspricht, wie ich schon in einer anderen Arbeit bemerkt habe. Es könnte sogar zum Theil das occipitofrontale Bündel Forels und Onufrowicz's darstellen. Beide Bahnen, beim Menschen gut entwickelt und differencirt, finden sich vielleicht bei den kleinen Säugethieren zu einem einzigen sagittalen Strang vereinigt (Fig. 33 und 75, C, E).

Die beiden erwähnten Portionen der supracallösen weissen Substanz, d. i. das Cingulum und der bogenförmige Strang, erscheinen in Weigert-Palschen Präparaten wenig getrennt, dagegen deutlich differencirt in den Golgischen. Schon bei anderer Gelegenheit habe ich auf die Eigenthümlichkeit des Chromsilbers hingewiesen, bei Thierembryonen oder wenige Tage alten Thieren gewisse Nervenbahnen mit Ausschluss anderer

zu färben, ein glücklicher Umstand, der die Verfolgung der Axencylinder vom Ursprung bis zum Ende bequem macht. Dieser Vorzug, der wahrscheinlich bedingt ist durch einen gewissen chemischen Zustand aller Nervenfasern beim Auftreten ihrer Markhüllen, bewährt sich besonders beim Cingulum, das sich, wie aus Fig. 75, *C* ersichtlich, in seiner ganzen Ausdehnung vollständig gefärbt zeigt und ausserdem von dem Rest der weissen Substanz durch die ausserordentliche Stärke seiner Fasern abhebt. An diesen Frontalschnitten bemerkt man deutlich, dass das Cingulum eine von vorn nach hinten zunehmende Masse bildet und seinen grössten Umfang in der Nähe der Occipitalspitze erreicht.

Um Ursprung und Endigung der Cingulumfasern genau zu untersuchen, sind die sagittalen und horizontalen Schnitte am instructivsten. In den horizontalen, von denen ich in Fig. 78, *A* einen etwas schematisirten darstelle, erscheinen deutlich im Cingulum drei Arten von Fasern:

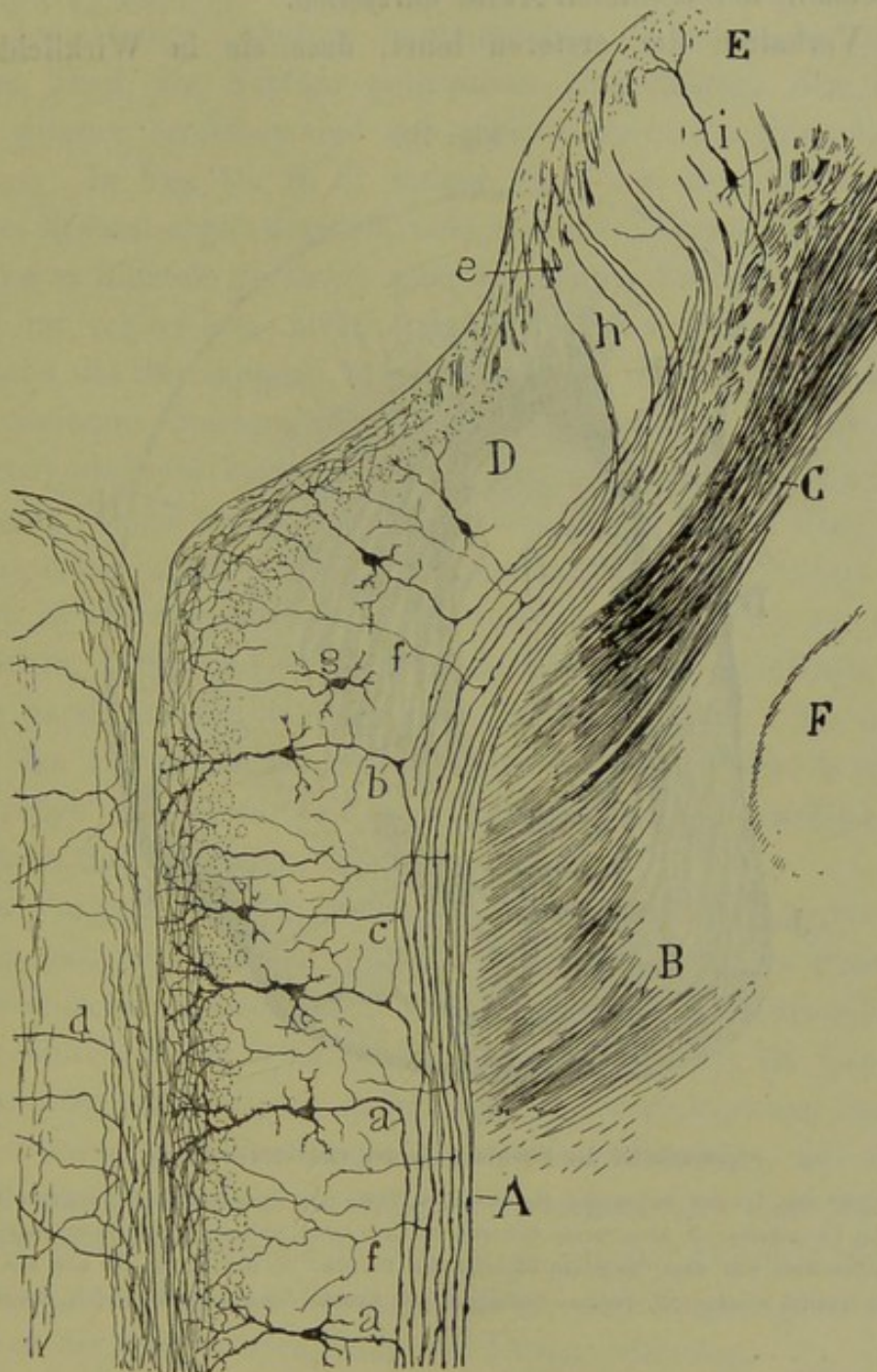
1. directe Axencylinder, aus den Pyramiden der Zwischenhemisphärenrinde entsprungen, welche nach hinten verlaufen und das Splenium des Corpus callosum und das Ganglion der Occipitalspitze erreichen;

2. directe Axencylinder gleichen Ursprungs, welche nach vorn ziehen, das Knie des Corpus callosum umgeben und das vordere Ende des Septum pellucidum erreichen. Diese Axencylinder sind viel zahlreicher als die voraufgehenden, besonders in der Regio supracallosa der Zwischenhemisphärenrinde (Fig. 78, *a*);

3. Axencylinder, die gespalten sind in einen zarten frontalen und einen dicken dorsalen, oder umgekehrt, in einen dicken frontalen und dünnen dorsalen Ast oder in zwei gleiche. Der hintere oder caudale Ast wendet sich in der Mehrzahl der Fälle nach hinten bis zum Ganglion der Occipitalspitze; der vordere oder frontale verliert sich, nachdem er die obere Seite der Commissura callosa gestreift hat, im Corpus callosum (Fig. 77, *d* und 78 *b*, *c*).

Diese gespaltenen Fasern bilden die Mehrzahl der Cingulumbahnen; ein gut Theil derselben entspricht der erwähnten Varietät, deren caudaler Ast dünner ist als der frontale (Fig. 78, *b*). Es ist daher die Annahme berechtigt, dass die Fasern der hinteren Portion des Cingulums in der Mehrzahl dorsale, aus den Axencylindern der Zwischenhemisphären-

Fig. 78.



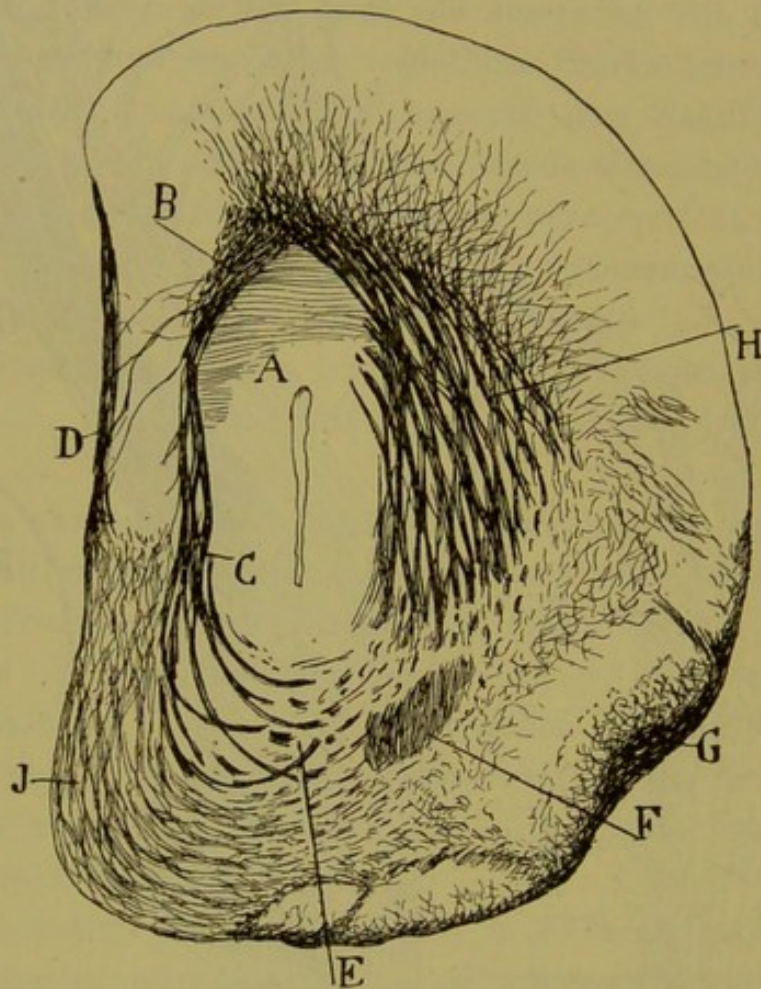
Horizontalschnitt durch das Gehirn der achttägigen Maus.

A, Cingulum; B, Corpus callosum; C, Winkelstrang (oder gekreuzter spheno-ammonischer); D, Ganglion der Occipitalspitze; E, Subiculum; F, Ammonshorn, tangential geschnitten; a, Axencylinder, nach vorn gerichtet; b, Axencylinder, in einen vorderen und hinteren Ast gespalten; f, Collateralen in der Zwischenhemisphärenrinde endend; g, Zellen mit aufsteigenden Axencylinder; h, perforirende Bündel für das Subiculum.

rinde entsprossene Aeste sind, während die Fasern der vorderen Portion die Fortsetzung der frontalen Aeste darstellen.

Das Verhalten der ersteren lehrt, dass sie in Wirklichkeit ein

Fig. 79.



Querschnitt des Stirnlappens der viertägigen Maus.

A, Stirnstrahlung des Corpus callosum; B, vorderer Theil des Cingulums; C, vordere absteigende Bündel des Cingulums; D, plexiforme Schicht des vorderen Endes der Zwischenhemisphärenrinde mit perforirenden, aus dem Cingulum stammenden Fasern; E, Region, in der sich die Bündel des Cingulums sagittal wenden; F, vordere Commissur; G, äussere Olfactoriuswurzel; H, Corpus striatum.

Associationssystem darstellen, während Verlauf und Endigung der letzteren für ein Projectionssystem dieser spricht.

Endigung der vorderen Aeste. — Welches ist das Schicksal der nach vorn gerichteten gespaltenen oder ungespaltenen Aeste? Die weit nach vorn gelegenen Frontalschnitte sowie die zum Cingulum

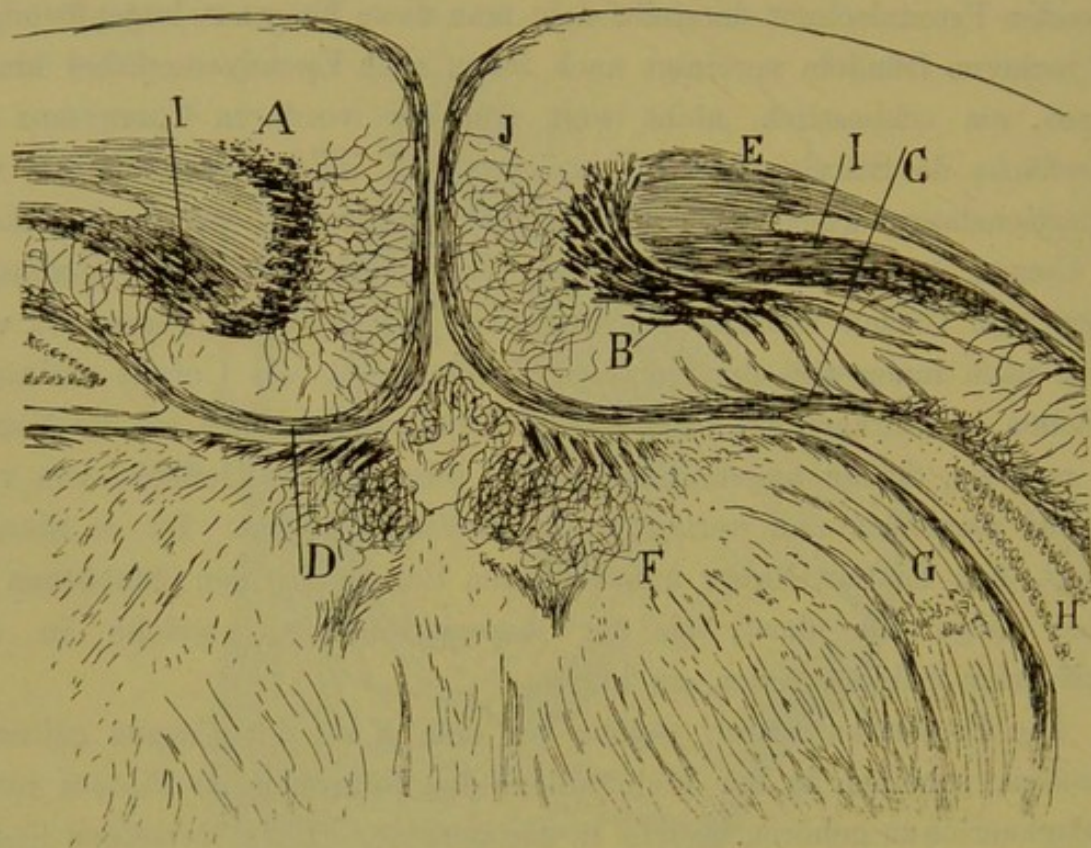
parallelen sagittalen zeigen auf's Unzweifelhafte, dass fast alle diese von hinten nach vorn verlaufenden Fasern, nachdem sie um das Knie und die Spitze des Corpus callosum herumgezogen, bündelweise nach dem vorderen Theil des Septum pellucidum hinabsteigen, den Kopf des Corpus striatum erreichen und sich schliesslich in das Projectionssystem versenken. In Fig. 79, *B*, *C*, welche einen vor dem Corpus callosum liegenden Frontalschnitt darstellt, sieht man diese Fasern zu bogenförmigen und lockeren Bündeln vereinigt nach innen vom Ependymepithel hinabsteigen, um schliesslich nicht weit von der vorderen Commissur die Unterfläche des Stirnlappens zu erreichen und in die grosse Masse von Projectionsfasern (meistentheils olfactive) einzutreten, welche den Kopf des Corpus striatum kreuzen. Nicht alle absteigenden Cingulumfasern ziehen zum Corpus striatum; einige (siehe die erwähnte Figur, *D*) verlaufen nach innen von der frontalen Verlängerung des Corpus callosum, erreichen in schräger Richtung die Molecularschicht, wo sie im Verein mit anderen, früher angekommenen ein sehr dichtes Geflecht von vorwiegend parallelen und verticalen Nervenfasern bilden. Da es niemals gelingt, den Eintritt dieser aufsteigenden Bahnen in den Stabkranz zu sehen, neige ich dazu, sie für Associationsäste, welche in der plexiformen Schicht enden, zu halten.

Die Projectionsfasern, welche vor dem Knie des Corpus callosum verlaufen, scheinen in der Mehrzahl zu den Neuronen der Fissura interhemisphaerica zu gehören, welche in der vorderen Hälfte derselben liegen. Die aus weiter hinten befindlichen Zellen, besonders im Ganglion der Occipitalspitze entsprossenen durchbohren an verschiedenen Punkten das Corpus callosum (um den langen Umweg zu vermeiden, der entstände, wenn sie, um das Corpus striatum zu erreichen, sich mit den vorderen verbinden müssten), dringen in den Raum, welcher zwischen dieser Commissur und dem dorsalen Psalterium liegt, und steigen quer durch das Septum in die unteren Schichten des Corpus striatum.

Diese perforirenden Bahnen sind nichts Anderes als die absteigenden Bündel des Fornix longus Forels, beschrieben von Ganser, Hönegger, Edinger und besonders von Kölliker, der sie unlängst in der menschlichen Rinde nachgewiesen hat. Nach dessen Ansicht sollen die perforirenden Fasern wahrscheinlich auf- und absteigende Bahnen ent-

halten; die aufsteigenden kommen vielleicht aus dem Tuberculum mamillare internum und enden im Ammonshorn, die absteigenden gehen wahrscheinlich aus dem Gyrus fornicatus hervor, durchbohren das Corpus callosum mehr stirnwärts als die anderen, steigen durch das Septum,

Fig. 80.



Frontalschnitt durch die Hirnhemisphären, hinter dem Corpus callosum (10tägige Maus). Auf einer Seite geht der Schnitt durch eine weiter vorn gelegene Ebene als auf der anderen.

A, Cingulum der einen Seite, quergeschnitten; B, Cingulum, welches sich im Bogen unter das Winkel- oder gekreuzte Bündel biegt; C, perforirende Bündel, zum Subiculum gerichtet; D, Fasern der plexiformen Schicht der Zwischenhemisphärenrinde, welche sich in die oberflächlichen des Ammonshorns fortsetzen; E, Corpus callosum; F, Ganglion habenulae; G, Corpus geniculatum externum; I, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; J, Geflecht von Collateral- und Endfasern, das aus dem Cingulum entsprossen ist.

nehmen an der Riechstrahlung des Septums Zuckerkancls theil und enden schliesslich im Basalganglion Gansers.

Meine Untersuchungen haben die Existenz von aufsteigenden Fasern im Fornix longus nicht bestätigt; wenn sie vorhanden sind, könnten sie

sehr wohl nicht allein zum Ammonshorn, sondern selbst zur Rinde des Gyrus fornicatus ziehen.

Wie die Fig. 33, *E* und 60, *a* zeigen, wo der absteigende Theil des Fornix longus zu Tage tritt, vereinigen sich die erwähnten perforirenden Fasern nach Durchquerung des Corpus callosum in der Nähe der Mittellinie, mitten im Septum pellucidum, von wo sie in Windungen an die Unterfläche des Gehirns ziehen, sich unterwegs mit der Riechstrahlung Zuckerkandls und den Fasern des Fornix inferior vermischend. Da diese Strahlung sich in die Stabkranzstrahlung begiebt, ohne die Riechcentren zu berühren, mit welchen der Fornix inferior anscheinend ebensowenig Verbindungen eingeht, so glauben wir, dass der Fornix longus die Projektionsbahn der hinteren und mittleren Theile des Gyrus fornicatus darstellt, eine Bahn, welche aus Gründen der Ersparniss an Weg und Protoplasma sich quer durch das Corpus callosum erstreckt, anstatt den gewöhnlichen Lauf zu nehmen.

Hintere Endigung der Fasern des Cingulums. — Die hinteren Bifurcationsäste der in der Zwischenhemisphärenrinde entsprungenen Axencylinder lassen sich mit Rücksicht auf die Art ihrer Endigung in drei Kategorien eintheilen: 1. Fasern, die in der Rinde des Ganglions der Occipitalspitze enden; 2. perforirende Fasern, die für die plexiforme Schicht dieses Ganglions bestimmt sind; 3. Fasern für das Subiculum und Ammonshorn.

1. Die Mehrzahl der zahlreichen für das Ganglion der Occipitalspitze bestimmten Fasern stellen Collateral- oder Endäste von Fasern dar, welche ihren Lauf noch eine kurze Strecke fortsetzen, um auf gleiche Weise zu enden. Bei einigen sieht man, dass aus dem Knie, welches sie beim Umbiegen nach aufwärts bilden, eine dünne Collaterale entspringt (eine Endcollaterale), welche sich in die Schicht der für das Subiculum bestimmten Cingulumfaser begiebt.

Die Vereinigung dieser Fasern, der collateralen oder terminalen, erzeugt in der ganzen Rinde jenes Ganglions ein dichtes Geflecht, das besonders unterhalb der Schicht der spindelförmigen Zellen (dritte Schicht) concentrirt ist, woselbst die Weigert-Präparate ebenfalls einen sehr dichten Plexus zeigen (Fig. 80, *J*). Die obersten Aeste desselben

erreichen die erste Schicht und bilden hier ausgedehnte parallele Verzweigungen.

Die erwähnten Endfasern zeigen sich nicht nur in dem Ganglion der Occipitalspitze, sondern in den hinteren Regionen des supracallösen Zwischenhemisphärengebiets. Ihnen entsprechen die dicken perforirenden Fasern, welche in Fig. 74 *d* und *c* dargestellt sind. Der Plexus, welchen diese Fasern in der dritten und ersten Schicht erzeugen, verstärkt sich beträchtlich durch die Verzweigungen der Martinottischen Axencylinder, die in der ganzen Zwischenhemisphärenrinde zahlreich vorhanden sind (Fig. 78, *g* und 74, *a*) und welche, in die oberflächliche plexiforme Schicht gelangt, sich oft von hinten nach vorn wenden und bis zu ihrer Endigung lange Strecken durchlaufen.

2. Perforirende Fasern für die plexiforme Schicht des Ganglions der Occipitalspitze. — Sie sind ebenfalls sehr zahlreich, und man trifft sie besonders in den mittleren und unteren Regionen dieses Ganglions. Wie Fig. 77 *c* zeigt, bilden sie gewöhnlich sehr dünne, vereinzelt Bündel, welche ohne Verzweigung die Rindenschichten kreuzen und die plexiforme erreichen, wo sie sich spalten, lange Strecken zurücklegen und Collateralen aussenden. Da in den Sagittalschnitten die Mehrzahl dieser Fasern quergeschnitten erscheint, so müssen wir annehmen, dass sie in der Richtung des Subiculus abwärtssteigen, in welches sie vielleicht eindringen. Die grosse Entfernung, welche diese tangentialen Bahnen bis zu diesem letztgenannten Herde durchlaufen müssen, verhindert den Nachweis, ob sie wirklich in diesen eintreten oder sich vorher in der oberflächlichen Schicht, nach Art der verzweigten Fasern der ersten Kategorie, verlieren.

3. Für das Subiculum bestimmte Bündel. — Frontale Schnittserien durch den hinteren Theil des Hirns der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens zeigen ganz deutlich, dass das Hauptcontingent des Cingulums um das Splenium des Corpus callosum herum abwärts steigt, sich alsbald nach aussen und hinten wendet und, nachdem es die weisse Substanz des Occipitalganglions gebildet hat, in die Schicht der oberen perforirenden spheno-ammonischen Fasern des Subiculus eintritt, mit welchen es sich vermischt. Für die Realität dieser Anordnung, die bei kleinen Säugethieren nicht nur mit der Golgi-, sondern auch mit

der Weigert-Methode sehr leicht nachzuweisen ist, sprechen die Fig. 78, *e* und 80 *C*, wo man ebenfalls sieht, dass die Cingulumfasern sich unter den Winkel- oder Commissuralstrang begeben und allmählich und in sehr schräger Richtung in die Rinde des Subiculus eintreten, um dessen plexiforme Schicht und das Ammonshorn zu erreichen. Die Einzelheiten des Ursprungs dieser neuen Art von perforirenden subicularen Fasern entsprechen denjenigen, welche bei der Beschreibung der perforirenden speno-ammonischen erwähnt wurden, d. h. die aufsteigenden Bahnen sind zum Theil einfache Collateralen von Fasern, welche zu dem Ammonshorn am nächsten gelegenen Schichten hinabsteigen, zum Theil stellen sie Endfasern dar, zum Theil endlich dicke Aeste, welche aus Axencylindern stammen, die noch eine gewisse Strecke, zu einer dünnen Collaterale reducirt, ihren anfänglichen Verlauf fortsetzen.

Auf den ersten Blick kann man die perforirenden speno-ammonischen Fasern mit den cingularen leicht verwechseln, und in der That ist ihre Trennung in Sagittalschnitten schwierig; in Frontalschnitten aber und besonders in den zum Subiculum parallelen (Fig. 64, *E*) unterscheiden sie sich leicht durch die Verschiedenheit der Richtung: die oberen perforirenden speno-ammonischen laufen von unten nach oben und von aussen nach innen, während die cingularen von oben nach unten und von innen nach aussen ziehen. An einigen Stellen beobachtet man beide Arten von perforirenden Fasern zugleich und eine Kreuzung derselben.

Aus all dem vorstehend Gesagten ergibt sich über die weisse Substanz der Zwischenhemisphärenrinde, dass dieses Gehirngebiet drei Classen von exogenen Fasern Ursprung verleiht: Projectionsbahnen für untere noch unbekannte Centren; kurze Associationsbahnen für die Verknüpfung etwas entfernter Theile desselben Ganglion interhemisphaericum, und lange Associationsbahnen, welche im Subiculum und im Ammonshorn enden. Existiren ausserdem in dieser Rinde Commissuren oder Balkenfasern? Beim Menschen scheinen sie vorhanden zu sein (siehe z. B. Déjerine); bei kleinen Säugethieren jedoch habe ich, wie ich in einer anderen Arbeit⁵⁴⁾ zeigte, sie nicht nachweisen können, ein negativer Umstand, der grosse theoretische Bedeutung gewinnen würde, wenn er sich für andere Associationsgegenden des Gehirns verallgemeinern

liesse. Vielleicht stammen die im Gyrus cinguli des Menschen entsprungenen Balkenfasern ausschliesslich aus dem oberen nicht cingulären oder nicht specifischen Theil dieser Windung.

Eine grosse Lücke bleibt in diesem kurzen Studium über die Structur und die Verbindungen der Zwischenhemisphärenrinde noch auszufüllen: der Ursprung und das Ende ihrer centripetalen Fasern. Ein bedauernswerther Mangel, denn wenn wir die Herkunft und functionelle Eigenart der zuführenden Fasern nicht kennen, wird es unmöglich sein, aus den angegebenen Thatsachen irgend eine etwas sichere physiologische Schlussfolgerung zu ziehen.

Die allgemeine Ansicht geht seit den bemerkenswerthen Arbeiten von Broca dahin, dass die limbischen Windungen der Ort der Vertheilung primärer oder secundärer Riechfasern sind. Bis jetzt sind alle unsere Bemühungen, solche zuführende sensorielle Bahnen zu finden, gänzlich gescheitert. Die Analyse, welcher wir die verschiedenen Faserbündel unterwarfen, die bei den kleinen Säugethieren die limbische Rinde mit dem Septum pellucidum, dem Tuberculum olfactivum, dem Pedunculus bulbi, dem Kopf des Corpus striatum etc. zu verbinden scheinen, hat mich überzeugt, dass diese Bahnen centrifugale oder absteigende sind und nur in der Nachbarschaft der Riechcentren verlaufen, ohne zu ihnen andere Beziehungen zu haben.

Capitel XI.

STRIAE LONGITUDINALES oder SUPRACALLOSAE. — UNTERE INNERE RINDE DES STIRNLAPPENS.

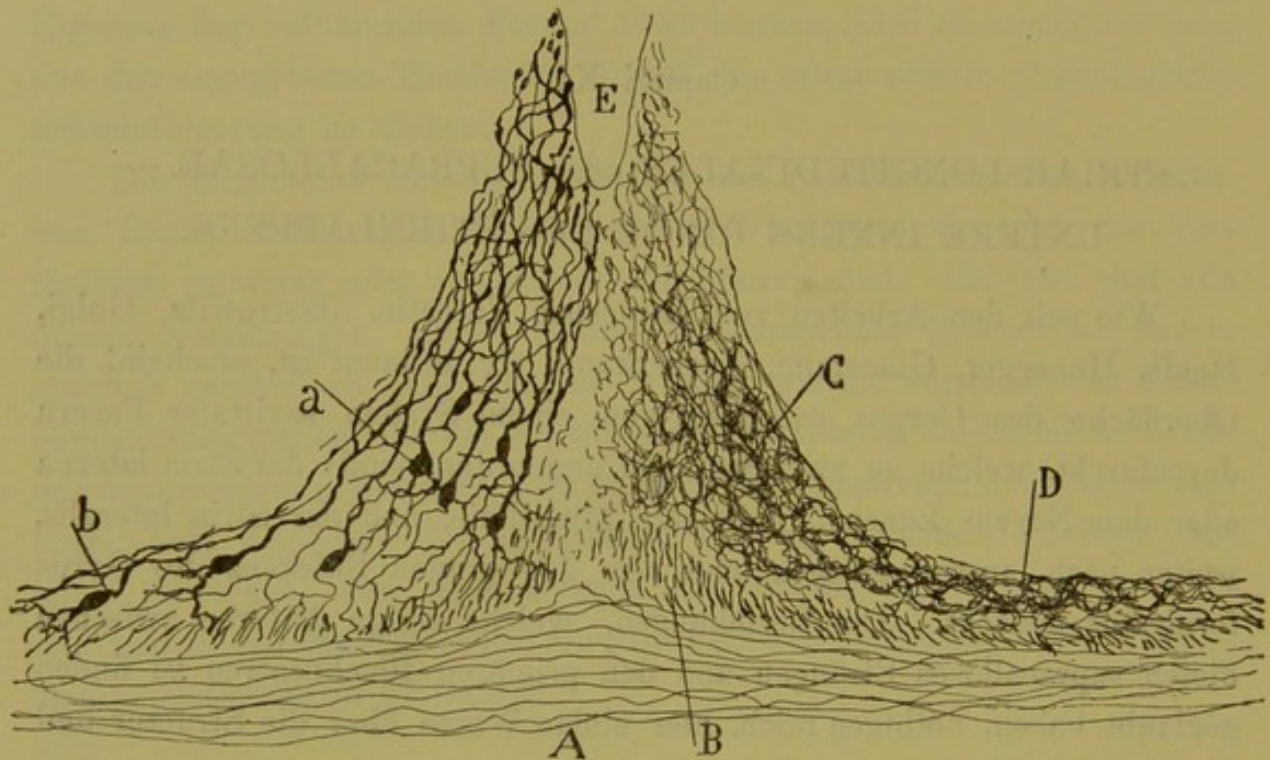
Wie seit den Arbeiten von Lancisius, Valentin, Jastrowitz, Golgi, Henle, Honegger, Giacomini, Zuckerkandl etc. bekannt ist, erscheint die Oberfläche des Corpus callosum von einem System sagittaler Fasern durchfurcht, welche zu zwei Strängen angeordnet sind: der Stria interna oder dem Nervus Lancisii, nahe der Mittellinie, und der Stria lateralis, weiter nach aussen gelegen und von der grauen Substanz des Gyrus fornicatus bedeckt. Die Beziehungen, welche einige Autoren zwischen diesen supracallösen Strängen und den primären Riechcentren zu finden geglaubt haben, nöthigen mich, hier einige Worte über die Structur und die Endverbindungen derselben zu sagen.

Ich machte meine Untersuchungen an den Striae supracallosae der Nager, hauptsächlich des Kaninchens und der Maus. Doch glaube ich, dass die so gewonnenen Resultate sich ohne Bedenken auf den Menschen und die gyrencephalen Thiere verallgemeinern lassen.

Bei den Nagern bilden die Nervi Lancisii die rudimentäre weisse Substanz, welche unter einer den Grund der Fissura interhemisphaerica einnehmenden grauen Rinde von dreieckigem Querschnitt liegt. Diese Rinde ist nichts Anderes als das Indusium des Corpus callosum, dessen Nervenzellen schon Valentin⁵⁵⁾ beobachtete. Die Striae laterales sind nicht sehr deutlich und werden repräsentirt durch eine zarte Schicht von Nervenfasern, welche die erwähnten Nervi Lancisii mit dem inneren Rande des Cingulums (Fig. 81, *D*) verbindet.

Ursprung der Stria interna. — Man verlegt allgemein den Ursprung der Striae in die Riechcentren. Nach Blumenau⁵⁶⁾ sollen sich die Nervi Lancisii mit der Riechsphäre auf zwei Wegen verbinden: einem indirecten, der von einer Gruppe von Fasern gebildet wird, die in der weissen Substanz der ersten Stirnwindung endet; von hier aus sollen

Fig. 81.



Querschnitt des Indusiums und der Striae supracallosae des Kaninchens von 10 Tagen; links die Zellen, rechts die Nervenplexus.

A, Corpus callosum; B, Nervi Lancisii; D, Plexus der Stria externa; C, Plexus des Indusiums; E, Fissura interhemisphaerica; a, Zellen der Stria externa.

Fasern zum Bulbus olfactorius entspringen, und einem directen, aus einer oberflächlichen Schicht von Fasern des Rostrums, das ebenfalls mit der Stria verbunden ist, bestehend; letztere Fasern setzen sich zum Theil in die innere Olfactoriuswurzel fort. Verschiedene Autoren nehmen (mit geringen Abweichungen) diese Ursprünge an, darunter Déjerine⁵⁷⁾, nach dem der innere Riechstreif (oder -Wurzel) theils in die Nervi Lancisii, theils in die Fasern des Pedunculus des Septum pellucidum übergeht.

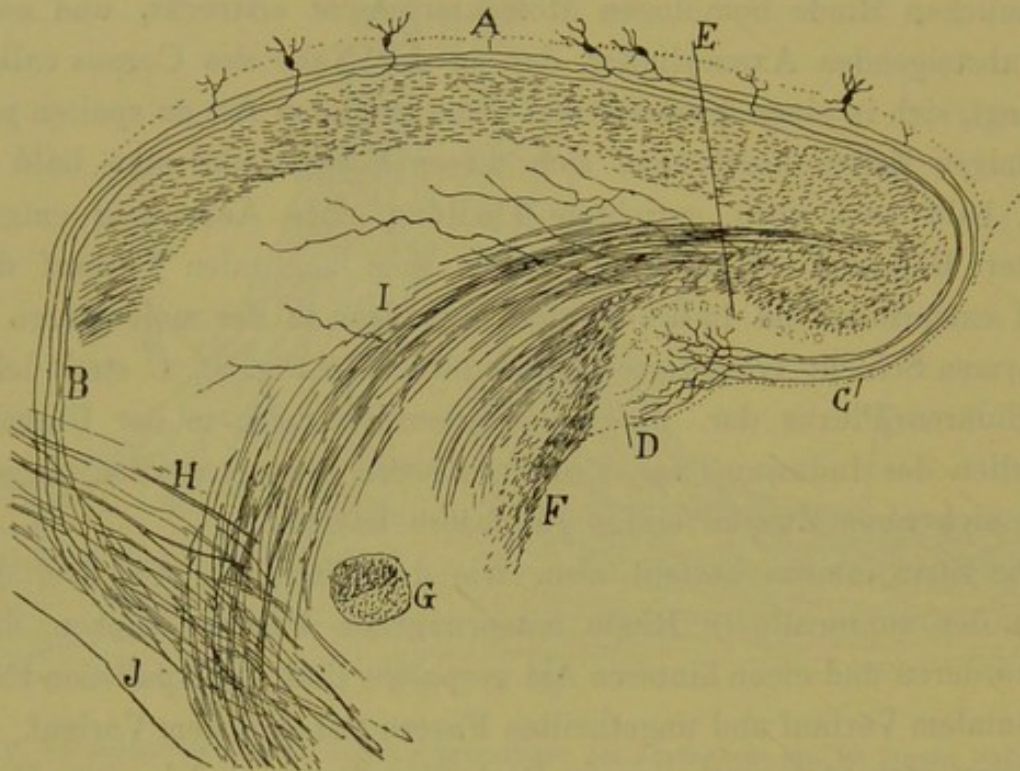
Meine früheren Untersuchungen⁵⁸), mittelst der Golgischen Methode ausgeführt, zeigen, dass ein guter Theil, ja vielleicht alle Fasern der Stria interna supracallosa ihren Ursprung im Axencylinder der Nervenzellen des Indusiums (der rudimentären grauen Rinde des Bodens des Hemisphärenspalts) nehmen. Diese Zellen, atrophirte Gehirnpyramiden, besitzen einen in der Tiefe befindlichen Körper, einen Radiärschaft, der bei den oberflächlicheren fehlt, ein aufsteigendes dendritisches Büschel, das sich bis zu einer der plexiformen Schicht der gewöhnlichen Rinde homologen Molecularschicht erstreckt, und endlich einen absteigenden Axencylinder, der, in der Nähe des Corpus callosum angelangt, sich in einen frontalen und einen caudalen Ast zu spalten pflegt. Bei einigen Zellen beschränkt sich dieser Fortsatz auf eine bald nach hinten, bald nach vorn gerichtete Theilung, ohne Aeste von entgegengesetzter Richtung auszusenden. Aus dem sagittalen Verlauf dieser Fasern entspringen im Indusium und besonders in der molecularen oder plexiformen Schicht verzweigte Collateralen. In Fig. 81, C stelle ich die pericellulären Plexus dar, die ausserordentlich reich in der Umgebung der Zellen des Indusiums von Collateralfasern erzeugt werden, zwischen welche sich ohne Zweifel einige Endfasern mischen.

Die Stria interna besteht also, wie das Cingulum, aus drei Arten von in der supracallösen Rinde entsprungenen Fasern: solchen, die in einen vorderen und einen hinteren Ast gespalten sind, ungespaltenen Fasern mit frontalem Verlauf und ungetheilten Fasern mit dorsalem Verlauf. Alle diese kann man auch eintheilen in Projectionsfasern, welche zum Corpus striatum ziehen, in intrafocale Associationsfasern, welche mit freien Verzweigungen im Indusium enden, und extrafocale Associationsbahnen, welche sich zur Fascia dentata wenden.

Projectionsfasern. — Untersucht man nahe der Mittellinie gelegene Sagittalschnitte des Gehirns der wenige Tage alten Maus, so beobachtet man häufig, dass ein gut Theil der Fasern der Nervi Lencisii vor dem Knie und der Spitze des Corpus callosum verlaufen, längs des vorderen Rands des Septum pellucidum ziehen und sich nach aussen wenden und zwischen den Paketen von Riechfasern zweiter Ordnung verlieren, welche von vorn nach hinten den Kopf des Corpus striatum kreuzen (Fig. 82, B). Wenn ich auch die Fasern der

Stria in ihrem absteigenden Verlauf nicht gänzlich zu verfolgen vermochte, so glaube ich doch, dass sie sich dem Corpus striatum einverleiben, nach Art der Projectionsfasern anderer Rindengegenden, aus verschiedenen Gründen: 1. weil diese Fasern, wenigstens in ihrer Mehrzahl, wegleitende, nicht zuleitende Bahnen des Indusiums sind; 2. weil sie sich in der unteren Ebene des Kopfes des Corpus striatum nach

Fig. 82.



Halbschematischer Sagittalschnitt durch das Corpus callosum, den Nervus Lancisii und die Fascia dentata des Gehirns der wenige Tage alten Maus.

A, Nervus Lancisii; B, Projectionsfasern desselben; C, Fasern desselben für die Fascia dentata; D, Fascia dentata; E, Ammonshorn; I, Zuckermandel's Strahlung; F, Fimbria; G, vordere Commissur.

hinten wenden; 3. weil keine derselben in der Richtung des Bulbus olfactivus zu ziehen scheint, noch im Innern des Tuberculum olfactivum angetroffen wurde.

Ausser diesen vorderen Projectionsfasern existiren einige perforirende, von Vogt und Kölliker genau beschriebene, welche an verschiedenen Stellen das Corpus callosum durchqueren und in den Fornix longus Forels eintreten.

Diese perforirenden Fasern sind relativ zahlreich im hinteren Drittel der Stria und in der Umgebung des Spleniums des Corpus callosum, jedoch stammen sie in ihrer Mehrheit, wie die Fig. 74 und 33, *E* zeigen, nicht aus den Nervi Lancisii, sondern aus den Striae laterales oder vielmehr aus einer Schicht von Fasern, welche sich zwischen diesem Nerv und dem Cingulum erstreckt.

Hintere Endigung der Striae. — Nach der allgemeinen Ansicht der Neurologen, unter denen wir Golgi, Henle, Giacomini und Blumenau nennen müssen, umgeben die Striae supracallosae in ihrer hinteren Verlängerung das Splenium corporis callosi, ziehen zur Fasciola cinerea und verlieren sich schliesslich in der Fascia dentata; ob sie hier ihren Ursprung oder ihr Ende haben, ist nicht bekannt. Nach Zucker-*kandl* sollen es nicht die mittleren, sondern die seitlichen Striae sein, welche sich in die Fascia dentata fortsetzen.

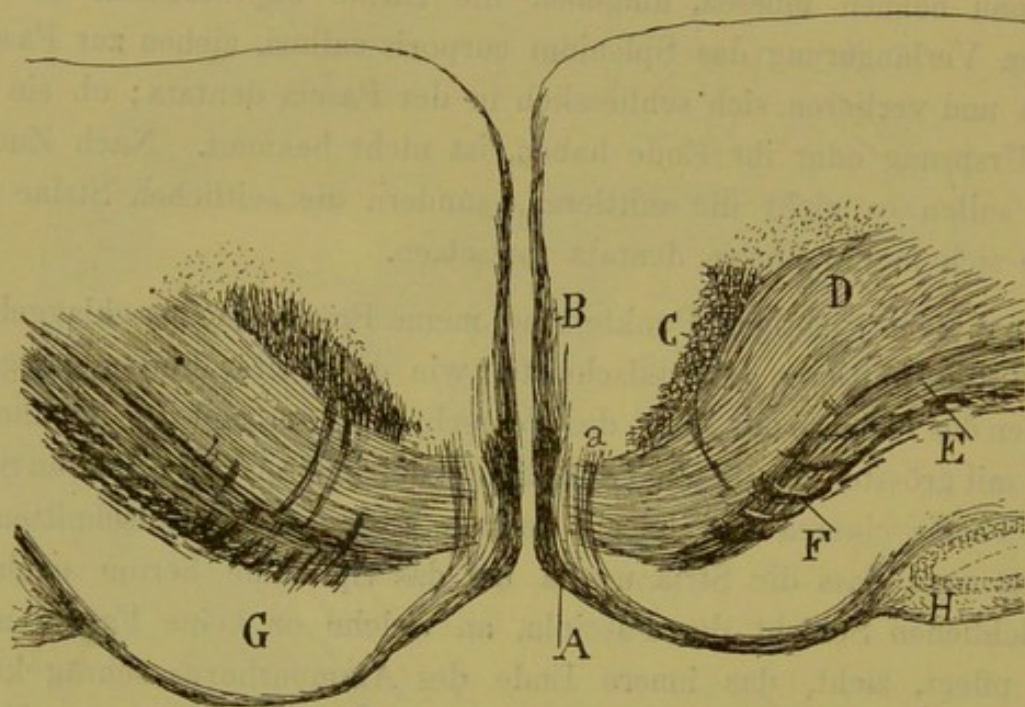
In diesem wichtigen Punkte sind meine Präparate ausschlaggebend. Sowohl die mittleren Sagittalschnitte, wie die weiter hinten gelegenen frontalen des Gehirns der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens zeigen mit grösster Deutlichkeit den Eintritt der inneren und äusseren Striae in die Fascia cinerea und Fascia dentata. In den Sagittalschnitten beobachtet man, dass die Stria media um das Splenium herum nach der oberflächlichen Schicht der Fasciola, an welche er keine Fasern abzugeben pflegt, zieht, das innere Ende des Ammonshorns schräg kreuzt und schliesslich den zwischen diesem und dem Rudiment der Fascia dentata existirenden Winkel erreicht, um in den Molecularschichten beider Herde zu enden. Bei der Endverzweigung, die äusserst dicht und über den erwähnten Winkel sich ausbreitet, spalten sich viele Fasern in einen oberen, in der Molecularschicht des Ammonshorns verzweigten, und einen unteren, über die gleichnamige Schicht der Fascia dentata vertheilten Ast.

Die Frontalschnitte, welche unmittelbar hinter dem Corpus callosum (Fig. 83, *A*) verlaufen, zeigen ebenfalls diese Anordnung; die erwähnten Fasern, sowohl die aus der Stria interna wie die aus der Stria externa stammenden, wenden sich vor Herantritt an die Fascia dentata nach aussen und schieben sich über die Oberfläche der beiden Subicula.

Fig. 83, *B*, welche einen dieser Schnitte darstellt, zeigt ausserdem, dass nicht allein die Striae, sondern ein grosser Theil der perforirenden Fasern, welche die Molecularschicht der Zwischenhemisphärenrinde erreichen und hier sagittal verlaufen, sich zur Fascia dentata wenden, um sich in ihrer Rinde zu verzweigen und zu enden.

Striae laterales. — Sie besitzen bei Kaninchen und Maus keine ausgeprägte Individualität, sondern bestehen in einer zarten Schicht von

Fig. 83.



Frontalschnitt durch das Gehirn der achttägigen Maus, unmittelbar hinter dem Corpus callosum verlaufend.

A, Nervi Lancisii, zum Subiculum und der Fascia dentata ziehend; *B*, Fasern der plexiformen Schicht der Fissura interhemisphaerica; *C*, Cingulum; *D*, Corpus callosum; *E*, Psalterium dorsale; *F*, Fasern des Fornix longus; *H*, Fascia dentata; *a*, Striae laterales supracallosae.

Fasern, welche die Nervi Lancisii mit dem inneren Theil des Cingulums verbinden. Wie diese entspringen sie aus der mehr aussen gelegenen grauen Substanz des Indusiums, aus dem von diesem beim Durchtritt durch die Zwischenhemisphärenrinde gebildeten Winkel (Fig. 81, *D*). Diesen grauen Fortsatz, der sehr zart ist und einige Zellen besitzt, deren Ausläufer in die Molecularschicht des Indusiums ziehen, kann man die graue Rinde der Stria lateralis nennen. Wie ich beobachtete, verhalten sich

die Fasern der Stria externa ebenso wie die der inneren, nur senden sie eine grössere Zahl von Projectionsfasern zum Fornix longus. Zwischen den Zellen der Stria externa sieht man ebenfalls dichte freie Verzweigungen, welche zum grossen Theil aus Collateralen und Endfasern der darunter liegenden weissen Substanz stammen (Fig. 81, D).

Fasciola cinerea. — In den wenigen Fällen, in denen ich ihre Zellen gefärbt habe, erschienen sie spindelförmig und versehen mit einem Protoplasmabüschel, das nach hinten und unten gewendet ist, und mit einem aufsteigenden Axencylinder, der das Splenium des Corpus callosum umgiebt und in die Stria interna zieht. Bei einigen Zellen spaltete sich dieser Fortsatz in einen dünnen absteigenden, vielleicht bis zur Fascia dentata verlängerten Ast und einen dicken aufsteigenden, für die Nervi Lancisii bestimmten. Aus dem Verhalten der Axencylinder und der Form der Zellen ersieht man, dass die Fasciola cinerea, entgegen der Ansicht von Henle und Giacomini, nicht als Stück der Fascia dentata, sondern als verdickte Verlängerung des Indusium gelten kann.

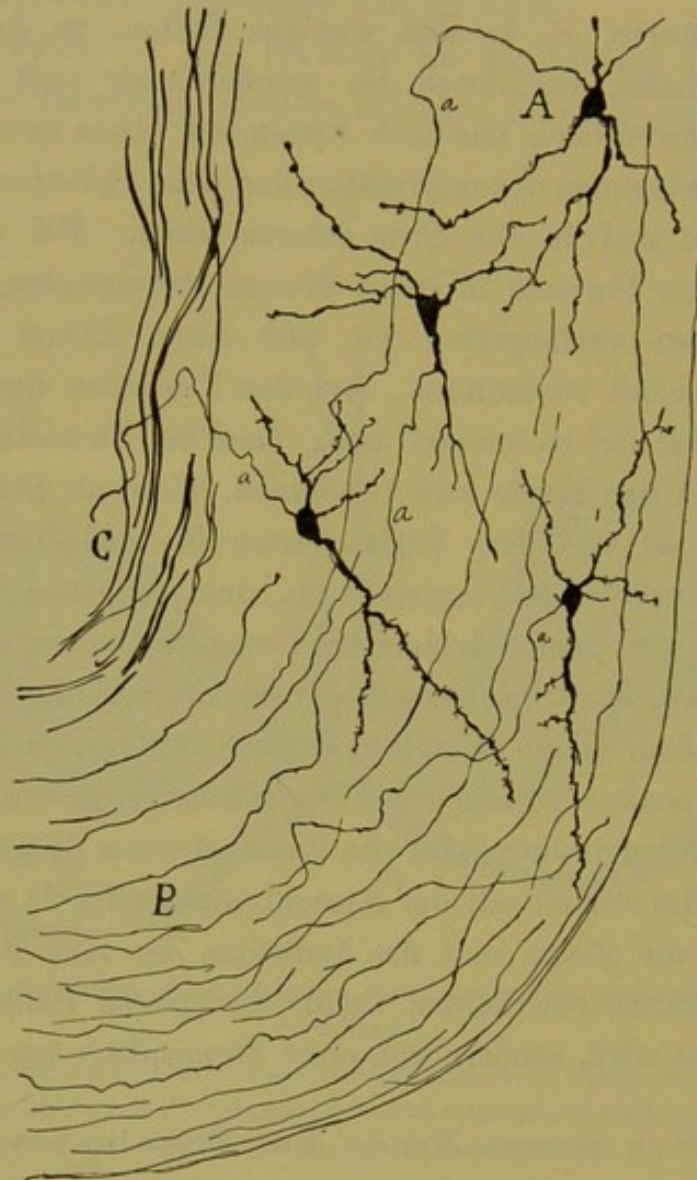
Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass zwischen der Zwischenhemisphärenrinde und dem Indusium des Corpus callosum, sowie zwischen dem Cingulum und den Striae supracallosae ein vollständiger Parallelismus besteht, indem beide Rinden sagittale Stränge weisser Substanz erzeugen; beide senden vorzugsweise Projectionsfasern aus, beide liefern endlich für das Ammonshorn und die Fascia dentata lange Associationsbahnen. Dies Alles stimmt mit der Ansicht Giacominis⁵⁹⁾ und Blumenaus überein, welche die Striae und das Indusium für eine Fortsetzung der Zwischenhemisphärenrinde halten, welche in keinem Punkte der Mittellinie unterbrochen wird, sondern von einer Hemisphäre zur anderen zieht.

Untere innere Rinde des Stirnlappens.

Es ist nicht meine Absicht, hier eingehend die Frage nach der Structur der limbischen Windungen und ihren Verbindungen mit den Riechstrahlungen zu erörtern. Ich will mich vielmehr auf den Hinweis beschränken, dass in der Rinde des Spalts oder der inneren Fläche des Lobulus frontalis (cortex infracallosus) der kleinen Säugethiere der Eintritt einer primären oder secundären Riechbahn von mir nicht beobachtet werden konnte.

Diese Rinde besitzt, wie ich früher mitgeteilt habe, sehr charakteristische Merkmale: Fehlen einer Schichtenbildung, Mangel einer bestimmten Richtung bei den Dendriten, Vorhandensein von grossen

Fig. 84.



Zellen der unteren inneren Gegend des Stirnlappens.

A, B, grosse Zellen; C, vordere, absteigende Bündel des Cingulums.

Zellen von variabler Gestalt, vermengt mit kleineren Zellen, zwischen den Zellen Existenz einer grossen Zahl von Tangential-Bündeln und -Fasern mit grossentheils absteigendem Verlauf. Auf Grund dieser Befunde lässt

sich dieses Rindengebiet in Nissl-, Weigert- und Golgi-Präparaten auf den ersten Blick erkennen.

Von demselben füge ich zwei Zeichnungen bei, der achttägigen Maus entnommen. In der einen (Fig. 79, A) handelt es sich um einen mit schwacher Vergrößerung untersuchten Frontalschnitt; man sieht darin, dass diese Rinde in tangentialer Richtung durch eine Menge fast paralleler Fasern durchzogen wird, welche, an der unteren Fläche des Stirnlappens angekommen, sich nach aussen wenden, um schliesslich sagittal zu verlaufen und in die grosse Riech-Projectionsbahn einzutreten. In Fig. 84, A, welche bei stärkerer Vergrößerung ein Stück der erwähnten Zwischenhemisphärengegend darstellt, beobachtet man, dass jene parallelen Axencylinder aus gewissen dreieckigen, stern- oder spindelförmigen, grossen oder mittelgrossen Zellen hervorgehen, welche, ohne radiäre Orientirung, in allen Rindenschichten verstreut liegen. Die Axencylinder der oberflächlicheren pflegen ebenfalls oberflächlich in der Rinde zu verlaufen, ohne Collateralen auszusenden (wenigstens nicht bei wenige Tage alten Säugethieren), während die aus den tieferen Zellen stammenden in die tieferen Schichten ziehen und sich sogar mit der sehr nahe gelegenen Projectionsbahn des Cingulums verbinden können (Fig. 84, C). Jedoch nicht alle Fasern, welche in paralleler Richtung diese Rinde kreuzen, kommen aus autochthonen Zellen; einige, die oberflächlicheren und besonders die dicken, gehen aus dem Septum pellucidum hervor und setzen sich in die Zuckerkandlsche Strahlung fort.

Freie exogene Verzweigungen habe ich an dieser Rindenstelle wenige angetroffen; die, welche in meinen Präparaten zu Tage treten, scheinen von unten, aus dem Gebiet des Stabkranzes zu kommen. Ihr Ursprung liess sich nicht bestimmen. Jedenfalls schien keine von ihnen in der Richtung nach dem Bulbus olfactivus zu verlaufen, noch sich in Riechbahnen zweiter Ordnung fortzusetzen.

Ebensowenig zeigt die Marchi-Methode in dieser Gegend Degenerationen auf dem Querschnitt dieses Bulbus.

Die Rinde der Innenfläche und des hinteren Theils des Lobulus frontalis bietet eine grosse Analogie mit der grauen Substanz des Septum pellucidum, in welche sie sich theilweise fortsetzt und an deren Verbindungen sie vielleicht theilnimmt.

Allgemeine Schlussfolgerungen.

Die nachstehenden Sätze können als allgemeine Schlussfolgerungen aus der voraufgegangenen Studie über die Sphenoidalrinde und die übrigen Organe und Bahnen gelten, welche man für solche des Riechsinns zu halten pflegt.

1. Wir müssen als secundäre Riechcentren alle diejenigen betrachten, welche unzweifelhaft Fasern der äusseren, mittleren oder oberen Wurzeln aufnehmen. Diese Centren besitzen die gleiche Structur; es sind die Rinde des Lobulus olfactivus (Pedunculus bulbaris), die frontale, unter der äusseren Wurzel liegende, und die äussere Gegend der Sphenoidalrinde.

2. Der Focus speno-occipitalis, das Subiculum, der Focus präsubicularis und das Ammonshorn scheinen keine directen Olfactoriusfasern zu besitzen. Vielleicht stellen sie tertiäre Riechcentren dar.

3. Die Amygdala, das Septum pellucidum, die limbischen Windungen und die Zwischenhemisphärenrinde, die Striae supracallosae, die prächiasmatische Fissurrinde etc. entbehren anscheinend directer olfactiver Verbindungen. Die zwischen dem Bulbus olfactivus und dem Tuberculum vermutheten sind wahrscheinlich, jedoch nicht völlig sicher nachgewiesen.

4. Die zuführenden Bahnen des Ammonshorns sind: die hintere Verlängerung des Cingulums, die occipitalen Enden der Striae supracallosae, die weisse oberflächliche Substanz der Zwischenhemisphärenrinde und eine sehr wichtige Bahn, welche aus dem oberen Theil des Lobulus pyriformis oder Focus speno-occipitalis stammt.

5. Dieses eine eigenartige Struktur besitzende Ganglion liefert eine directe ammonische Bahn und eine gekreuzte; beide enden in den plexiformen Schichten des Ammonshorns und der Fascia dentata.

Literatur.

- 1) Cajal, Contribución al estudio de la vía sensitiva central y estructura del tálamo óptico. Rev. trim. microgr., tomo V, 1900.
 - 2) Cajal, Die Endigung des äusseren Lemniscus oder die secundäre akustische Nervenbahn. Deutsche Medic. Wochenschrift, 17. April 1902.
 - 3) Siehe Revista trimestral, vol. IV und V.
 - 4) C. Golgi, Sulla fina struttura dei Bulbi olfaktorii. Reggio-Emilia. 1875.
 - 5) S. R. y Cajal, Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. Gaz. sanit. de Barcelona; Oktober 1890.
 - 6) P. Ramón, Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. Gaz. sanit. de Barcelona, Juli 1890.
 - 7) Van Gehuchten et Martin, Le bulbe olfactif de quelques mammifères. La Cellule; vol. V, 2 fasc., 1891.
 - 8) Kölliker, Ueber den feineren Bau des Bulbus olfactorius. Aus den Sitzungsber. der Würzb. Phys.-med. Gesellschaft; 19. Dec., 1891.
 - 9) G. Retzius, Die Endigungsweise der Riechnerven. Biol. Unters.; Neue Folge, Bd. III, H. 3, 1892.
 - 10) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.
 - 11) Blanes, Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio. Rev. trim. microgr., vol. III, 1898.
 - 12) Cajal, Origen y terminación de las fibras olfativas, etc., 1890.
 - 13) M. Duval, L'amoebosisme du système nerveux. La théorie histologique du sommeil. Les nervi nervorum. Revue scientifique, 12 Mars, 1898.
 - 14) Manoumelian, Société de Biol., 19. Febr. 1898.
 - 15) Löwenthal, Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig 1897.
 - 16) Probst, Zur Kenntniss des Faserverlaufes des Temporallappens des Bulbus olfactorius, etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 6. Heft. 1901.
 - 17) Cajal, Textura del lóbulo olfativo accesorio. Revista trimestral micrográfica. volumen VI, 1902.
 - 18) Löwenthal, Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig 1897.
 - 19) Cajal, Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos y substancia blanca del cerebro. Gaceta sanitaria de Barcelona. April, 1891.
 - 20) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.
 - 21) Siehe die früheren Hefte dieser „Studien“.
- Cajal, Studien über die menschliche Hirnrinde. 4. Heft.

- 22) Betz, Centralblatt f. d. medicin. Wissensch. n.^o 11, 13 1881.
- 23) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig, 1892.
- 24) S. Ramón Cajal, Estructura del asta de Ammon, Anales de la Socied. españ. de Historia natural, tomo XXII, 1893.
- 25) Déjerine, Anatomie des centres nerveux. Paris, 1895, tomo I.
- 26) Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala, 1895.
- 27) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.
- 28) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 723.
- 29) S. R. y Cajal, Estructura del asta de Ammon y fascia dentata, etc. Anal. de la Socied. españ. de Historia natural, tomo XXII, 1893.
- 30) Ganser, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 7, 1882. Siehe auch von demselben Autor: Ueber die vordere Hirnkommissur der Säugethiere. Arch. f. Psych. Bd. IX.
- 31) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 715.
- 32) Honegger, Vergleichend-anat. Unters. über den Fornix, etc. Genf 1886.
- 33) Déjerine: Anat. des centres nerveux, vol. II. 1901.
— Siehe auch: Compt. rend. Société de Biol., 1897.
- 34) S. R. Cajal, Die Sehrinde. 1. Heft dieser „Studien“.
- 35) Cajal, Estructura del asta de Ammon. Anal. de la Socied. españ. de Hist. nat. Tomo XXII, 1893.
- 36) S. R. Cajal, Estructura del asta de Ammon. Anal. de la Socied. españ. de Historia natural. Madrid 1893.
- 37) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 789 u. 790.
- 38) Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, etc., 6. Aufl. Leipzig, 1900.
- 39) S. R. Cajal: Estructura del septum lucidum. Rev. trim. Vol. 6.^o
- 40) Honegger, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Fornix etc. Rec. de Zool. suisse. 1890. Vol. V.
- 41) Déjerine, Anatomie des centres nerveux. Tomo II, 1901, pag. 296.
- 42) Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala 1895.
- 43) S. R. Cajal, Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule 1890.
- 44) Derselbe, Pequeñas comunicaciones anatómicas. — II. Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Dezember 1890.
- 45) Derselbe, Estructura de la corteza occipital de los pequeños mamíferos. Anales de la Sociedad española de Historia natural. Tomo XXII, 1893.
- 46) Ganser, Loc. cit.
- 47) Cajal, La Cellule, tomo VII.
- 48) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre, 2 Bde. pag. 780, Fig. 803. Siehe auch: Ueber den Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchen. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1894.

- ⁴⁹⁾ Beevor, On the Course of the fibres of the cingulum and the posterior parts of the corpus callosum and fornix of the Marmoret Monkey, Phil. Transactions. 1891.
- ⁵⁰⁾ Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane etc., 6. Aufl., 1900.
- ⁵¹⁾ Déjérine, Loc. cit., pag. 749 u. f.
- ⁵²⁾ E. Smith, Journ. of Anat. u. Physiol. Vol. 32, 1898.
- ⁵³⁾ S. R. Cajal, Textura del septum lucidum. Rev. trimestr. micrográf. 1901/02, VI.
- ⁵⁴⁾ Derselbe, Die Bewegungsrinde. 2. Heft dieser „Studien“.
- ⁵⁵⁾ Valentin, Neurologie, pag. 244.
- ⁵⁶⁾ Blumenau, Zur Entwicklungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37, 1890.
- ⁵⁷⁾ Déjérine, Anatomie des centres nerveux, vol. I.
- ⁵⁸⁾ S. Ramón y Cajal, Structure de l'écorce cerebrale de quelques mammifères. La Cellule, tomo VII, 1891.
- ⁵⁹⁾ Giacomini, Fascia dentata del grande Hippocampo etc., Giorn. d. R. Accad. di Med. di Torino, Fasc. 11 bis 13, 1883.
-

The first part of the book is devoted to the history of the...

The second part of the book is devoted to the history of the...

The third part of the book is devoted to the history of the...

The fourth part of the book is devoted to the history of the...

The fifth part of the book is devoted to the history of the...

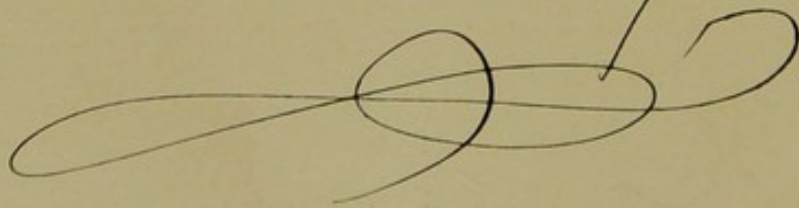
The sixth part of the book is devoted to the history of the...

The seventh part of the book is devoted to the history of the...





J. R. Ramon Cajal



STUDIEN
ÜBER DIE
HIRNRINDE DES MENSCHEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

DR. JOHANNES BRESLER

OBERARZT AN DER PROV.-HEIL- UND PFLEGE-ANSTALT ZU LUBLINITZ [SCHLES.]

5. HEFT:

VERGLEICHENDE STRUKTURBESCHREIBUNG UND HISTOGENESIS DER
HIRNRINDE.

ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN ÜBER DAS GEHIRN.
STRUKTUR DER NERVENZELLEN DES GEHIRNS.

SACH- UND NAMENREGISTER ZU HEFT 1-5.

MIT 47 ABBILDUNGEN UND DEM BILDNIS DES VERFASSERS.



LEIPZIG

VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH

1906.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

Inhalt.

	Seite
I. Vergleichende Strukturbeschreibung der Hirnrinde	1
Rinde der kleineren Säugetiere	2
Rinde der Vögel.	9
Rinde der Reptilien	15
Rinde der Batrachier	23
Rinde der Fische	26
II. Histogenese der Hirnrinde	28
Primäre Phasen bei den Nagetieren	28
Histogenetische Phasen in der Rinde des menschlichen Fötus	29
Morphologische Differenzierung der Nervenzellen	31
Neuroblastenphase	31
Auftreten der basilaren Dendriten	33
Auftreten der Nervenkolateralen	33
Bildung zentripetaler Nervenfasern	34
Strukturelle Differenzierung	34
Entwicklung der Zellen mit kurzem Axenzylinder	37
Parallelismus der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung	39
III. Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn	41
Flechsig's Theorie	42
Monakow's Theorie	47
Verfassers Theorie	49
Primäre und sekundäre Merkzentren	52
Notwendigkeit des Corpus callosum	55
Unterschiede der perzeptiven und der Merkzentren	57
Assoziative sensorisch-kommemorativ und interkommemorativ Bahnen	59
Grundriss der Organisation des Gehirns	62
Physiologische Postulate	63
Einheit der räumlichen und akustischen Empfindung	64
Konzentrische Symmetrie	66
Ersparnis an Raum und Protoplasma	67
Histologische Hypothesen über den Mechanismus des Schlafs, der Assoziation, der Ermüdung, des Gedächtnisses, des Vergessens, der funktionellen Anpassung, der Kompensation usw.	67
Duval's Hypothese	68

	Seite
Tanzis Hypothese über die Übungshypertrophie der Nervenbahnen . . .	74
Lokalisation des intellektuellen und emotiven Doppelprozesses nach Lugaro	75
Verfassers Theorie der Entwicklung der interneuronalen Verbindungen .	76
IV. Die Struktur der Nervenzellen des Gehirns	80
Zellmembran	80
Perizelluläres Netz von Golgi	82
Der Kern	86
Accessorische Körper	88
Das Protoplasma	89
Golgi-Holmgrensche Kanäle	92
Pigment	95
Neuroplasma	95
Neurofibrillen	97
Vergleich der Nisslpräparate mit den Neurofibrillenpräparaten	114
Physiologische Bedeutung der Neurofibrillen	117
Physiologische und pathologische Veränderungen der Neurofibrillen . .	125
Schlussätze über die Neurofibrillen	132
Literaturverzeichnis	135
Sach- und Namenregister zu Heft 1—5	143

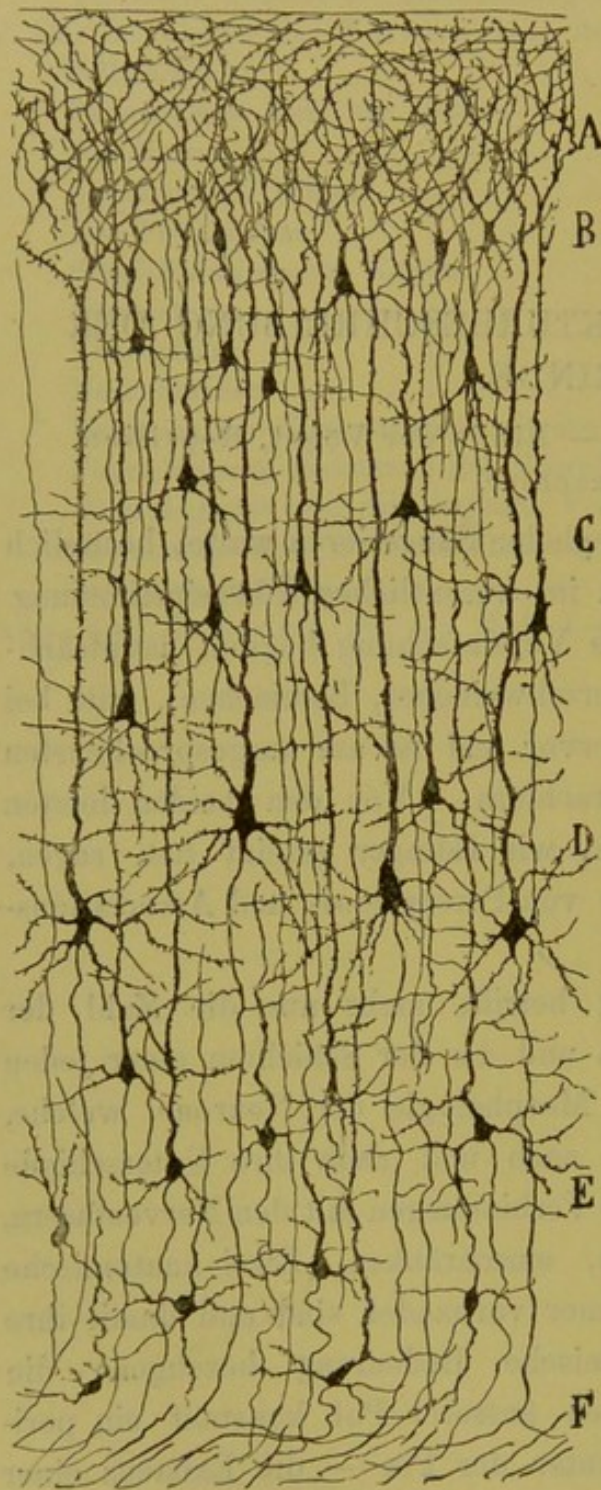
I. VERGLEICHENDE STRUKTURBESCHREIBUNG DER HIRNRINDE.

Rinde der kleinen Säugetiere. — Rinde der Vögel, Reptilien
und Batrachier.

Beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren waltet bezüglich der Architektur der Rindenschichten im wesentlichen Übereinstimmung. Die Abstufung oder die anatomische Vereinfachung beginnt hauptsächlich bei den Nagetieren (Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen), tritt bei den niederen Säugetieren deutlich hervor und ist am ausgesprochensten bei den Vögeln, Reptilien und Batrachiern. Von den beiden letzten Klassen von Wirbeltieren kann man, wie Eddinger gezeigt hat, sagen, dass fast die ganze Rinde eine Serie von Perceptions- und Associationszentren des Geruchs darstellt.

Die strukturelle Vereinfachung betrifft nicht nur die Zahl der differenzierten Zentren und Regionen und die der Schichten einer jeden Sphäre, sondern ganz besonders die Morphologie der Neurone, welche, je weiter abwärts in der Tierreihe, nach und nach ihre Unterschiede einbüßen, Fortsätze verlieren und die Verbindungen mit den Nervenfasern, aus welchen sie Ströme empfangen, einschränken. Zwei anatomische Merkmale gibt es indess, welche immer vorhanden sind und damit ihre grosse phylogenetische und dynamische Bedeutung bezeugen: die radiäre Richtung der Neurone, deren äusserer Pol konstant ein peripheres Büschel aussendet, und — unter der Pia — die Existenz einer plexiformen Schicht, in der die Büschel der Pyramiden und die zuführenden Nervenfasern zusammentreten. Im Hinblick auf diese Persistenz der Richtung und Gestalt der Gehirnpyramide bei allen Wirbeltieren sowie auf die hohe Hierarchie ihrer Tätigkeit habe ich¹⁾ gewagt,

Fig. 1.



Rinde der 20tägigen Maus.

A, plexiforme Schicht; B, kleine, C, mittelgrosse, D, grosse Pyramiden; E, eiförmige und polymorphe Zellen; F, weisse Substanz.

sie als psychische Zelle zu bezeichnen, womit ich aber von dieser wichtigen physiologischen Aufgabe nicht die monopolaren Ganglienzellen der Wirbellosen ausschliessen wollte, da die Form nicht mehr als einen der Zustände, und vielleicht den weniger wichtigen, der physiologischen Rangordnung darstellt. Alles drängt zu der Annahme, dass die höhere Funktion (Gedächtnis, Vorstellung, Assoziation, Bewusstsein etc.) sowohl von der Textur und der chemischen Zusammensetzung des Protoplasmas, als von der Qualität des zu ihm gelangenden Reizes abhängt. Die Form kann man betrachten als den Kanal für die Nerventätigkeit und unter diesem Gesichtspunkte hätte die Mehrheit der Zellfortsätze den Zweck die Assoziation zu vervielfältigen und den Nervenfunktionen Solidarität und Kontinuität zu verleihen.

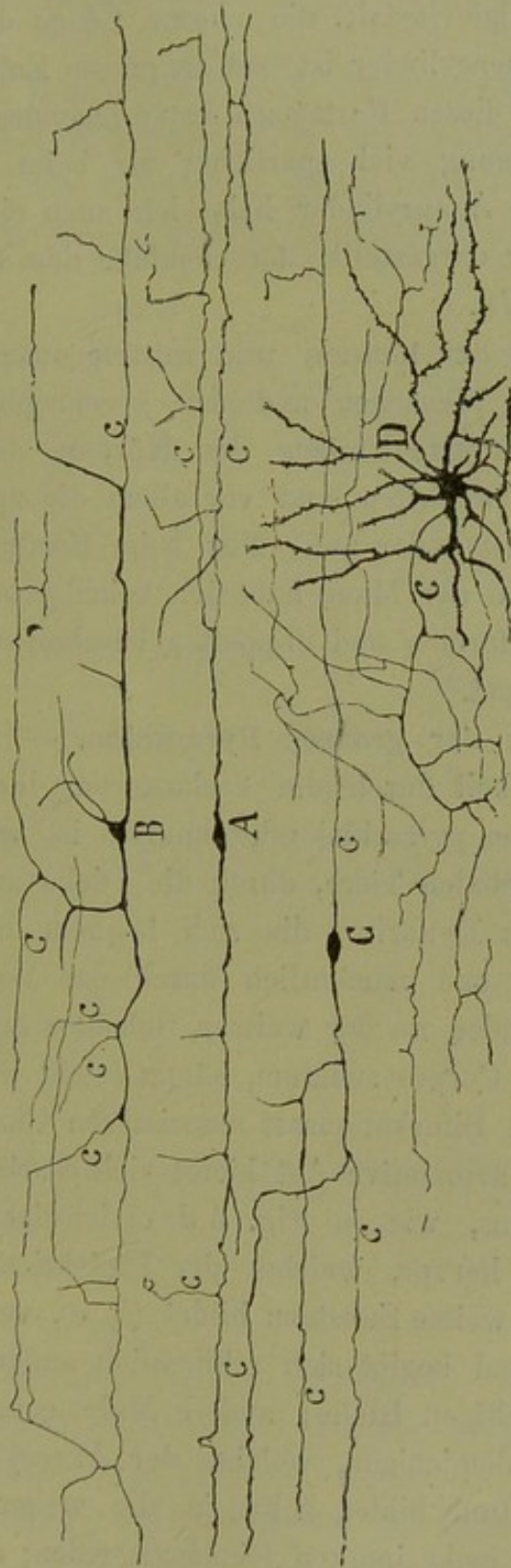
Rinde der kleinen Säugtiere. — Wir bemerkten schon, dass bei den Nagetieren und besonders bei der Maus die Rinde eine erhebliche Vereinfachung erfährt. Die Dicke der grauen Substanz nimmt in der Tat beträchtlich ab; die Zellen werden kleiner, die Zahl der

Schichten verringert sich auf fünf [infolge Fehlens einer Körnerschicht und dadurch, dass die grossen Pyramiden eine einfache Formation bilden.

Aus Figur 1 sind die fünf Schichten der Gehirnrinde der Maus (und zugleich des Kaninchens) ersichtlich: 1. die plexiforme Schicht; 2. die Schicht der kleinen Pyramiden; 3. die Schicht der mittelgrossen Pyramiden; 4. die Schicht der grossen Pyramiden; 5. die Schicht der eiförmigen und polymorphen Zellen.

Plexiforme Schicht. Sie besteht aus den schon früher beschriebenen Elementen und enthält auch solche mit kurzem Axenzylinder und horizontale Zellen, wenn auch weniger zahlreich als bei den gyrencephalen Tieren. In Figur 2 A, B, C finden sich einige horizontale Zellen des Ge-

Fig. 2.



Zellen der plexiformen Schicht eines wenige Tage alten Kaninchens. Golgi-Methode (doppelttes Verfahren).

A, B, C, grosse Horizontal- oder Spezialzellen (Cajalsche Zellen nach Retzius). (An den Zellen A und B sind alle mit c bezeichneten Fortsätze dünn und scheinen Axenzylinder zu sein; jedoch darf wahrscheinlich nur eine der feinen polaren Fibrillen als funktioneller Fortsatz gelten; D, Zelle mit kurzem, mehr oder weniger horizontalem Axenzylinder, nach der plexiformen Schicht zu in eine ausgedehnte Verzweigung aufgelöst.

hirns eines wenige Tage alten Kaninchens. Man sieht ihre Spindel- oder dreieckige Gestalt, die enorme Länge der polaren Fortsätze, deren einer der Axenzylinder ist und die grosse Zahl aufsteigender, im rechten Winkel aus diesen Fortsätzen entspringender Äste. Im allgemeinen ist die Verzweigung viel spärlicher als beim Menschen. Als Zelltypus mit kurzem Axenzylinder habe ich auch eine Zelle mit horizontalem Axenzylinder dargestellt, der ebenfalls dem Kaninchengehirn entnommen ist (Fig. 2, *D*).

Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. — Im Verhältnis zum Menschen und den gyrencephalen Säugetieren fällt der relativ bedeutende Umfang des Körpers der kleinen Pyramiden, die Stärke der Dendriten und vor allem die geringe Zahl von Zellen mit kurzem Axenzylinder auf. Nur beim Kaninchen gelang es mir einige zu färben, bei der Maus habe ich keine gesehen. Ebensowenig bin ich den neurogliformen und doppelt gebüschelten Zellen bei der Maus und Ratte begegnet.

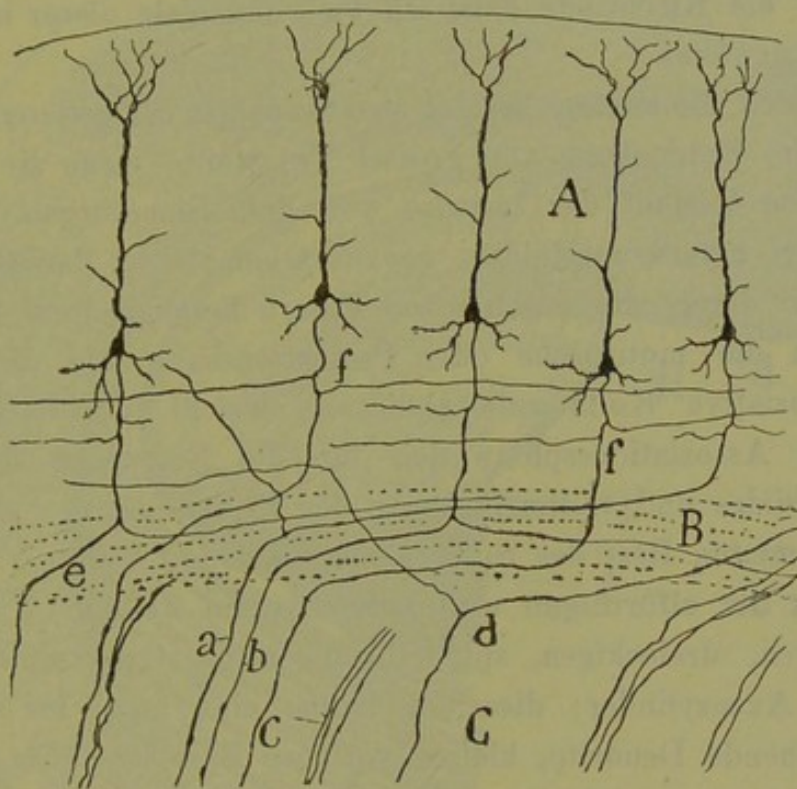
Schicht der grossen Pyramiden. — Diese Zellen erwecken die Aufmerksamkeit durch die Verlängerung ihres Zelleibes, der nicht so ausgesprochen pyramidal oder konisch ist wie derjenige der Pyramiden der gyrencephalen Tiere, durch die Dicke und das stachelige Aussehen der radiären Dendrite, die sich bequem bis zur ersten Schicht verfolgen lässt, und namentlich durch das Verhalten des Axenzylinders. Derselbe sendet, an der weissen Substanz angelangt und vor dem Eintritt in das Corpus striatum, häufig (nicht immer) eine Kollaterale, zuweilen einen Bifurkationsast assoziativen Charakters aus.

Dieser assoziative Ast bietet viele Variationen bezüglich Ursprungs und Richtung, wie in Fig. 3 *d* ersichtlich. Manchmal geht er aus jenem Knie hervor, welches der Projektionsaxenzylinder beim Herantritt an die weisse Substanz bildet (*b*, *e*), verläuft eine gewisse Strecke horizontal und begibt sich schliesslich aufsteigend in entfernte Gebiete der gleichseitigen Rinde; andere Male entspringt er aus dem zweiten Knie, d. h. demjenigen, welches der Axenzylinder beim Eintritt in das Corpus striatum bildet, kehrt in die weisse Substanz zurück und verliert sich in mehr inneren Rindengegenden; andere Male wiederum versenkt sich der genannte aus dem ersten Knie entsprungene Ast an-

scheinend in die Schicht der Balkenfasern und verläuft mit ihnen nach der Mittellinie.

Alle jene assoziativen Äste sind von mir schon in meinen ersten Arbeiten über diesen Gegenstand gesehen worden²⁾; jedoch glaubte ich damals, dass die Mehrzahl der dünnen auf solche Weise entstandenen Fasern der weissen Substanz Kommissuralbahnen darstellen, und nahm

Fig. 3.



Stück eines Querschnitts durch die Rinde einer 15tägigen Maus.

A, Rinde; B, weisse Substanz; C, Corpus striatum; a, b, c, Projektionsaxenzylinder mit langem assoziativem Ast; c, Axenzylinder ohne diesen Ast; d, Projektionsaxenzylinder, bei welchem der assoziative Ast an der Grenze des Corpus striatum entspringt; f, sehr lange Kollateralen von Axenzylindern aus Riesenpyramiden.

überdies der landläufigen Meinung folgend die Existenz einer grossen Zahl von Pyramidenaxenzylindern an, welche ausschliesslich zur Bildung homolateraler Assoziationsfasern bestimmt sein sollten.

Die neuesten, bei der Rinde des Kaninchens, der Ratte und besonders der sieben- bis zwanzigtägigen Maus angestellten Untersuchungen haben mich jedoch von der wichtigen Tatsache überzeugt, dass die

grosse Mehrzahl (vielleicht die Gesamtheit) der homolateralen Assoziationsfasern (von vorn nach hinten ziehende, querverlaufende etc.), welche aus den Sinneszentren der Rinde bei den Nagetieren hervorgehen, nicht direkte Bahnen darstellen, sondern Kollateralen oder Bifurkationsäste aus Projektions-Axenzylindern. Wenigstens ist dies das gewöhnliche Verhalten der Assoziationsfasern in der motorischen, optischen, Zwischenhemisphären- und sphenoidalen Riechrinde etc. In der voraufgehenden Studie über die Riechrinde habe ich viele Beispiele dieser interessanten Anordnung erwähnt.

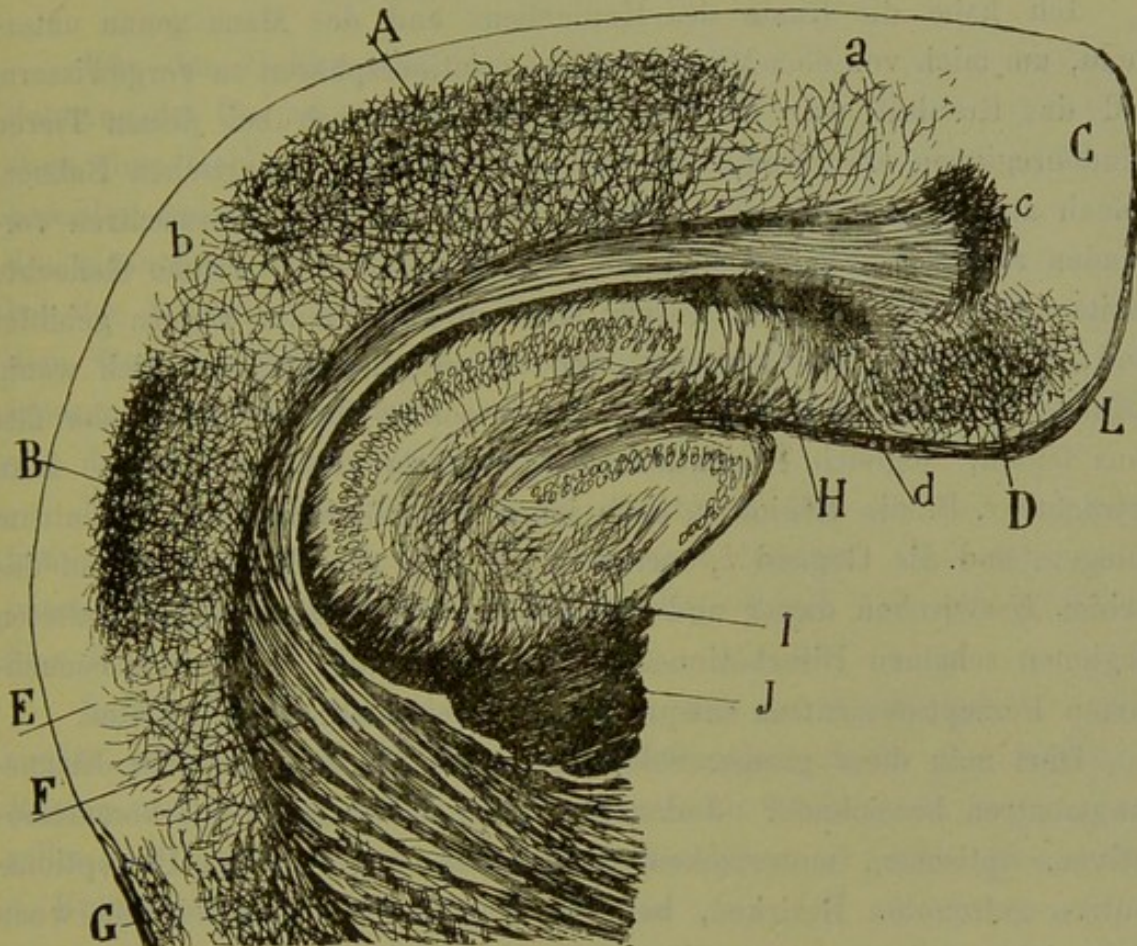
Sollte sich die letztere bei den gyrencephalen Säugetieren bestätigen, so wäre ihre Entdeckung von grosser Tragweite, denn sie würde uns gestatten, den Verlauf der Impulse von dem Sinnesorgan bis zu den Zentren der Erinnerungsbilder genau schematisch darzustellen. So würde jeder durch die sensorischen Fasern herangeleitete Reiz gleichzeitig durch die motorische oder Projektionsbahn und durch die erwähnte assoziative Kollaterale abfliessen, welche letztere zu der entsprechenden Assoziationssphäre den für die Erzeugung des latenten Erinnerungsbildes und vielleicht sogar der Erinnerung des stattgehabten Reizes bestimmten Rest des Sinneseindrucks leiten könnte.

Schicht der eiförmigen und polymorphen Zellen. — Sie besteht aus eiförmigen, dreieckigen, spindelförmigen oder pyramidalen Zellen mit langem Axenzylinder; dieselben haben eine lange bis in die erste Schicht reichende Dendrite, kleine, variköse Basaläste (Fig. 1, *E*) und einen gewundenen, leicht bis zur weissen Substanz zu verfolgenden Axenzylinder. Unter diesen Elementen gibt es einige, welche sich wegen ihrer starken, bogenförmigen, rückläufigen Kollateralen mit den Körnern der gyrencephalen Tiere vergleichen lassen, sowie nicht wenige kugelförmige Zellen ohne Radiärschaft, mit einem aufsteigenden Axenzylinder, der sich in die plexiforme Schicht begibt. Zellen mit kurzem Axenzylinder, der sich in geringer Entfernung verzweigt, finden sich ebenfalls, jedoch in kleiner Zahl.

Weisse Substanz. — Sie setzt sich zusammen aus den schon beschriebenen ableitenden projektiven und assoziativen Fasern, aus den ebenfalls in früheren Kapiteln erwähnten Balkenfasern und aus dicken

zuführenden oder sensorischen Bahnen. In der Figur 4, *A*, *B* (Querschnitt aus der Rinde der Maus), sind an verschiedenen Stellen diese letzten Bahnen sichtbar; sie bilden, wie früher bereits auseinandergesetzt, sehr dichte Endgeflechte, die besonders in der Schicht der

Fig. 4.



Etwas schräger Frontalschnitt durch das Gehirn einer wenige Tage alten Maus. Der Schnitt verläuft hinter dem Corpus callosum.

A, Nervenplexus von optischen Fasern; *B*, akustischer Nervenplexus; *C*, innerer Teil der Hemisphären, frei von sensorischen Fasergeflechten; *D*, Plexus des Präsubikulums; *E*, Zone ohne sensorische Geflechte; *F*, Corpus striatum; *G*, Riechgend; *H*, Subikulum; *I*, Fimbria.

mittelgrossen und grossen Pyramiden konzentriert sind. Die Kürze der Bahnen liess mich häufig den Schaft, aus dem sie stammen, bis zum Corpus striatum verfolgen und beobachten, dass sie sich in der weissen Substanz zu spalten pflegen und, zufolge des Divergierens der Hauptäste, sehr ausgedehnte Endverzweigungen bilden.

Assoziationsgebiete in der Rinde der kleinen Säugetiere. — Die Behauptung von der funktionellen Dualität der Rinde ist von Flechsig für den Menschen und die Primaten aufgestellt worden. Bei den Carnivoren jedoch und den Einhufern dürften sich die Assoziationszentren noch sehr wenig entwickelt finden, und bei den Nagetieren und den übrigen Vertebraten gänzlich fehlen.

Ich habe die Rinde des Kaninchens und der Maus genau untersucht, um mich von dem Mangel der Assoziationssphären zu vergewissern, und das Resultat war die Beobachtung, dass auch bei diesen Tieren Rindenregionen existieren, die frei von direkten sensorischen Bahnen, jedoch anscheinend mittelst assoziativer Äste mit Projektionszentren verbunden sind. In Figur 4 sind die Zentren dargestellt, welche Geflechte besitzen, die von aus dem Corpus striatum kommenden Fasern gebildet sind; man sieht, dass zwischen den sensorischen Gebieten sich wenig ausgedehnte Stellen befinden, an denen solche Bahnen ganz oder fast ganz fehlen, obgleich Projektionsfasern niemals vermisst werden. Man betrachte z. B. die Region *a*, nach innen und oberhalb vom Sehzentrum gelegen, und die Gegend *b*, zwischen der Seh- und Hörsphäre, und das Gebiet *E* zwischen dieser und der Riechsphäre. Diese eingeschalteten Regionen scheinen Bifurkationsäste und Kollateralen von in den benachbarten Perzeptionszentren entsprungenen Axenzylindern zu erhalten.

Darf man diese grauen Schaltstellen als Assoziations- oder Erinnerungszentren bezeichnen? Jedenfalls, wenn die Existenz von kommemo-rativen, optischen, motorischen, akustischen etc., von den Perzeptionszentren getrennten Bezirken, bei den Nagetieren wahrscheinlich, wenn auch nicht erwiesen ist, so kann die assoziative oder kommemo-rative Bedeutung (im Sinne der Flechsigschen Theorie) bei einem speziellen Zentrum nicht bestritten werden, nämlich bei dem Ammonshorn und vielleicht auch bei der Zwischenhemisphärenrinde, — Regionen, welche keine direkten sensorischen Fasern empfangen, jedoch Assoziationsbahnen, die aus sensorischen oder perzeptiven Sphären (Projektionszentren Flechsigs) kommen.

GEHIRNRINDE DER VÖGEL.

Für das Gehirn der Vögel ist charakteristisch die enorme Ausdehnung des Corpus striatum, das Fehlen des Ammonshorns oder wenigstens eines Gebiets grauer Substanz, das diesem Zentrum der Säugetiere homolog gelten könnte, und der Mangel des Corpus callosum. Was die eigentliche Rinde anlangt, so ist sie kaum mehr differenziert als bei den Reptilien und Batrachiern. Sie erscheint dorsal und seitlich dem Corpus striatum oder Grundganglion aufgelagert, ausser an der inneren Hemisphärenfläche, wo sie eine Verlängerung des Ventrikels von dem genannten Ganglion trennt.

Nur an diesem begrenzten Rindengebiet, das man als Zwischenhemisphären- oder Spaltrinde bezeichnen könnte, hat eine etwas genaue Strukturuntersuchung stattgefunden, deren kurze Beschreibung hier folgt:

Sala y Pons³⁾, der das Vogelhirn mit der Golgimethode untersuchte, unterscheidet auf dem senkrechten Querschnitt der erwähnten Region nachstehende Schichten: 1. plexiforme Schicht; 2. kleine Sternzellen; 3. grosse Stern- und Pyramidenzellen; 4. tiefe Sternzellen; 5. Epithelialschicht.

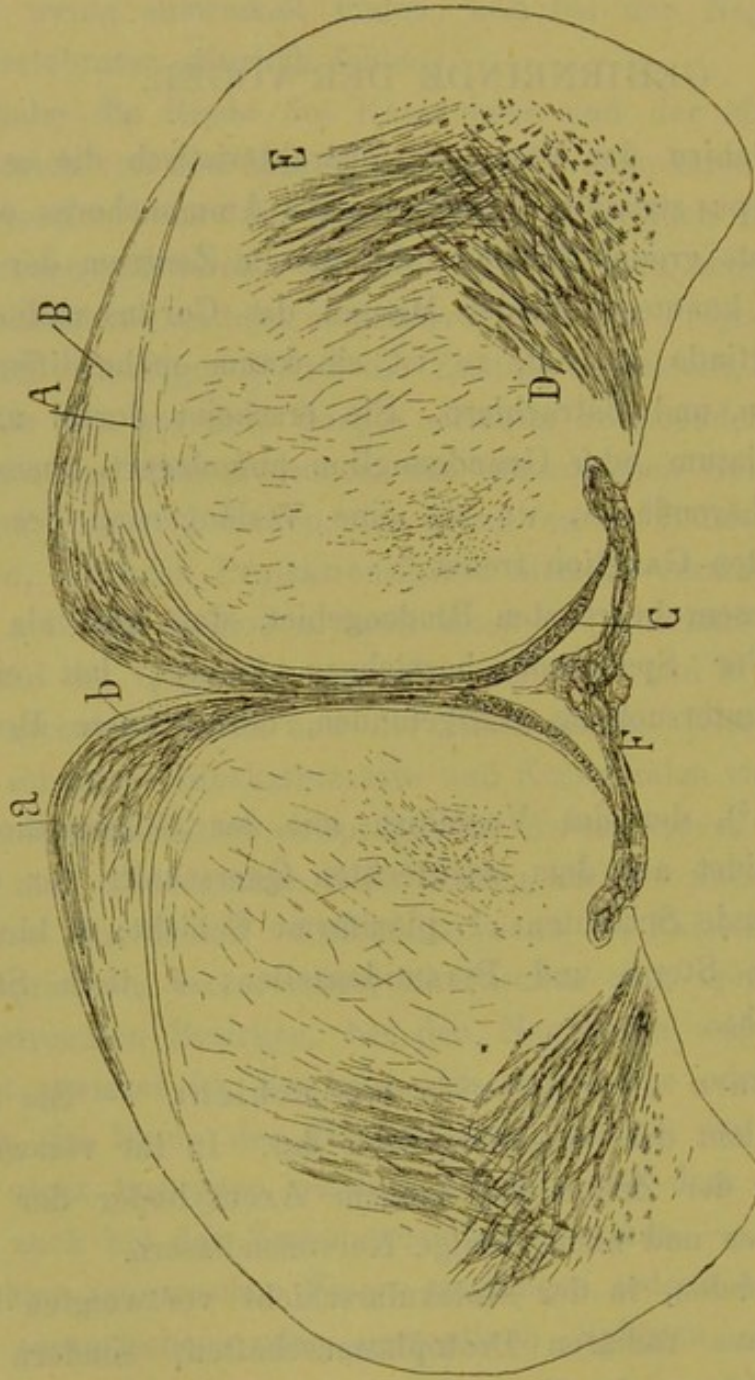
1. Molekulare oder plexiforme Schicht. — Sie stellt die gleichnamige Schicht des Säugetiergehirns dar. In ihr verzweigen sich die Enddendriten der Zellen mit langem Axenzylinder der darunterliegenden Schichten und nicht wenige Nervenendfasern.

Die aufsteigenden, in der Molekularschicht verzweigten Dendriten stammen nicht aus radiären Protoplasmaschäften, sondern kommen direkt aus dem Körper der Sternzellen.

Die Nervenfasern, in der Mehrzahl tangential, stellen bald Endäste von Zellen mit aufsteigendem Axenzylinder bald Kollateralen aus aufsteigenden Markfasern dar, welche letzteren, wie wir bald sehen werden,

sich in die Projektionsbahn fortsetzen, bald endlich oberflächliche Nerven-
 ästchen von Zellen mit kurzem Axonylinder. Ausserdem aber besitzt
 die erste Schicht eine grosse Menge von parallelen Markfasern oder

Fig. 5.



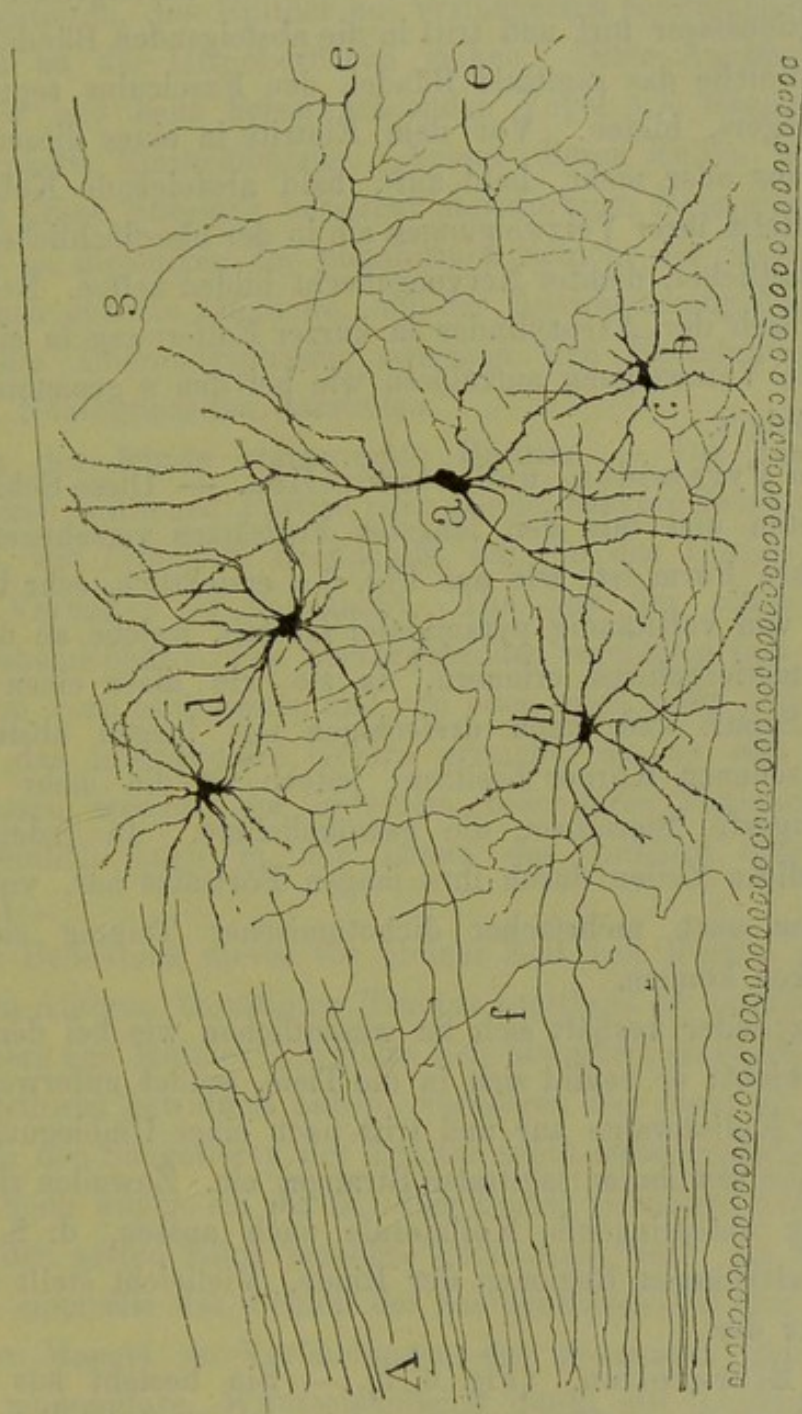
Frontalschnitt durch den mittleren Teil des Gehirns eines ausgewachsenen Huhns. Markfärbung nach Weigert-Pal.
 A, Ventrikel; B, supraventrikuläre Rinde; C, Bündel weisser Substanz (Fasciculus septo-mesencephalicus); D, absteigende
 Bündel (Fasciculus inferior des Gehirns); E, obere absteigende Bündel; a, Markfasern; b, Molekularschicht.
 (Aus Cl. Sala.)

Durchgangsfasern, welche aus Pyramidenzellen hervorgehen und alle
 Rindenschichten, einschliesslich der plexiformen, durchlaufen.

Die erste Schicht birgt auch dicke, spindelförmige Spezialzellen,

homolog den Horizontalzellen der Rinde der Säugetiere und einige Zellen mit kurzem Axenzylinder.

Fig. 6.



Frontalschnitt durch ein Stück Hirnrinde des neugeborenen Huhns. Der untere Teil ist der Linksseltige.
 a, Pyramide; b, tiefe Sternzellen; c, oberflächliche Sternzellen; d, Axenzylinder von Pyramiden, bestimmt für den Fasciculus septo-mesencephalicus; A, Ursprung dieses Strangs.

2. Schicht der kleinen Sternzellen. — Es handelt sich um sternförmige, selten spindelförmige Zellen mit zahlreichen, dichotomisch gespaltenen und nach allen Richtungen ausstrahlenden Dendriten. Die

aufsteigenden, zwei, drei oder mehr, erreichen die plexiforme Schicht; die absteigenden können bis unter die dritte Schicht gelangen (Fig. 6, *d*). Der Axenzylinder setzt sich nach einem variablen absteigenden Verlauf in eine Projektionsfaser fort und tritt in die absteigenden Bündel weisser Substanz ein, welche das sagittale Bündel, den Fasciculus septo-mesencephalicus Edingers, bilden. Vor dem Eintritt in eines dieser Bündel gibt er drei, vier oder mehr, bald auf-, bald absteigende Kollateralen ab, welche mittelst ihrer Verzweigungen ein in der oberflächlichen Hälfte der Rinde befindliches, dichtes Nervengeflecht bilden helfen. Bei einigen Zellen scheint sich der Axenzylinder in kurzer Entfernung in eine freie, weitausgedehnte Verzweigung aufzulösen wie bei den sogenannten sensitiven Zellen Golgi's.

3. Grosse Pyramiden- und Sternzellen. — Diese Schicht enthält die grössten und mit den längsten Fortsätzen versehenen Zellen der Rinde. Ihre Form ist, wie aus Fig. 6 *a* ersichtlich, sehr variabel; es gibt Zellen von vollständig pyramidalen Gestalt, welche an die Pyramiden des Säugetiergehirns erinnern, da sie wie diese einen starken aufsteigenden Schaft und einen dreieckigen mit langen absteigenden Fortsätzen versehenen Körper besitzen; jedoch ist die mehr weniger vertikal verlängerte Sternform die gewöhnlichere. In jedem Falle zeichnen sich diese Zellen durch ihre langen Fortsätze aus, von denen die absteigenden nach mehrfacher dichotomischer Teilung sich zum Epithel erstrecken können.

Der Axenzylinder verhält sich im wesentlichen wie bei den Zellen der zweiten Schicht; er begibt sich in die Tiefe, sendet unterwegs zwei, drei oder mehr Kollateralen aus und tritt nach einer Umbiegung in die Bündel des schon erwähnten sagittalen Stranges ein. Zuweilen zieht eine an der Biegung entspringende Kollaterale nach aussen, d. h. in der Richtung der seitlicheren Regionen der Rinde. Vielleicht stellt sie eine Assoziationsfaser dar.

4. Tiefe Sternzellen. (Fig. 6, *b*). — Sie besteht aus kleinen oder mittelgrossen Sternzellen, welche sich mit Rücksicht auf ihren Axenzylinder in drei Spezies teilen lassen: a) Zellen mit Projektionsaxenzylinder, der in den Fasciculus septo-mesencephalicus eintritt; b) Zellen mit kurzem Axenzylinder, der sich in eine weite Nervenver-

zweigung auflöst; und c) kleine Zellen mit einem in eine feine, dichte Verzweigung sich auflösenden Axenzylinder.

5. Epithelialzone. — Bei den jungen Vögeln besteht, wie bei den Säugetieren, das Epithel aus verlängerten Radiärzellen, welche vom Ventrikel zu der Hirnoberfläche ziehen. Diese Anordnung ist jedoch embryonär und beim heranwachsenden Vogel wie Säugetier atrophiert der periphere Epithelüberzug. Ausser diesen Zellen sieht man noch über die graue Substanz verstreut sternförmige Neurogliazellen, welche durchaus an diejenigen der plexiformen Schicht der Säugetiere erinnern, und ebenso gewisse längliche, auf der Auswanderung begriffene Zellen, welche die Übergangsphasen zwischen den Ependymzellen und den späteren Neurogliazellen darstellen.

Aus der Rinde stammende Bahnen. — Die aus den äusseren und unteren seitlichen Partien der Rinde hervorgehenden Axenzylinder gelangen, wie Edinger⁴⁾ beobachtet hat, in das Corpus striatum; das weitere Verhalten ist unbekannt. Die aus der schon beschriebenen Zwischenhemisphärenrinde hervorgehenden vereinigen sich zu einem sagittalen, von vorn nach hinten und von oben nach unten gerichteten Strang, welcher das intermediäre Gehirn erreicht, wo er sich nach Edinger nach aussen wendet, um in einem besonderen Thalamusganglion und wahrscheinlich auch in der Rinde des Lobulus opticus zu enden (Fig. 5, C).

Die Bedeutung dieses vor einiger Zeit von Bumm gefundenen und von allen Autoren bestätigten Tractus sagittalis ist unbekannt. Edinger, Wallenberg und Holmes⁵⁾, welche sich besonders eingehend dem Studium des Vogelhirns gewidmet haben, vermögen uns nicht zu sagen, welcher Bahn bei den Säugetieren der Tractus septo-mesencephalicus entsprechen könnte, noch wagen sie ihn mit dem Fornix zu vergleichen, mit welchem er auf den ersten Blick manches gemeinsam hat. Zu dieser Vorsicht zwingen einerseits das Fehlen des Ammonshorns bei den Vögeln, anderseits der Mangel an Verbindungen des genannten Septums mit dem Corpus mammillare. Wahrscheinlicher dünkt mir (obgleich diese Homologie ebensowenig sicher ist), dass der genannte Traktus den projektiven Teil des Cingulums der Säugetiere oder vielleicht den Fornix longus Forel's darstellt, eine Bahn, welche, wie ich schon angegeben, nichts

anderes ist, als die Vereinigung der Projektionsaxenzylinder des unteren Teils der Zwischenhemisphärenrinde.

Ein Corpus callosum existiert bei den Vögeln nicht. Es gibt jedoch zwei Kommissuralbündel, die wahrscheinlich zum System der vorderen Kommissur gehören. Eins derselben, die *Commissura pallii*, von Meckel entdeckt, von Bumm, Osborn, Münzer und Wiener beobachtet, und von Edinger gut beschrieben, entspringt aus der Rinde des hinteren Gehirnteils und scheint bestimmt, die occipitalen Partien zu verbinden; das andere, stärkere, kommt aus dem Corpus striatum, aus einem speziellen, voluminösen Herd (*epistriatum* oder *ganglion rotundum*); man sieht es bei allen niederen Wirbeltieren. Von Herrick wurde es für ein Rudiment des Ammonshorns gehalten.

Nach Edinger bildet das *Epistriatum* mit drei anderen sehr ausgedehnten grauen Herden, nämlich dem *Hyperstriatum*, *Mesostriatum* und *Ectostriatum*, das komplizierte System des Grund- oder Basalganglions der Vögel, bei denen diese Formation eine im Vergleich zu den übrigen Gehirngebieten wahrhaft kolossale Entwicklung erreicht. Indess könnte es wohl sein, dass nicht alle diese Ganglien dem System des Corpus striatum angehören; das *Ganglion rotundum* oder *Epistriatum*, aus dem ein gut Teil von Fasern für die vordere Kommissur hervorgeht, wäre vielleicht homolog dem Ammonshorn oder der assoziativen Riechgend (obere Riechrinde der Säugetiere). Wenn sich diese Homologie bestätigen sollte, so könnte die genannte Kommissur, wie es Herrick getan hat, mit dem ventralen Psalterium der Säugetiere oder des *Commissura interammonica* verglichen werden. Jedenfalls ist nicht zu vergessen, dass bei den Säugetieren das Corpus striatum kein Kommissuralsystem besitzt.

Die übrigen Rindengebenden, vom histologischen Gesichtspunkte noch nicht erforscht, senden ihre Faserbündel zum Corpus striatum, woselbst sie sich vereinigen und mit den *Traktus striothalamicis* und anderen *strio-sagittalen*, von Edinger bei allen Wirbeltieren entdeckten Bahnen verbinden.

RINDE DER REPTILIEN.

Nach Edinger erinnert die Rinde der Reptilien schon stark an die der Säugetiere, obgleich ihr Bau, wie zu erwarten, beträchtlich vereinfacht ist. Diese Ähnlichkeit, welche sich, wie die Untersuchungen meines Bruders unzweifelhaft dargetan haben, bis auf die feinen Details der Textur erstreckt, verleiht dem Studium des Gehirns der Reptilien eine hervorragende Bedeutung für die Aufklärung des Grundplans des Seelenorgans bei den höheren Wirbeltieren.

Zwar ist die Untersuchung hierüber noch keineswegs beendet, aber wir besitzen einige wertvolle Arbeiten über dieses Thema, unter welchen als die hauptsächlichsten und eingehendsten die von Edinger⁶⁾ und von meinem Bruder⁷⁾ genannt seien. Ich selbst⁸⁾, Neumayer⁹⁾ Meyer¹⁰⁾, Botazzi und vor allem die älteren Anatomen wie Stieda¹¹⁾ und Rabl-Rückhardt¹²⁾ haben ebenfalls nicht wenig zur Förderung des Gegenstands beitragen.

Die Hirnrinde der Reptilien umfasst verschiedene Gebiete: das obere-innere (cortex medio-dorsalis); das seitlich-dorsale; das untere oder basale und das innere oder septale. Es liegt nicht in meiner Absicht, dieselben genauer zu beschreiben, sondern ich will nur die Hauptbestandteile eines derselben, des oberen-inneren, kurz und übersichtlich darstellen.

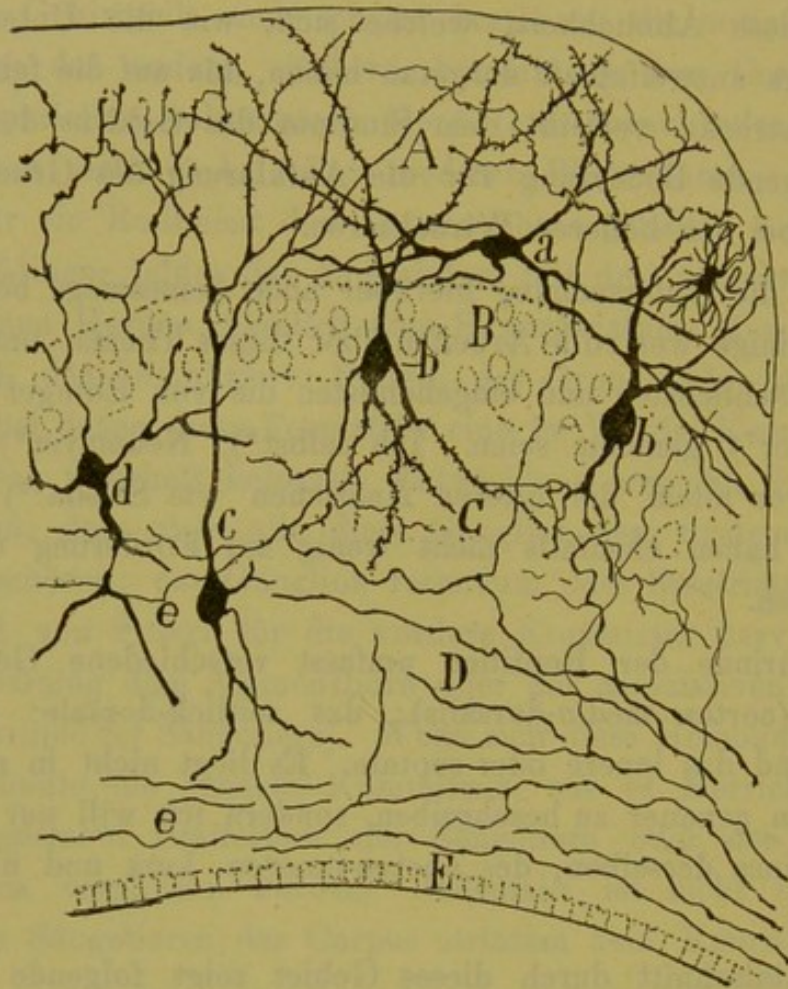
Ein Frontalschnitt durch dieses Gebiet zeigt folgende Schichten: 1. die oberflächliche plexiforme; 2. die Pyramiden; 3. die tiefe plexiforme; 4. die weisse Substanz; 5. das Ventrikelpendym (Fig. 7).

1. Die oberflächliche plexiforme Schicht. — Sie bildet ein peripheres, breites Band, das gegen die darunter liegenden Pyramiden deutlich abgegrenzt ist. Bezüglich ihrer Struktur stimmt sie, wie ich gezeigt habe, vollständig überein mit der entsprechenden Schicht der Säugetiere, indem sie sich aus folgenden Bestandteilen zusammensetzt: a) Büschel der Pyramiden; b) Protoplasmafortsätze autochthoner Hori-

zontalzellen, c) Nervenverzweigungen aus Martinottischen Axenzylindern; d) rückläufige Kollateralen. Dazu kommt noch die Endverzweigung der Ependymzellen.

Die von meinem Bruder genau durchforschten Zellen dieser Schicht entsprechen drei verschiedenen Typen: a) sternförmige oder dreieckige

Fig. 7.



Stück eines Frontalschnitts der Rinde des Chamäleons.

A, oberflächliche plexiforme Schicht; B, Pyramiden; C, tiefe plexiforme Schicht; D, weisse Substanz; E, Ventrikelependym.

Zelle mit langem Axenzylinder; sie liegt im unteren Drittel der ersten Schicht und kann als dislocierte Pyramide betrachtet werden; b) horizontale spindelförmige Zellen (a) mit langen glatten Dendriten und mit einem tangentialen, ausschliesslich in dieser Schicht verzweigten Axenzylinder; c) sehr kleine sternförmige Zellen (von meinem Bruder ent-

deckt) mit sehr kurzen, feinen Dendriten und einem zarten, selten deutlich gefärbten Axenzylinder; dieselben lassen sich im ganzen mit den von mir bei der menschlichen Hirnrinde beschriebenen Zwergzellen vergleichen (*l*).

Die Nervenfasern lassen dreierlei Ursprung erkennen: die einen (Fig. 8, *c*) repräsentieren einfach rückläufige Kollateralen von Pyramiden; andere sind Endverzweigungen von Martinottischen Axenzylindern (Fig. 7, *d*), die Mehrzahl endlich stellt die Endäste von Balken- oder assoziativen Fasern aus der weissen Substanz dar (Fig. 8, *e*).

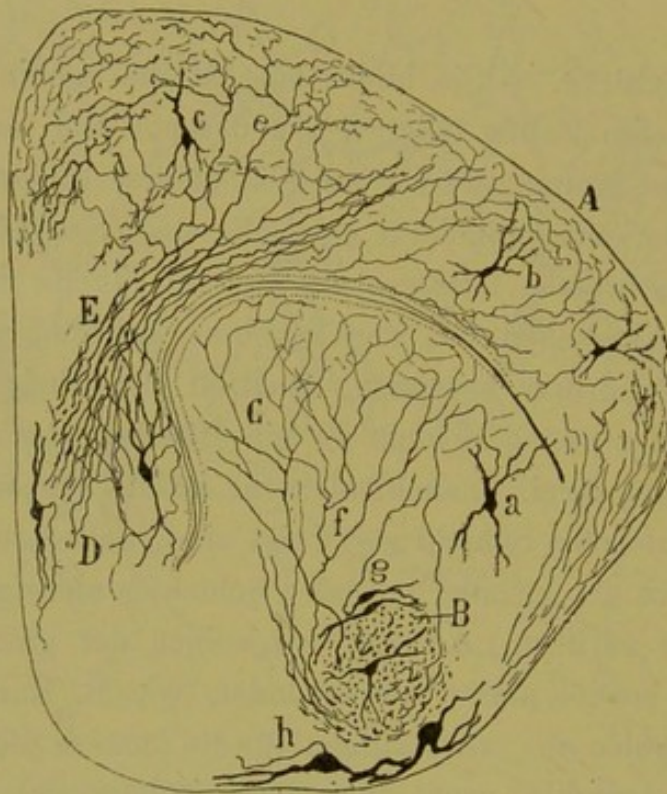
Pyramidenschicht. — Sie bildet eine Masse von in drei oder vier Reihen angeordneten Zellen (Fig. 7, *B*), deren Form und Gedrängtheit an die Zellen des Ammonshorns bei den kleinen Säugetieren erinnert. Unter ihnen findet man Spindel-, Dreieck- und Kugelformen und vor allem Pyramiden, welche letzteren am unteren Rande der Schicht sehr zahlreich sind. Abgesehen von den äusseren, gewöhnlich mit zwei oder mehr radiären Dendriten besetzten, besitzen die übrigen einen dicken Schaft, der an der ersten Schicht in ein Büschel stacheliger Dendriten aufgelöst ist, eine, zwei, manchmal mehr basale Dendriten, welche in der inneren plexiformen Schicht verzweigt sind, und einen Axenzylinder, welcher quer durch die darunterliegenden Schichten absteigt und sich in der weissen Substanz verliert. Ähnlich demjenigen der gleichen Zellart bei den Säugetieren sendet dieser Axenzylinder, wie P. Ramón gezeigt hat, dreierlei Kollateralen aus, rückläufige, für die äussere plexiforme Schicht bestimmt, — horizontale, zwei oder drei, welche sich im Niveau der inneren plexiformen Schicht in Verzweigungen auflösen, — und assoziative, sehr lange, die mitten in der weissen Substanz entspringen, wo sie in der dem Axenzylinder oder Hauptast entgegengesetzten Richtung verlaufen; häufig beobachtet man, dass diese assoziativen Kollateralen Bifurkationsäste des Nervenschafts darstellen.

Tiefe plexiforme Schicht (Fig. 7, *C*). — Man könnte sie auch als Schicht der Riesenzellen bezeichnen, weil sie die grössten Pyramiden, neben einem sehr dichten Nervenplexus, beherbergt.

Dieser, in der inneren Region dieser Rindenstelle sehr dichte, an den Seiten sehr lockere Plexus entsteht aus der Verschlingung von

vier Faserarten: kollaterale Nervenverzweigungen aus dem Axenzylinder der Pyramiden; Kollateralen und Endfasern, welche sich in assoziative Fasern der weissen Substanz fortsetzen; Endäste und Kollateralen, welche zu Kommissural- oder Balkenbahnen gehören, und endlich ausgedehnte Verzweigungen von dicken, aus der Gegend des Septums kommenden und sich vielleicht in sensible oder sensorische Fasern fortsetzenden Markfasern.

Fig. 8.



Frontalschnitt durch das Gehirn des Chamäleons.

A, äusserer Teil der Rinde; B, Basalfaszikel; C, Grundganglion oder Corpus striatum; E, weisse Substanz der inneren Region der Rinde; D, Gegend des Septums; a, Zelle des Grundganglions.

Viele dieser Fasern verzweigen sich nicht nur in der dritten Schicht, deren dichtes Geflecht komplizierend, sondern liefern auch radiäre Fäden, die sich zwischen den Pyramiden durchkreuzen und schliesslich in der oberflächlichen plexiformen Schicht enden.

Von Zellen gibt es hier zwei Arten: a) grosse Pyramidenzellen mit einem Radiärschaft für die erste Schicht, mit einer Basaldendrite und mit einem starken, in eine Markfaser der weissen Substanz sich fortsetzenden

Axenzylinder; b) kleine Zellen, kuglig oder spindelförmig, mit absteigenden und horizontalen Dendriten und mit einem aufsteigenden in der äusseren plexiformen Schicht endenden Axenzylinder. Diese Zellen, welche mein Bruder bei der *Lacerta agilis* entdeckt hat, entsprechen wahrscheinlich den Martinottischen Zellen in der menschlichen Hirnrinde (Fig. 7, *d*).

Weisse Substanz. — Sie bildet eine Schicht supraventrikulärer horizontaler Fasern, die nach innen an Dichtigkeit zunimmt und nach innen und unten in verschiedene Bündel oder Nervenbahnen übergeht. Aus ihr entspringen Kollateralen und Endfasern, welche sich, wie ich gefunden und mein Bruder bestätigt hat, in den beiden plexiformen Schichten verteilen (Fig. 8, *E*).

P. Ramón, welcher auf die Verfolgung dieser Bahnen der weissen Substanz ein sorgfältiges Studium verwendet hat, unterscheidet folgende Leitungen:

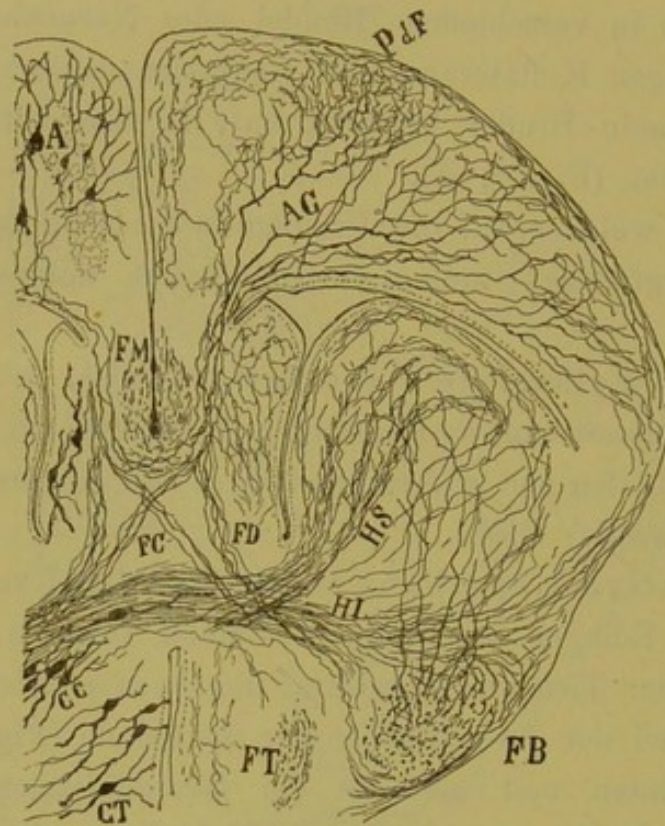
1. Eine homolaterale Assoziationsbahn. — Sie besteht aus äusseren Bifurkationsästen von Pyramiden-Axenzylindern, welche ersteren nach aussen verlaufen und wahrscheinlich in der äusseren Rindengegend (Cortex laterodorsalis) enden.

2. Assoziative Längsbahn (sagittales Bündel von P. Ramón). — Dieses von J. Edinger beschriebene Bündel liegt in der Nähe der Mittellinie, in der Tiefe der Incisura interhemisphärica; es empfängt einen grossen Teil der Axenzylinder der Spaltrinde (Fig. 9, *FM*), zieht sagittal nach hinten und endet in der Occipitalgegend des Gehirns. Hinsichtlich des Ursprungs, der Lage und Endigung könnte sie mit dem Cingulum der Säugetiere verglichen werden, mit dem es auch, wie ich bereits bemerkt, ein System von Fasern gemeinsam hat, die der Verbindung der Hemisphärenpole dienen.

3. Kontralaterale Assoziationsbahn oder Corpus callosum. — Sie besteht aus dicken Fasern, welche sowohl aus der Rinde der Fissuralgegend, als aus den äusseren Gehirngebieten stammen, und bildet einen die sagittale Bahn unten umfassenden Bogen (Fig. 9). Ihre Fasern enden, nachdem sie die entgegengesetzte Seite erreicht, mittelst Verzweigungen von einer derartigen Länge, dass sie, wie P. Ramón sagt, fast die gesamte dorsale Rinde umspannen.

4. Direkte und gekreuzte Projektionsbahn. — Wie in Fig. 9, *FC* und *FD*, ersichtlich, wendet sich ein Teil der Markfasern der weissen Substanz, und zwar der aus der dorsalen inneren Rinde kommende, nach unten durch die Masse des Septum und erreicht das Grundbündel oder die motorische Hauptbahn, mit welcher er zu den unteren Zentren absteigt. Man bemerkt, dass sich diese Bahn aus

Fig. 9.



Frontalschnitt durch das Gehirn der Lacerta agilis.

A, obere-innere Rinde; *AC*, Balkenfasern, in der entgegengesetzten Hemisphäre verzweigt; *FM*, sagittales Bündel (oder mesocephales Edinger's); *FC*, gekreuzte Bündel des Kommissursystems; *FD*, absteigende homolaterale Bündel, für den Basalstrang bestimmt; *HS*, Kommissurbündel für den Nucleus sphaericus; *FB*, Basalstrang.

direkten (*FD*) und gekreuzten Fasern (*FC*) zusammensetzt. Diese Züge, zum erstenmale von meinem Bruder dargestellt und von Edinger bestätigt, entsprechen vielleicht dem Fornix longus Forels der niederen Wirbeltiere oder dem projektiven Teil des Cingulums.

Vordere Kommissur. — Das Gehirn der Reptilien enthält auch eine echte und sehr starke vordere Kommissur, die aus zwei Lagen

von Fasern besteht: einer oberen, welche einen Verbindungsstrang für die beiden runden Kerne darstellt (*HS*), und einer unteren, deren Bahnen für die Verbindung der beiden Riech- oder Sphenoidalrinden (*HJ*) dient.

Ich füge noch die *Commissura pallii posterior* hinzu, welche die occipitalen Enden der Rinde verbindet und dem Psalterium dorsale entsprechen dürfte, namentlich wenn sich nachweisen liesse, dass diese Rindengegend das obere Riechzentrum des Säugetierhirns ist.

Andere Regionen der Rinde. — Dieselbe Textur, doch ohne die Regularität der Schichten, trifft man, wie mein Bruder nachgewiesen hat, in der latero-dorsalen Rinde (Fig. 8, *A*). Ihre Pyramidenzellen, — unregelmässig gestaltet — senden gleichfalls den Axenzylinder in die weisse Substanz und in der Richtung des Sagittalbündels und des *Corpus callosum*.

Homologon der oberen-inneren Rindengegend. — Die allgemeine, von Spitzka¹³⁾ und Edinger¹⁴⁾ ausgesprochene und von Meyer¹⁵⁾ und Smith¹⁶⁾ sehr geschickt verteidigte Ansicht geht dahin, dass diese Rindengegend das rudimentäre Ammonshorn der Reptilien darstellt. Nach Smith soll sie aus zwei getrennten Feldern bestehen: einem oberen-äusseren, welches das Ammonshorn bildet, und einem inneren, oder fissuralen, der Fortsetzung des vorhergehenden und aus sehr kleinen und gedrängten Pyramiden zusammengesetzt, welche die Körner der *Fascia dentata* repräsentieren. Zur Begründung dieser letzteren Homologie wird angeführt, dass bei einem Säugetier, dem *Ornithorhynchus*, die *Fascia dentata* an gewissen Stellen der Spalt- oder inneren Rinde die Fortsetzung der Ammonsformation ist, und dass bei denjenigen Wirbeltieren, bei welchen das *Corpus callosum* fehlt, die *Commissura interammonica* oder das Psalterium, bezüglich der Lage, der bei den Reptilien erwähnten entspricht. Meyer bezeichnet nicht mit solcher Präzision die der *Fascia dentata* homologe Gegend, behauptet aber ebenfalls, dass bei den Reptilien das *Corpus callosum* fehlt und die Zwischenhemisphärenkommissur den Charakter des Psalteriums besitzt. Das sagittale, aus der genannten Rindengegend hervorgehende Bündel soll einfach den Fornix (die vorderen Säulen des Fornix der Säugetiere) darstellen, eine Bahn, welche bei den Reptilien wie bei den höheren Wirbeltieren spezielle Verbindungen mit dem *Septum lucidum* hat. Nach Meyer bildet der Fornix die erste Gehirn-Projektionsbahn, die sich bei den

Vertebraten entwickelt, ebenso wie das Ammonshorn die erste differenzierte Rinde ist. Bei den Reptilien soll auch die innere Kapsel fehlen oder vielmehr eine aus den äusseren Gehirnregionen stammende Projektionsbahn.

Ohne die Bedeutung der von den Autoren für die erwähnten Homologien angeführten Gründe zu verkennen, muss man doch gestehen, dass das Problem noch nicht endgültig gelöst und das Feld noch für andere Konjekturen frei ist. Gründe von derselben Überzeugungskraft, wie die von Edinger, Meyer und Smith vorgebrachten, sprechen nach meiner Meinung auch zu Gunsten der Identifikation der genannten Rindenstelle mit der Fissural- oder Zwischenhemisphärenrinde der Säugetiere, deren Struktur bei Maus und Meerschweinchen sicherlich der erwähnten Rinde der Reptilien gleicht (siehe Figur 74, Heft IV).

In der Tat nimmt diese Rinde bei den Säugetieren dieselbe Stelle ein wie bei den Reptilien und Vögeln; sie besitzt auch zwei plexiforme Schichten, liegt ganz ebenso oberhalb des Corpus callosum und lässt endlich zwei Fasersysteme entstehen: ein sagittales und assoziatives, das Cingulum, und ein absteigendes oder projektives, den Fornix longus Forels. Man erinnere sich, dass die Begründung Meyers (dass der Fornix sich immer mit dem Septum verbindet) auch für meine Vermutung spricht, da gleicherweise der Fornix longus Forels, die Projektionsbahn der Zwischenhemisphärenkommissur, konstant in Verbindung mit dem Septum steht. Endlich beachte man, dass bei den Reptilien und Vögeln, trotz der Annahme Meyers, Smiths, Brills u. a., niemand die Existenz einer echten Fascia dentata nachgewiesen hat. Mein Bruder, der mit der grössten Sorgfalt die Textur der fissuralen Rindengend untersucht hat, konnte bezüglich der Morphologie der Zellen und des Verhaltens des Axenzylinders keinen wesentlichen Unterschied zwischen den Pyramiden der oberen und denjenigen der unteren Partien der oberen-inneren Rinde finden. Niemals gelang es z. B. zu beobachten, dass der Axenzylinder der unteren Zellen sich in mit freien Verzweigungen endende Moosfasern über den Pyramiden der oberen Rindenpartie fortsetzt, eine Eigentümlichkeit, die bekanntlich für die Körner der Fascia dentata wesentlich und charakteristisch ist, und auf welche Edinger, Meyer, Brill und Smith die Aufmerksamkeit nicht gerichtet zu haben scheinen.

HIRNRINDE DER BATRACHIER.

Dank den Untersuchungen von Oyarzum¹⁷⁾, die von mir¹⁸⁾, Calleja¹⁹⁾, Berder²⁰⁾ und besonders von meinem Bruder²¹⁾, der sich mit diesem Gegenstand am eingehendsten beschäftigt hat, bestätigt und in einigen Punkten erweitert wurden, ist die Struktur der Hirnrinde der Batrachier ziemlich genau bekannt. Über die allgemeine Homologie des Gehirns der Amphibien, sowie über den Ursprung und Verlauf seiner langen Bahnen verdanken wir nicht minder wichtige Arbeiten Stieda²²⁾, Osborn²³⁾, Edinger²⁴⁾ und Koppen²⁵⁾.

Wie Edinger gezeigt hat, beginnt mit den Amphibien in einfachster und elementarster Form die Konstruktion der grauen Hirnrinde der Wirbeltiere. Jedoch betrifft diese Einfachheit wohl mehr die Zahl der Zellen und ihre Fortsätze, nicht die Art und Beschaffenheit derjenigen Faktoren, welche das Substrat der höchsten Nervenfunktionen bilden.

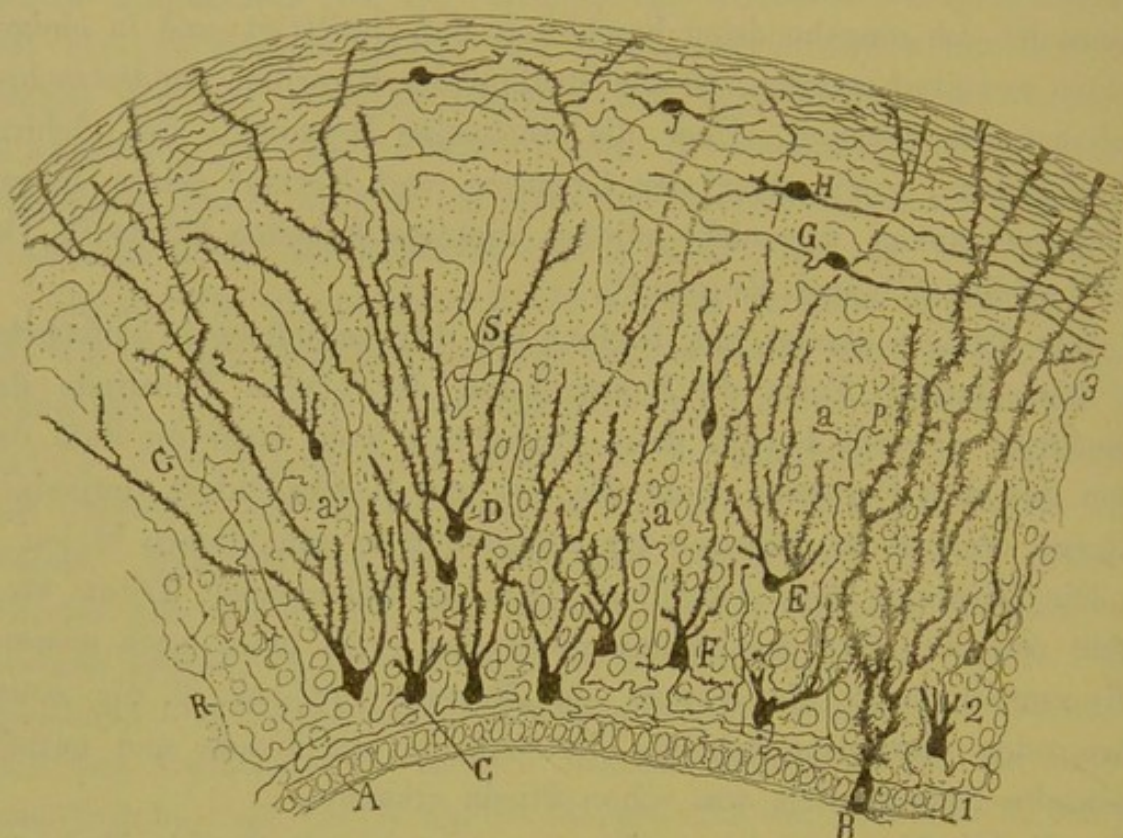
Die Hirnrinde der Amphibien (Frosch, Salamander, Triton etc.) besteht aus drei Grundschichten; diese sind von innen nach aussen: 1. die epitheliale; 2. die Körner oder Nervenpyramiden; 3. die molekulare oder plexiforme Schicht. Letztere ist die dickste und enthält vereinzelte Nervenzellen, was schon Stieda erkannte.

1. Epithelialschicht. — Diese von Oyarzum treffend beschriebene Schicht besteht aus einer Reihe grosser, dreieckiger oder klotzförmiger, die Ventrikelwand begrenzender Zellen. Jede derselben sendet an ihrer Basis einen oder auch mehrere wimperartige Fortsätze aus, die sich in meinem Präparate immer doppelt zeigten (Fig. 10, *B*), und an ihrem Scheitel einen dicken, rauhen, nach der Peripherie gerichteten und kompliziert verzweigten Schaft; ihre äussersten, haarigen und varikösen Äste erreichen die freie Oberfläche und erweitern sich hier zu einem kegel- oder zylinderförmigen Grenzgebilde (Fig. 10, *B*).

Diese Epithelzellen sind das einzige Stützgerüst der Rinde und liefern einen grossen Teil der plexiformen Schicht, ein Verhalten, das zum erstenmale Oyarzum nachgewiesen und mein Bruder bestätigt hat.

2. Körner oder Gehirnpyramiden. — Diese Schicht ist äquivalent derjenigen der Pyramiden der Reptilien und Säugetiere. Sie enthält dreieckige oder längliche Zellen mit einer nach unten gerichteten Basis und einem in 2, 3 oder mehr Schäfte ausgezogenen Scheitel; letztere sind stachelig und beträchtlich verzweigt; die Äste erstrecken

Fig. 10.



Querschnitt durch die Hirnrinde des Frosches (seitliche obere Gegend). 1. Ventrikel-epithel; 2. Körner oder Pyramiden; 3. Molekularschicht.

B, Epithelzelle; C, C, Zellen, deren Axenzylinder in die plexiforme Schicht aufsteigen und sich dort verzweigen; D, Zelle, deren Axenzylinder sich bei S verzweigt und seine Individualität verliert; E, Zelle, deren Axenzylinder erst abwärts steigt, sich dann umwendet und im oberen Teil der Körnerschicht spaltet; F, Zelle mit aufsteigendem, sich von vorn nach hinten wendenden Axenzylinder; G, Horizontalebene der Molekularschicht ohne Axenzylinder; H und I, andere Horizontalzellen mit Axenzylinder. — a bedeutet die Richtung nach vorn, p nach hinten.

sich, wie Oyarzum beschrieb, bis in die plexiforme Schicht, woselbst sie frei werden (Fig. 10, C, D).

Die Grösse der Zellen nimmt von unten nach oben ab, wie in den Pyramidenschichten der Säugetiere. Die grössten grenzen an die Körper der Epithelzellen. Die Zahl der Zellen vermindert sich ebenfalls all-

mählich von der Tiefe nach der Oberfläche zu, bis zu einer Zone, wo sie nur noch unregelmässig verstreut und vereinzelt sichtbar sind (plexiforme Schicht).

Der Axenzylinder ist von Oyarzum gesehen worden, nach dessen Behauptung er sich nach hinten wendet und eben so verlaufende Bündel von Nervenfasern bildet. Diese Tatsache steht fest, jedoch nach meiner Meinung nur bezüglich einiger, gewöhnlich im oberen Teile der Pyramidenschicht gelegenen Zellen. In Wirklichkeit sendet die Mehrzahl der Pyramiden den Axenzylinder in die erste Schicht, wo derselbe über lange Strecken tangential zieht. Wie aus Fig. 10, C, ersichtlich, entspringt dieser Fortsatz seitlich oder unten am Körper, steigt oft ein kurzes Stück abwärts und nach einem variablen horizontalen Verlauf teilt er sich, um sich radiär zu wenden und in die plexiforme Schicht zu steigen. Zuvor gibt er noch verschiedene Kollateralen ab, die sich zwischen den benachbarten Zellen und in der Nähe der plexiformen Schicht ausbreiten.

Wo verbleiben die Axenzylinder dieser Zellen? Unzweifelhaft verzweigen sie sich sehr ausgiebig in der ersten Schicht; aber ihre Endigung kann nicht mit Sicherheit angegeben werden. Nach meiner Meinung bildet die Mehrzahl dieser Fasern eine oberflächliche, nach hinten und unten gerichtete, wahrscheinlich dem Fasciculus basalis einverleibte Bahn. Nach P. Ramón sollen viele dieser Fasern in der seitlichen-unteren Gegend des vorderen Hirnbläschens ein — von ihm als seitliches bezeichnetes — Bündel erzeugen, welches im Zwischenhirn sich mit der bekanntlich speziell aus dem Basal- oder Primordialganglion stammenden Pedunkularbahn vereinigt.

In der Pyramidenschicht gibt es noch andere Zellformen, die von meinem Bruder beschrieben worden sind, wie: kuglige Zellen mit aufsteigendem, in der ersten Schicht verzweigten Axenzylinder (vielleicht mit den Martinottischen Zellen zu vergleichen) und kuglige oder sternförmige Zellen mit zahlreichen absteigenden Dendriten. Auch fehlt es nicht an Zellen mit kurzem Axenzylinder, wie Calleja und mein Bruder angegeben haben.

Plexiforme Schicht. — Sie ist die dichteste von allen und nicht so scharf nach unten abgegrenzt wie bei den Reptilien und Säugetieren.

Sie besitzt die wiederholt aufgezählten Bestandteile, nämlich a) Endbüschel von Pyramiden, welche sich manchmal bis an die freie Oberfläche erstrecken; b) sehr zahlreiche Nervenverzweigungen; c) Tangential- oder Durchgangsfasern und zwei Arten von Zellen mit kurzem Axenzylinder: den spindelförmigen horizontalen Typus mit mässig langem, in der ersten Schicht verzweigten Axenzylinder, und den sphärischen mit kurzem, in geringer Entfernung von seinem Ursprung verzweigten Axenzylinder (Fig. 10, *I, H, G*). P. Ramón erwähnt ausserdem in dieser Schicht dislozierte Pyramiden, deren Axenzylinder erst abwärts steigt und nachher sich zurückwendet, und sternförmige Zwergzellen von nicht näher bekannter Beschaffenheit.

Die Rinde der Amphibien entspricht also in ihren allgemeinen Grundrissen derjenigen der Reptilien und Säugetiere, jedoch mit der wichtigen Modifikation, dass die plexiforme Schicht komplizierter ist als bei jenen Tieren und aus zwei Formationen besteht: dem protoplasmatischen Nervenplexus, welcher der ersten Schicht beim Menschen und den höheren Wirbeltieren eigentümlich ist, und der projektiven und assoziativen Leitungsbahn. Zuzufolge dieser Dislokation der weissen Substanz ist der Axenzylinder der Pyramiden nach aussen gerichtet und lässt die Kollateralen nicht unterhalb, sondern oberhalb der Zelle entspringen. Übrigens findet sich diese oberflächliche Lage der leitenden Substanz, welche schon an die Lage der Rückenmarksstränge erinnert, auch, obgleich nicht ausgesprochen, in gewissen Rindengegenden der Säugetiere (exogene, im Ammonshorn und der Fascia dentata verteilte Fasern, die von der äusseren Riechwurzel bedeckte Sphenoidalrinde usw.).

RINDE DER FISCHE.

Im allgemeinen wird die Existenz eines Pallium oder einer eigentlichen Hirnrinde bei den Fischen geleugnet. Diese so wichtige Gehirngegend, in welcher die höchsten geistigen Funktionen wurzeln, ist bei den Fischen aus der primitiven Epithelialphase noch nicht herausgetreten. Die Basalganglien sollen, nach Edinger und allen Anatomen, der ur-

sprüngliche Repräsentant des Corpus striatum der Säugetiere sein. Jedoch gibt es Autoren, wie Studnicka²⁶⁾, welche in dem Pallium des Petromyzon und Protopterus einige kleine Gruppen von vermeintlich den Pyramiden homologen Nervenzellen zu sehen glaubten. Bei den Urodelen, welche unter diesem Gesichtspunkt mehr den Fischen als den Batrachieren gleichen, entdeckte Nakagaba²⁷⁾ ebenfalls an der inneren Fläche der Hemisphären ein Rudiment grauer Substanz. Um indes diese Frage endgültig zu entscheiden, wäre es nötig, sowohl bei den Urodelen wie bei den Fischen die Golgische Methode für die Färbung der genannten Zellen zu verwenden und an ihnen die morphologischen Merkmale der Pyramidenzellen nachzuweisen. Bis jetzt hat sich das Chromsilber für die Aufklärung dieses Punktes als unzulänglich erwiesen.

II. HISTOGENESIS DER HIRNRINDE.

Differenzierung der Nervenzellen. — Auftreten der Neurofibrillen. — Differenzierung der Neuroglia. — Parallelismus der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung.

Die Hirnrinde repräsentiert die obere Wand des primitiven vorderen Gehirnbläschens, dessen unterer Teil, der sehr früh an Umfang gewinnt und in die Ependymhöhle hineinragt, dem Corpus striatum und Lobulus sphenoidalis zum Ursprung dient.

Primäre Phasen bei den Nagetieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus). — Die primären Phasen, welche das genannte Gewölbe oder Pallium des Gehirns durchläuft, sind von Kölliker²⁸⁾ und His²⁹⁾ genau untersucht worden. Ursprünglich besteht diese Membran ausschliesslich aus verlängerten, parallelen und, wie diejenigen des primordialen Rückenmarks vom Ventrikel bis zur freien Oberfläche sich erstreckenden Epithelzellen. Später differenzieren sich zwei Zonen: eine innere, in der sich die verlängerten Kerne der Epithelzellen aneinanderreihen, und eine äussere, aus einer Unzahl von Kernen gebildet, die von einer geringen Menge Protoplasma umgeben sind. Diese Zellen, ein Rudiment der zukünftigen grauen Substanz, entsprechen wahrscheinlich den Keimzellen von His, Zellen, die noch undifferenziert und fähig sind, sich durch Mitose zu teilen. Die im Stadium der Vervielfältigung befindlichen Zellen finden sich jedoch vorzugsweise in der Nachbarschaft des Epithels (beim 8 bis 10tägigen Kaninchenembryo).

Vom zehnten Tage an (beim Kaninchen) vermehren sich die zur Bildung der grauen Substanz bestimmten Zellen beträchtlich und gruppieren sich zu verschiedenen unregelmässigen Schichten, wobei die äusserst

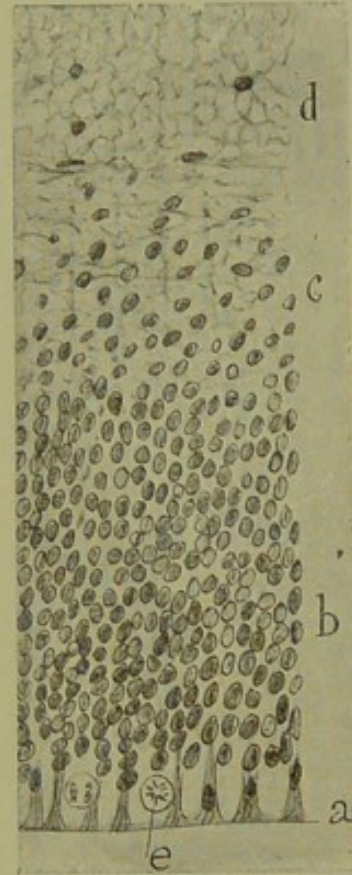
zusammengedrängten Zellkörper kaum bestimmte Radiärfortsätze, vielleicht ein Rudiment des Axenzylinders und des Protoplasmaschaftes erkennen lassen. An diesem Zeitpunkt durchschreitet die Mehrzahl der Zellen wahrscheinlich die Phase des Neuroblasts von His, doch lässt die Unmöglichkeit, in diesem Stadium Färbungen mit der Golgimethode zu erlangen, eine sichere Feststellung nicht zu.

Am vierzehnten oder fünfzehnten Tage zeigt die Rinde zwei neue Schichten: eine fibrilläre oberflächliche oder äussere, zellenarme, den Umriss der plexiformen Schicht, und eine tiefe oder supra-ependymale, ebenfalls zellenarme, die in horizontaler Richtung gestreift erscheint. Letztere repräsentiert das erste Auftreten der weissen, obgleich noch marklosen Substanz. Zwischen diesen beiden zellarmen Schichten befindet sich eine Masse von länglichen, dicht gedrängten Elementen, aus denen die Gehirnpyramiden entstehen.

In den der Geburt vorausgehenden Tagen ist diese graue Zwischenzone erheblich gewachsen und zeigt schon deutlich Schichten embryonaler Pyramidenzellen. Ausser der äusseren plexiformen Schicht kann man an ihr unterscheiden eine Schicht tiefer spindel- und kugelförmiger (polymorpher) Zellen, eine solche kleiner, eiförmiger, unter der plexiformen Schicht gelegener Zellen (mittelgrosse und kleine Pyramiden) und eine aus deutlich differenzierten grossen Pyramiden gebildete mittlere Schicht. Die weisse Substanz erscheint sehr dicht, jedoch ist die Mehrzahl der Fasern noch frei von Mark.

Histogenetische Phasen in der Rinde des menschlichen Fötus. — Nach den jüngsten Untersuchungen von His³⁰⁾ an menschlichen Föten be-

Fig. 11.

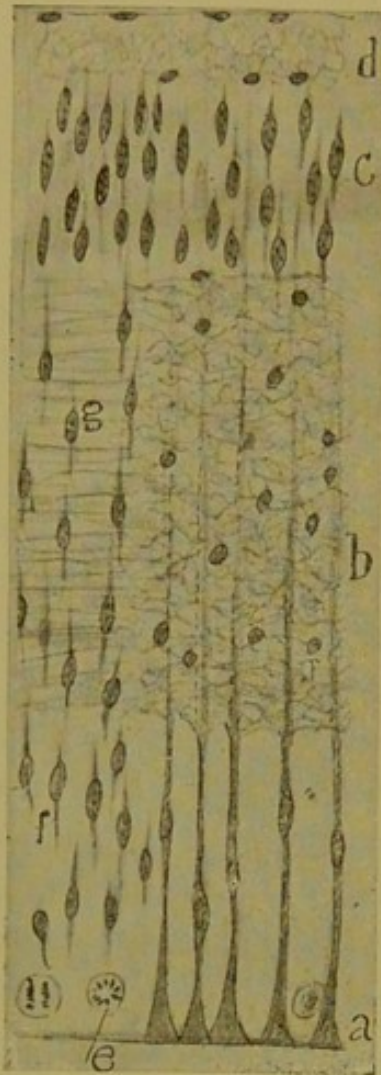


Schnitt durch die Wand des Hirnbläschens des zweimonatigen menschlichen Fötus.

a, Keimschicht; b, Epithelkerne und Neuroblasten; c, Zwischenschicht; d, Velum marginale; e, Keimzelle (nach einer Photographie von His).

ginnt die Differenzierung der Rinde im zweiten Monat in der aus Fig. 11 ersichtlichen Weise. Die Gehirnwand besteht alsdann aus den folgenden

Fig. 12.



Schnitt durch die fötale menschliche Hirnrinde (Beginn des dritten Monats).

a, Keimschicht; f, Neuroblasten und Kerne von Epithelzellen; b, rudimentäre weisse Substanz; c, rudimentäre graue Substanz; d, Velum marginale; g, f, bereits mit einem Radiärfortsatz versehene Neuroblasten. (Mit einigen Abänderungen aus einem Schema von His entnommen).

Schichten: 1. Epithelzellen oder Keimschicht, in der sich noch Keimzellen (*e*) im Stadium der Mitose erhalten; 2. die Schicht der Kerne, eine dicke Formation, in der zahlreiche Kerne von Epithelzellen und Neuroblasten liegen (*b*); 3. eine Zwischenschicht von plexiformem Aussehen mit wenigen Kernen, und 4. das Velum marginale (der Randschleier), ein netzartiges Gebilde, das His für ein echtes Neurogliazetz hält, obwohl es sich nur um ein scheinbares, durch die Kreuzung von Kollateralfortsätzen der radiären oder Epithelzellen entstandenes Netz handeln könnte. Während dieser Zeit existiert noch keine weisse Substanz, auch keine Differenzierung der grauen.

Diese geht erst im Beginn des dritten Monats vor sich. Man sieht in Fig. 12, *c*, wie zahlreiche Neuroblasten unter das Velum marginale ausgewandert sind und dort einen Haufen von bipolaren Zellen, das erste Rudiment der grauen Substanz, bilden.

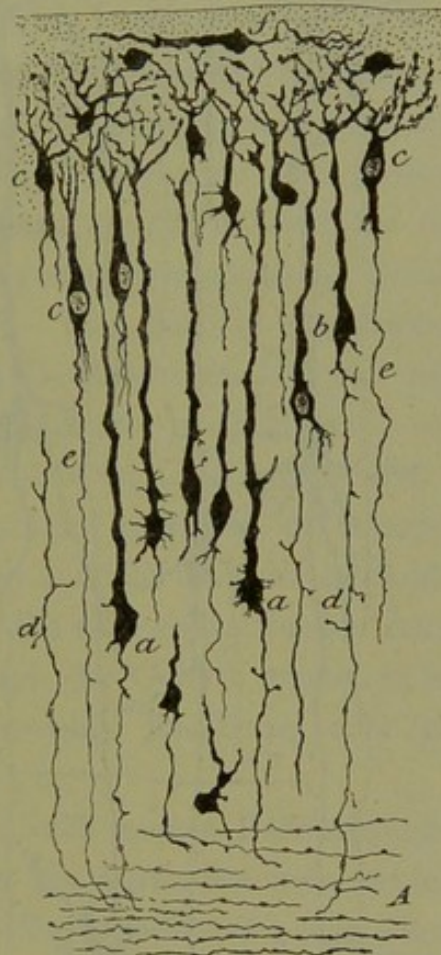
Diese Zellen müssen die Phase des Neuroblasts bereits passiert haben, da man darunter (*b*) ein breites Band von plexiformem Aussehen beobachtet, das horizontal oder schräg von zahlreichen Fasern, unstreitig noch unfertigen und marklosen Axenzylindern, durchlaufen wird. Man sieht auch, dass die Keimschicht mit der Aussendung von Neuroblasten fortfährt, welche unverzüglich bipolare Form annehmen (Fig. 12, *e*, *f*).

Morphologische Differenzierung der Nervenzellen. — Die neurogenetischen Untersuchungen von Wignall³¹⁾, mir³²⁾ Retzius³³⁾, Kölliker³⁴⁾, Stephanowska³⁵⁾ und a., stimmen in dem Punkte überein, dass die morphologische Differenzierung der Pyramiden in den tieferen Schichten, besonders in der mittleren (der grossen Zellen) beginnt und nach den oberflächlichen oder kleinen Pyramiden hin fortschreitet, zu welchen die am spätesten zur Entwicklung gelangenden Neurone gehören. Im Moment der Geburt sind die grossen Pyramiden die am meisten vorgerückten hinsichtlich der Morphologie und intraprotoplasmatischen Differenzierung.

An welchem Zeitpunkte erscheinen die Zellfortsätze? Meine mit der Golgi-methode bei dem Mäuse- und Kaninchenfötus und ebendenselben wenige Tage alten Tieren ausgeführten Untersuchungen haben folgende zum grossen Teil von Retzius, Kölliker, Berkley³⁶⁾, Thomas³⁷⁾, Stephanowska usw. bestätigten Resultate ergeben.

Neuroblastenphase. — Der zuerst aus dem Zellkörper hervorgehende Fortsatz ist der Axenzylinder; demzufolge reproduzieren die Neurone in den frühesten Stadien den Neuroblast von His. Bei den neugeborenen Tieren jedoch und den vor der Geburt stehenden Föten sind die jenes Stadium durchmachenden Elemente sehr selten. Die von mir bei Maus und Kaninchen vor der Geburt gefundenen sehr wenigen Zellen dieser Art gehören zu den Kategorien mit kurzem Axenzylinder, einem sehr spät sich entwickelnden Neurontypus. Beim menschlichen Fötus vom siebenten bis neunten Monat beobachtet man die Neuro-

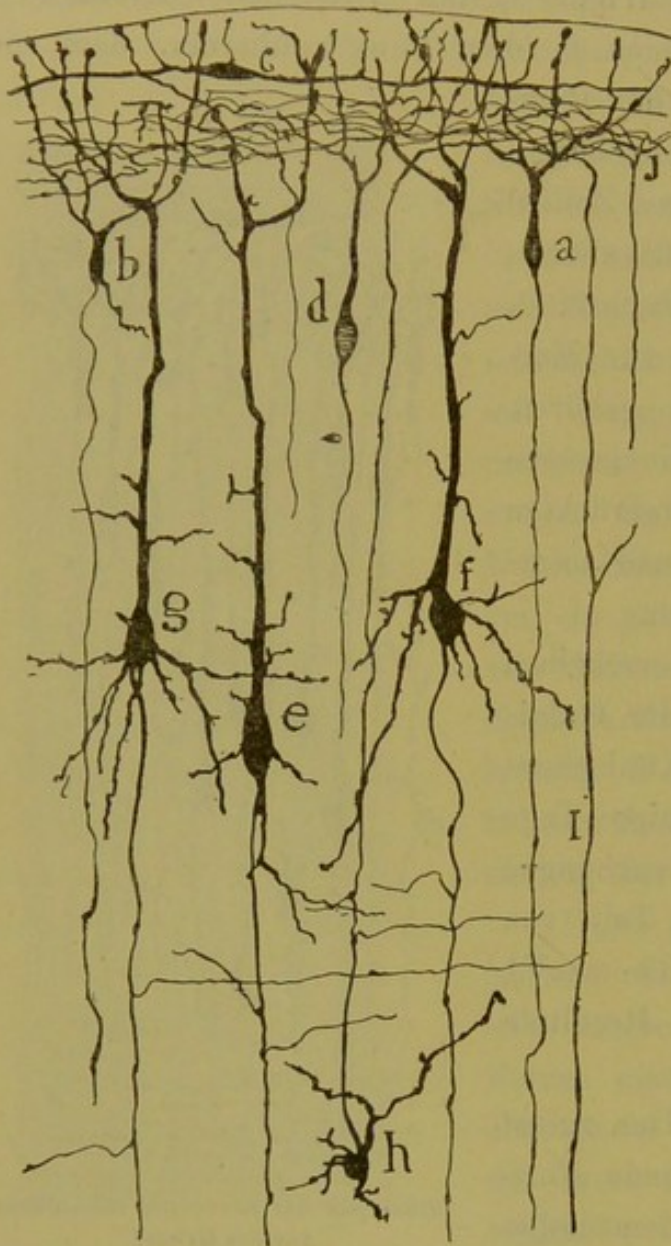
Fig. 13.



Stück aus der Rinde des Mäusefötus vor der Geburt.

a, grosse Pyramiden; b, c, mittelgrosse und kleine Pyramiden; e, Axenzylinder; d, Initialkollateralen des Axenzylinders; f, Horizontalzelle der plexiformen Schicht.

Fig. 14.



Stück eines Frontalschnitts des Gehirns der vier-tägigen Maus.

a, d, kleine Pyramiden in bipolarer Phase; *b*, eine solche, welche bereits eine absteigende Dendrite besitzt; *e, f, g*, Pyramiden; *h, a*, Martinottische Zelle; *I*, Faser aus der weissen Substanz.

blastenphase an einigen Zellen mit kurzem Axenzylinder der ersten Schicht. Auch nach der Geburt existieren beim Menschen Zellen, die dieses Stadium noch nicht überschritten haben.

Bipolare Phase. — Vom dritten Monat des Uterinlebens beim Menschen und vom vierzehnten oder fünfzehnten Tage ab nach der Konzeption bei Kaninchen und Maus nimmt die grosse Mehrzahl der Pyramiden bipolare Form an, wie die Untersuchungen von Magini³⁸), Vignal und His ergeben haben. Bei der neugeborenen Maus, dem Kaninchen und Hunde beharren, wie ich gezeigt habe, fast alle kleinen Pyramiden, mit geringen Abweichungen, noch in dieser Phase (Fig. 13, *c*).

Während dieser Zeit ist der Zellkörper eiförmig, glatt und radiär verlängert und von seinen Polen entspringt: ein äusserer, starker, sehr variköser Fortsatz*) (wie

*) Diese Varikositäten sind auch von Thomas bemerkt worden, welcher ihnen für die Entwicklung der Neurone eine Bedeutung beimisst. Indess könnten die von ihm gezeichneten höchst groben Körner sehr wohl das Resultat einer postmortalen Veränderung der Zellen sein.

schon Magini erkannte), der an oder vor der Gehirnoberfläche mittelst einer Varikosität endet, zuweilen auch gespalten ist; und ein innerer, dünner Fortsatz (*I*), gleichfalls mit Varikositäten, wenn auch weniger voluminösen als die oben erwähnten, versehen und unten in eine Markfaser der weissen Substanz übergehend. Es fehlen in dieser Phase die basilaren Dendriten und Nervenkolateralen (Fig. 14, *a, d*).

Auftreten der basilaren Dendriten und der Schaftkolateralen. — Bei Maus und Kaninchen kann man kurz nach der bipolaren Phase und einige Tage vor der Geburt schon an dem Zellkörper der grossen Pyramiden eine absteigende Dendrite beobachten, welche in der Nähe des Axenzylinders entspringt oder mit diesem einen gemeinsamen Schaft bildet, und einen basilaren Protoplasmaast. Fast gleichzeitig tauchen unter der Form kurzer Stachel die seitlichen Dendriten des Körpers auf; hierauf folgen die Kolateralen des Radiärschafts, welche sich, wie Stephanowska gezeigt hat, von unten nach oben zu (*e, g*) entwickeln.

Bevor alle diese Dendriten zum Vorschein kommen, differenziert sich das Endbüschel, das ursprünglich plump aussieht und von zwei oder drei kurzen varikösen, bis in die Nähe der Pia sich erstreckenden Ästen gebildet wird (Fig. 13, *c*). Einige Tage nach der Geburt existieren bei der Maus noch zahlreiche kleine Pyramiden ohne Dendriten oder mit einer rudimentären Basaldendrite (Fig. 14 *a, b*).

Auftreten der Nervenkolateralen. — Nach meinen Beobachtungen beginnen die Kolateralen am Axenzylinder als kurze Stacheln, welche im rechten Winkel entspriessen und mit einer Varikosität enden (Fig. 13, *d*). Die ersten Kolateralen erscheinen bei den grossen Pyramiden und zwar gewöhnlich oben in der Nähe des Körpers; erst später entwickeln sich die unteren Kolateralen (entgegen der Angabe von Stephanowska, dass sie in umgekehrter Folge auftreten). Nach der Geburt sind bei der Mehrzahl der kleinen Pyramiden und bei vielen polymorphen Zellen die Kolateralen noch nicht zum Vorschein gekommen; hingegen sind die schon vorhandenen aus den grossen Pyramiden beträchtlich gewachsen, haben sich gespalten und ihre Aste enden mit Klümpchen oder Kügelchen (*g*). In den auf die Geburt folgenden Tagen sind diese Äste auch bei vielen kleinen Pyramidenzellen hervorgetreten und besitzen bei den grossen eine erhebliche Länge, besonders die initialen oder oberen, die

schon verschiedene sekundäre und tertiäre Abzweigungen zeigen. Endlich entspringen auch, wie Stephanowska beschrieben hat, aus dem Radiärschaft und Endbüschel die Stacheln oder pyriformen Fortsätze. Das späte Erscheinen dieser Fortsätze bezeichnet die funktionelle Reife des Neurons.

Bildung zentripetaler Nervenfasern. — Bei der neugeborenen Maus sieht man die sensiblen, optischen und akustischen Fasern bereits in ihren Grundzügen modelliert; ihre Verzweigungen komplettieren sich erst nach 20 oder 30 Tagen. Die Assoziationsfasern sind ebenfalls sehr früh reif; sie erscheinen schon drei oder vier Tage nach der Geburt, wie aus Fig. 14, *I*, ersichtlich, wo eine derartige Faser bis in die plexiforme Schicht verfolgt wurde. Die Martinottischen Fasern sind gleichfalls ziemlich früh reif, sodass bei der Maus von einem oder zwei Tagen bereits ein Nervenplexus im untersten Teil der plexiformen Schicht existiert (Fig. 14, *J*).

Strukturelle Differenzierung. — Vor der Geburt sind die beiden Hauptfaktoren des Protoplasmas, die Nisslschen Spindeln und die Bethe'schen Neurofibrillen gewöhnlich nicht zu erkennen. Nach Beendigung der Geburt erscheinen jedoch bei Kaninchen, Katze und Hund in den grossen Pyramiden, wenn auch klein und schlecht begrenzt, Nisslsche Klümpchen und ein Neurofibrillengerüst.

Bezüglich dieses letzteren lehren meine kürzlich mit der Methode des reduzierten *Argentum nitricum* gemachten Untersuchungen³⁹⁾ (Fig. 15), dass die Nervenzelle die folgenden vier Phasen durchwandert:

a) Phase der Undifferenziertheit und Nichtfärbbarkeit. — Das Protoplasma, das in diesem Stadium keine Affinität zu den die Neurofibrillen färbenden Substanzen zeigt, erscheint ausschliesslich von einem groben Spongioplasma granulierter Bälkchen gebildet, welche mit feinsten Chromatingranulationen besät sind. In diesem Zustande befinden sich alle oder fast alle Gehirnpyramiden vor der Geburt, ebenso die grosse Mehrzahl derselben in den ersten Tagen des extrauterinen Lebens. Der Kern besitzt einen an Kügelchen reichen Nucleolus und durch den Kernsaft verstreut erscheinen einige Granula, welche das Silbernitrat anziehen.

b) Phase der oberflächlichen Neurofibrillenbildung.*) — Die Neurofibrillen erscheinen zum ersten Male im Radiärschaft und im Axenzylinder der grossen Pyramiden und erstrecken sich über die Rindenschicht des Zellkörpers, aber nicht ins Innere desselben, das noch in undifferenziertem Zustande verbleibt (Fig. 15, B). Diese Fibrillen sind dünn, etwas varikös und erzeugen ein Netz von länglichen Maschen, das im Schaft und Axenzylinder zu verschwinden scheint, wo das Gerüst sich auf ein Bündel paralleler Fäden reduziert. Bei vielen Zellen wird der Axenzylinder von einer einzigen, aus der Verschmelzung und Konvergenz mehrerer aus dem Schaft und den Basilardendriten stammender Fäden resultierenden Neurofibrille gebildet. Nicht selten beobachtet man an diesen Fasern knotenartige Verdickungen (Klumpchenzustand)**).

Beim neugeborenen oder einige Tage alten Kaninchen oder Hund zeigen nur die grossen Pyramiden und einzelne mittelgrosse Zellen Neurofibrillen. Dieser Umstand, den meine Methode sehr deutlich zur Anschauung bringt, gestattet die vollständige Verfolgung der Fortsätze, besonders des Hauptschafts und des Axenzylinders, welche die ganze Rinde radiär kreuzen (b).

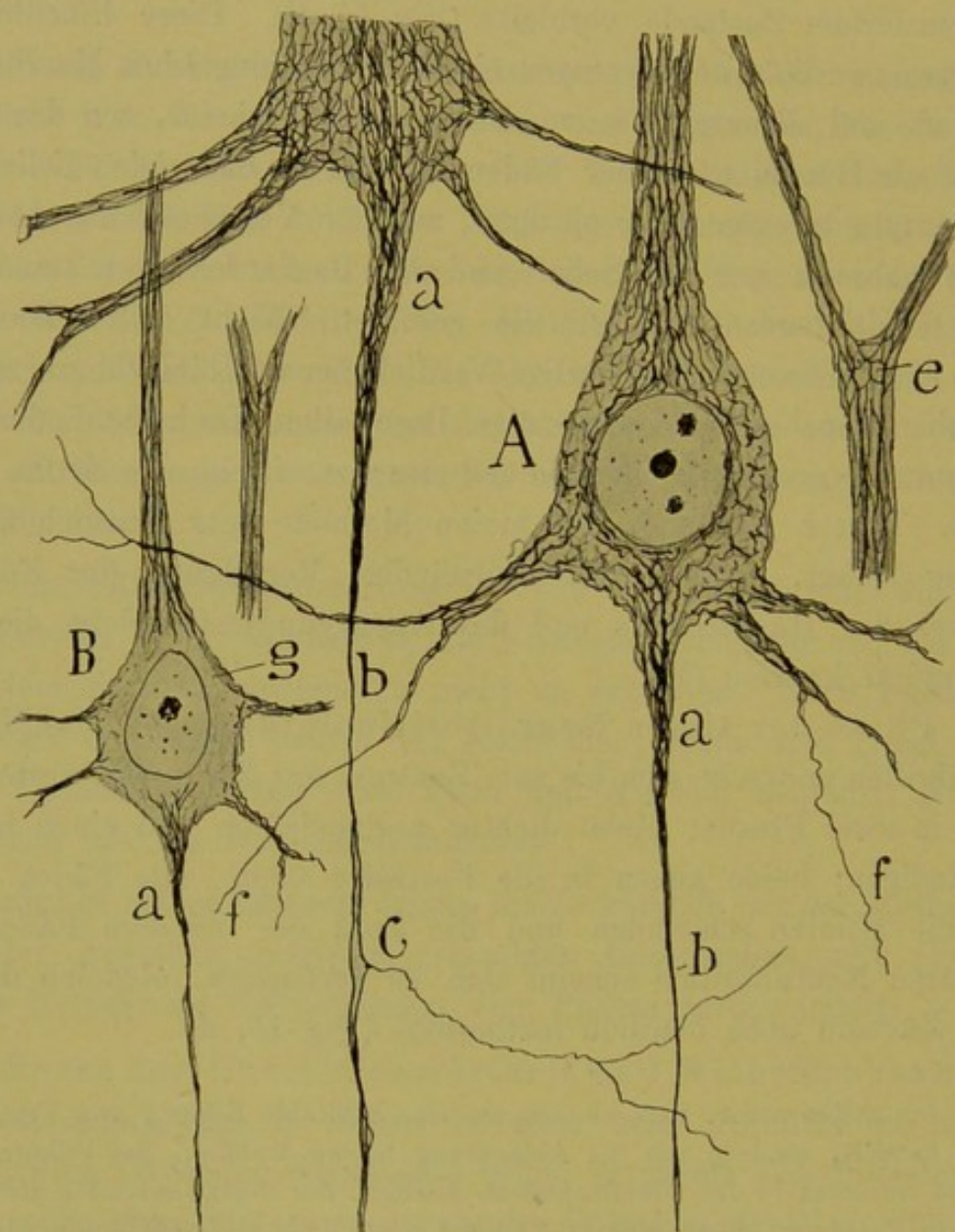
c) Phase der tiefen Neurofibrillenbildung. — Das Netz von Neurofibrillen erstreckt sich bis zum Zentrum der Zelle und verteilt sich bereits in zwei Plexus: einen dichten perinucleären und einen lockeren randständigen; beide gehen in die Fortsätze über. Die Fäden werden glatt, die Knoten schwinden und die Zahl der feineren Fäden oder sekundären Neurofibrillen scheint sich zu verringern, obgleich der retikuläre Zustand noch deutlich fortbesteht (Fig. 15, A).

*) Ich meine nicht, dass es sich um eine veritable Bildung von Protoplasmafibrillen handelt, sondern um die Ablagerung irgend welcher, das Silbernitrat anziehenden Substanz in den oberflächlichen Fächern des präexistierenden Reticulums. Zu diesem Phänomen dürfte sich eine immer deutlichere Differenzierung des Reticulums in dicke oder primäre und in dünne oder sekundäre Neurofibrillen gesellen.

***) Meine allerneuesten Untersuchungen über diese manchmal sehr voluminösen Anschwellungen der Neurofibrillen der Embryone oder der neugeborenen Tiere haben mich überzeugt, dass sie während der Kälteeinwirkung entstandene Kunstprodukte darstellen. So erscheinen schon beim Hühnerembryo am fünften Tage nach der Befruchtung die Anschwellungen, wenn die Eier zwei oder drei Stunden vor der Einwirkung des Silbernitrats oder des zur voraufgängigen Fixierung benützten Alkohols abgekühlt werden.

Während dieser Zeit beginnt auch der Axenzylinder sich zu verdoppeln infolge einer Art längsgerichteter Spaltung seiner ursprünglichen Fibrille, wobei, wie aus Fig. 15, *c*, ersichtlich, die Kollateralen mittelst

Fig. 15.



Grosse Pyramidenzellen des 10tägigen Hundes.

A, grosse, bereits mit perinucleärem Netz versehene Pyramide; B, mittelgrosse Zelle mit undifferenziertem Spongioplasma; a, Axenzylinder, b, konische Spitze desselben; c, Kollateralensprossung; f, mit einer einzigen Neurofibrille versehene Dendritenäste.

Sprossung oder rechtwinkliger Abzweigung aus einem jener parallelen Fäden zu Tage treten. Ursprünglich repräsentieren also die Nervenkollateralen von Hauptneurofibrillen abgezweigte Äste.

d) Phase der Bündel. — Vom fünften bis dreissigsten Tage (bei Hund und Kaninchen) erscheinen die Neurofibrillen in den mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen ebenso wie in den grossen Zellen mit kurzem Axenzylinder. In den grossen Pyramiden, bei denen sie weiter Fortschritte machen, erlangen sie nun eine ausserordentliche Reichhaltigkeit und bilden Bündel, die vom Schaft und von den Dendriten zum Zellkörper und von diesem zum Axenzylinder ziehen; dieser umschliesst nun nicht einen oder zwei Fäden wie bisher, sondern ein kompaktes, über die Kollateralen verteiltes Bündel. Viele dünne oder sekundäre Fäden verschwinden oder entziehen sich der Wahrnehmung, vielleicht weil sie ihre fast transversale Richtung, die sie sichtbar macht, verloren haben. Schliesslich mehrt sich auch das Neurofibrillen-Kontingent der Nervenkolateralen und man beobachtet, dass jetzt nur die letzten Dendriten- und Nervenästchen aus einem einzigen axialen Fädchen bestehen.

Die vorstehenden Beobachtungen über die Entwicklung der Neurofibrillen machen es wahrscheinlich, dass diese Fädchen auf zweierlei Weise entstehen können: durch Aussendung wirklicher Äste während des Verlaufs und am Ende der Fibrillen, und durch eine Art longitudinale Segmentierung, die sowohl im Zellkörper wie in den Fortsätzen stattfinden könnte. Jedenfalls erfordert dieser für die Erklärung der Bedeutung des Protoplasmagerüsts sehr wichtige Gegenstand noch erneute Untersuchung.

Entwicklung der Zellen mit kurzem Axenzylinder. — Wir wissen wenig über die morphologische Entwicklung dieser Kategorie von Zellen, weil sie sich bei neugeborenen Tieren oder vor der Geburt befindlichen Föten äusserst selten färben. Jedoch gestatten einige beim Mäusefötus erzielte Resultate die Annahme, dass sie ebenso wie die Neurone mit langem Axenzylinder die Neuroblasten- und bipolare Phase durchmachen; die Ästchen der Nervenverzweigungen und die zarten horizontalen und absteigenden Dendriten treten spät zu Tage. Beim neugeborenen Kinde zeigt noch manche dieser Zellen der plexiformen Schicht eine gewisse radiäre Orientierung und das Überwiegen der aufsteigenden Dendrite, die manchmal bis zur Pia reicht.

Die Entwicklung der Spezial- oder Horizontalzellen der ersten Schicht

habe ich schon bei der Analyse der typischen Rinde beschrieben und bei dieser Gelegenheit die von Retzius entdeckten und von Kölliker und mir bestätigten interessanten embryonären Phasen derselben erwähnt.

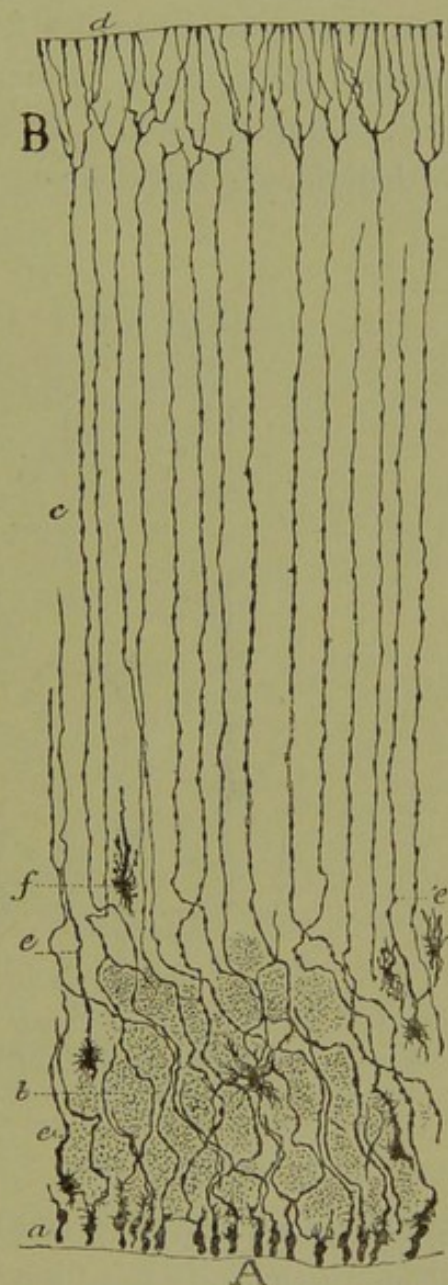
Entwicklung der Neuroglia. — Mechanismus und Verlauf ihrer Entwicklung sind dieselben wie die bei der Histogenese des Rückenmarks beschriebenen. Ich erinnere daran, dass die Neurogliazellen nichts anderes als dislozierte Epithelzellen sind und, was speziell das Gehirn betrifft, so finden wir den Beweis hierfür in Präparaten der vor der Geburt stehenden Embryonen der Maus und des Kaninchens. Wie aus Fig. 16, c, ersichtlich, reichen bei der Maus und dem Kaninchen nach der Geburt alle Epithelialzellen nach aussen bis an die Gehirnoberfläche entsprechend den Beobachtungen von Magini und Vignal bei den Säugertieren, Retzius und Kölliker bei der menschlichen Hirnrinde, und enden mit einem Büschel aufsteigender Äste. Jeder dieser Äste zeigt, nach Art der Radiärfasern des Kleinhirns, bei seiner Endigung unter der Pia eine pyramidenförmige Exkreszenz mit nach aussen gerichteter Basis, welche mit den benachbarten in Kontakt tritt und ein allgemeines Häutchen oder eine Decke für die graue Substanz bildet. An ihrem unteren, ungeteilten Ende besitzen die Epithelfasern, nach Magini, gewisse eiförmige Verdickungen, die jedoch nicht, wie dieser Autor glaubt, Kerne darstellen, sondern Protoplasmaanhäufungen. Gegen den achten Tag nach der Geburt verschmälern sich bei der Maus die Radiär- oder Epithelialfasern beträchtlich und die Varikositäten werden kleiner. Am zwanzigsten oder vierundzwanzigsten Tage endlich ist der äussere Fortsatz der Ependymzelle ebenso wie das periphere Büschel resorbiert und es bleibt nur ein äusserer, relativ kurzer, verzweigter Fortsatz zurück, dessen Aste aber nicht mehr über die untersten Teile der weissen Substanz hinausreichen.

Beim Menschen bestehen, wie Retzius gezeigt hat, die Radiärfasern bis nach der Geburt und verschwinden erst später. In meinen Präparaten von dem einmonatigen Kinde trifft man keine Epithelialschäfte mehr in der grauen Substanz, auch keine Reste des submeningealen Endbüschels. Diese Rückbildung vollzieht sich unter allmählicher Verschmälerung und Unterbrechung des Fortsatzes. Seine Reste gehen wahrscheinlich durch Absorption zugrunde.

Lange bevor die Epithelialzellen verschwinden, ist ein grosser Teil derselben bereits nach der Peripherie hin ausgewandert, um sich dort in Neurogliazellen zu verwandeln. In Fig. 16, *e*, bemerkt man einige Epithelialzellen, welche die Ventrikeloberfläche verlassen und sich an verschiedenen Stellen der weissen und grauen Substanz niedergelassen haben. In den oberflächlichen Schichten und besonders in der plexiformen zeigen sehr viel früher dislozierte Epithelialzellen bereits zahlreiche gekräuselte Kollateralfortsätze, neben dem inneren und äusseren radiären, ein Beweis ihrer epithelialen Herkunft. Endlich erscheinen bei den Gefässen und dem Endothel anhaftend gewisse Spinnzellen von zweifelhafter Herkunft. Da alle diese zur Umwandlung in Neurogliazellen führenden Phasen der Dislokation und morphologischen Differenzierung der Epithelialzellen an anderen Stellen von mir eingehend beschrieben worden sind, will ich mich hier dabei nicht weiter aufhalten.

Parallelismus der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung. — Aus den nun hier vorliegenden Studien über die Entwicklung der Hirnrinde in der Tierreihe und in dem embryonalen und jugendlichen Zustand der Säugetiere ergibt sich, dass die ontogenetischen Phasen der Gehirnpyramide oder psychischen Zelle, wie ich⁴⁰⁾ sie im Hinblick auf die Bedeutung ihrer Tätigkeit bezeichnet habe, ziemlich genau den phylogenetischen entsprechen. In Fig. 17, die aus einer Arbeit

Fig. 16.

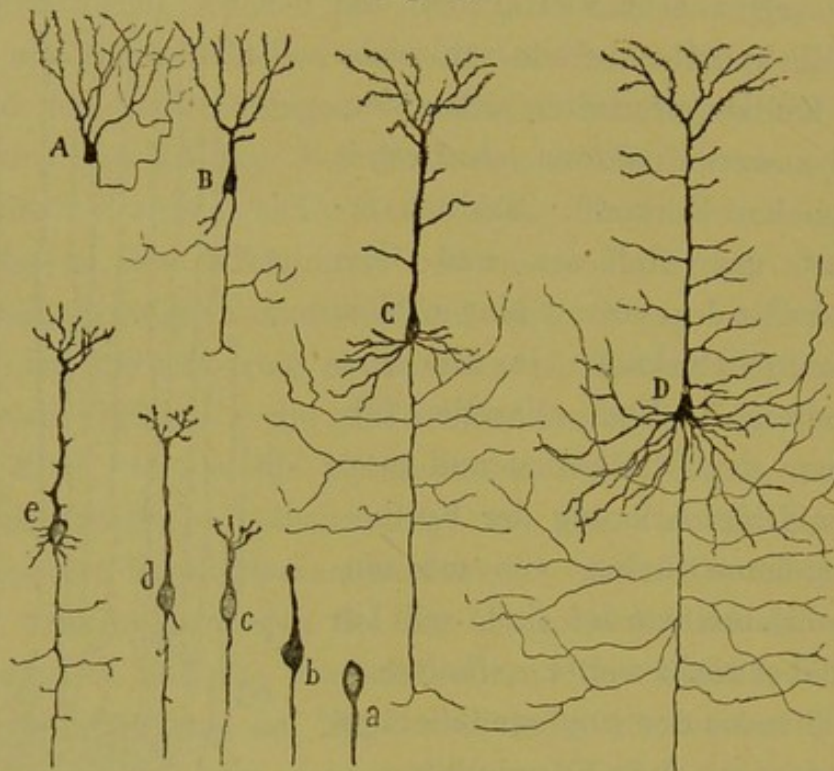


Epithelialzellen und Neurogliazellen der Hirnrinde des wenige Tage alten Kaninchens.

A, Zellkörper der Epithelialzellen; B, periphere Büschel; c, Radiärfasern; b, Bündel weisser Substanz; e, dislozierte Epithelialzellen.

von mir über diesen Gegenstand stammt, offenbart sich diese Ähnlichkeit. Man bemerkt, dass die Neuroblastenphase im Groben den fertigen Zustand der Neurone bei den wirbellosen Tieren reproduziert und wie die Formen, welche das Neuron in der Ontogenie beim Menschen durchläuft, sich sehr denen des fertigen Neurons der Batrachier und Reptilien nähern. Zwar fehlt für manche ontogenetische Phase die phylogenetische Repräsentantin, z. B. für die Bipolarität; aber wir wissen ja, dass die individuelle Entwicklung reicher an Übergangsformen ist als die der

Fig. 17.



Schema zur Demonstration der Ähnlichkeit der Phylogenie und Ontogenie der Gehirnpyramide. A, Pyramidenzelle des Frosches; B, dieselbe von einem Reptil; C, von der Maus; D, vom Menschen; a, Neuroblast; b, bipolare Phase; c, Pyramide mit Büschel; d, mit Basilardendrite; e, mit Nervenkollateralen und Schaftästen.

Spezies; denn jene bildet eine kontinuierliche serienweise Bewegung und diese einen durch die Elimination von Übergangsformen unterbrochenen Prozess.

Derselbe Parallelismus waltet bei den Neurogliazellen ob. Bei den Fischen, Amphibien und Reptilien wird das einzige Neurogliazgerüst durch Epithel- und Ependymzellen repräsentiert, welche bei den Vögeln und Säugetieren einer vorübergehenden und sehr frühzeitigen ontogenetischen Phase entsprechen.

III. ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN ÜBER DAS GEHIRN.

Organisationsplan des Gehirns. — Theorien von Flechsig und Monakow. — Hypothese über den Bauplan des Gehirns (Perzeptionszentren, primäre und sekundäre Erinnerungs- oder Merkzentren. — Einseitigkeit der Erinnerungscentren. — Ökonomische und physiologische Postulate (Einheit des Eindruckes, konzentrische Symmetrie, Zweck der Nervenkreuzungen). — Histologische Theorien über den Schlaf, die Anpassung des Gehirns, die Vervollkommnung der Assoziation, physiologische Kompensationen etc.

Nach der ausführlichen und mühevollen Analyse, welche wir von der Textur der Gehirnrinde gegeben haben, ist es nun an der Zeit, die allgemeineren Resultate zusammenzustellen und, soweit es der noch unvollkommene Stand unseres Wissens gestattet, den Bauplan des Gehirns in eine Formel zu kleiden. Im folgenden Kapitel werden wir uns sogleich mit der Prüfung der angesehensten anatomischen wie histologischen Theorien beschäftigen und dann die vorläufig annehmbarste Hypothese erörtern, bis die Forschung alles erforderliche Material herbeigeschafft hat und eine endgültige Lehre auszugestalten ermöglicht.

Anatomische Theorien über das Gehirn.

Flechsig's Theorie. — Ich habe schon an verschiedenen Stellen dieses Werkes auf die wichtige anatomisch-physiologische Lehre dieses Forschers hingewiesen; jedoch müssen wir uns jetzt eingehender damit beschäftigen und wollen eine Zusammenfassung der Ideen des berühmten Leipziger Neurologen geben.

Flechsig⁴¹⁾ erklärt zunächst, dass die Hirnrinde keine homogene Masse ist, sondern sich aus topographisch, histologisch und physiologisch

getrennten Zentren zusammensetzt, die er einteilt in Projektions- oder Perzeptionssphären und in Assoziations- oder Intellektualsphären.

a) Die Projektionszentren entsprechen den sensorischen und motorischen Sphären, wie sie im Gehirn durch die grossenteils übereinstimmenden Arbeiten von Hitzig, Ferrier, Monakow, Munk etc. entdeckt worden sind. Ihre Textur ist von derjenigen der Assoziations-sphären verschieden, aber auch die einzelnen Projektionszentren besitzen voneinander abweichende Struktur. Sie sind anatomisch dadurch charakterisiert, dass sie mit den unteren Zentren (Zwischenhirn, Mittelhirn, Bulbus und Medulla) durch zwei Arten von Projektionsfasern verbunden sind: zentripetale und zentrifugale. Mittelst der zentripetalen oder sensorischen sollen sie von den Sinnesorganen gesammelte Reize empfangen, mittelst der motorischen oder zentrifugalen sollen sie dieselben zu den peripheren Muskelkernen reflektieren.

Dieser Projektionszentren gibt es vier: das sensitiv-motorische, das visuelle, das akustische und das olfaktive, welche sich in den von mir weiter oben bezeichneten Rindengegenden befinden.

b) Die Assoziationszentren besitzen eine spezifische, jedoch unter sich eine gleiche Textur (fünfschichtige Rinde), und ihr charakteristisches anatomisches Merkmal ist, dass sie jene Projektionsbahnen weder aus-senden noch empfangen, sondern sich mittelst zuleitender oder fortleitender Fasern mit den Projektionszentren verbinden. Jede Assoziations-sphäre soll daher mittelst der sensorischen zuleitenden Bahnen sämtliche aus den Projektionszentren stammenden sensorischen Erregungen oder die Erinnerungsreste solcher aufnehmen, ebenso wie sie mittelst zentri-fugaler Bahnen auf die sensorischen Sphären bald reflexerregend, bald reflexhemmend einwirken soll.

Die Assoziationszentren nehmen beim Menschen zwei Drittel der Rinde ein, und es gibt ihrer drei: das vordere, über den vorderen Teil des Stirnlappens sich erstreckend, das mittlere, der Reilschen Insel ent-sprechend, und das hintere, das einen grossen Teil des Occipital- und Temporallappens und fast den ganzen Parietallappen einnimmt.

Die physiologische Hierarchie beider Kategorien von Zentren ist sehr verschieden. Die Projektionssphären, welche der Mensch mit dem Säugetier gemeinsam hat, bilden das animale oder vegetative Gehirn

(Perzeption, motorische Reflexleistungen etc.), während die Assoziations-sphären bei den Nagetieren fehlen, bei den Karnivoren kaum, bei den Primaten etwas mehr entwickelt, bei den letzteren sogar den dritten Teil der Rinde einnehmen, und beim Menschen ausserordentlich ausgedehnt sind. Bei diesem umfassen sie zwei Drittel der Rinde, und bilden das Substrat für die höchsten psychischen Funktionen (willkürliche Bewegung, Gedächtnis, Intelligenz, ästhetischer und moralischer Sinn etc.). Das Fehlen der Assoziationszentren bedeutet den Mangel intellektuellen Lebens; daher sind die Nagetiere, welchen sie fehlen, und das neugeborene Kind, bei dem sie noch nicht differenziert sind, nur der Reflexakte fähig. Sie sehen, fühlen, hören und bewegen sich, aber sie denken nicht und sind nicht imstande, durch Einwirkung auf die Projektions- und sensiblen Zentren ihre Tätigkeit zu leiten und ihre motorischen Entladungen zu regulieren.

Argumente, auf welche sich die Flechsigsche Lehre stützt. — Obige Ideen stützen sich auf die Resultate der Flechsigschen Methode der successiven Markreifung beim menschlichen Embryo und neugeborenen Kinde. Nach Flechsig verläuft die Markreifung der Nervenbahnen von unten nach oben, vom Rückenmark zum Bulbus und Telencephalon, und erst wenn diese Teile organisiert sind, erscheint das Mark in der Hirnrinde. In dieser vollzieht sich die Markreifung auf mehreren physiologisch verschiedenen Wegen; sie beginnt bei den Projektionszentren und ergreift viel später die Assoziationszentren. Bei dem neugeborenen Kinde z. B. zeigen einzig die Projektionszentren des Gehirns markhaltige Bahnen (zentripetale und zentrifugale Fasern) ein Umstand, der die genaue Unterscheidung dieser Zentren voneinander sowohl wie von den assoziativen, noch marklosen Fasern ermöglicht. Im Beginn des zweiten Monats tauchen andere, von den Projektionszentren gegen die benachbarte Assoziationsrinde ziehende Markfasern auf, welche nichts anderes sind als die aus den zuleitenden sensorischen oder projektiven Bahnen entsprungenen Kollateralen. Einige Zeit später endlich werden die Assoziationszentren und die zwischen ihnen und den Projektionszentren liegenden Zonen markhaltig, und es erscheinen lange, bogenförmige oder horizontale, zentripetale und zentrifugale Bahnen, welche beide Arten von Zentren zu verbinden bestimmt sind. Nach Flechsigs

Ansicht kann keine einem Assoziationszentrum entstammende Bahn bis in den Stabkranz verfolgt werden und deshalb auch keine die unteren grauen Herde erreichen.

Als Beweis des funktionellen Dualismus der Rinde führt Flechsig an: a) Resultate der vergleichenden Anatomie, welche das Fehlen von Assoziationszentren bei den Nagetieren und niederen Wirbeltieren bestätigen; b) Sektionsbefunde bei geistig hochstehenden Menschen, wobei sich die Assoziationssphären, besonders die hintere, beträchtlich entwickelt zeigten; c) schliesslich verschiedene klinische, mit Sektionsbefunden belegte Beobachtungen (Fall von Heubner, Nothnagel u. a.), bei welchen der durch Hirnläsion bedingte Verlust der optischen oder akustischen Zentren keinen Verlust der entsprechenden Erinnerungen oder Gedankenbildungen zur Folge hatte; was nicht zu verstehen wäre, wenn, was einige annehmen, die der optischen und akustischen Perzeption dienenden Rindenherde an der bezüglichen commemorativen Funktion beteiligt wären.

Diese bedeutende, zugleich in anschaulicher und glänzender Weise dargebotene Theorie Flechsigs rief bei ihrem Bekanntwerden unter den Neurologen, Physiologen und Psychologen eine Bewegung hervor, die sich nur mit der ehemals durch die Zellulärpathologie Virchows oder die bakteriologischen Forschungen Pasteurs bewirkten vergleichen lässt. Es ist daher nicht zu verwundern, dass die neue Lehre alsbald viele Anhänger fand, so in Deutschland Kupffer, Kirchhof u. a., in Belgien van Gehuchten⁴²⁾, in Frankreich Jules Soury⁴³⁾.

Leider ist heute auf die Phase des vielleicht zu weit gegangenen Enthusiasmus eine nicht weniger extreme Ernüchterung gefolgt und der wachsende Widerspruch droht sogar das anatomisch-physiologische Prinzip des Pluralismus, die Grundlage der Lehre des Leipziger Neurologen zu vernichten. Folgendes sind in kurzem Auszug die hauptsächlichsten, seiner Theorie im Namen der pathologischen Anatomie, der kritischen Methodologie und der Psychologie von Monakow, Déjerine, Siemerling, Mahaim, Vogt u. a. entgegengestellten Behauptungen.

1. Nach Monakow⁴⁴⁾ sind fast alle von Flechsig für Assoziationszentren gehaltenen Sphären durch Projektionsfasern mit unteren Zentren verbunden. So besitzt die Mehrzahl der Parietalwindungen eine im

Pulvinar endende absteigende Bahn; die zweite Temporal- und die Occipitotemporalwindung sind mit dem hinteren Thalamuskern verknüpft; die zweite und dritte Stirnwindung und ein Bezirk der Insel stehen mit dem inneren Thalamuskern in Zusammenhang usw.

2) Déjerine⁴⁵⁾ bringt gegen Flechsig vor, dass das Türksche Bündel, eine wichtige Projektionsbahn, aus der zweiten und dritten Temporalwindung (nach Flechsig Assoziationsrinde) hervorgeht; dass die Rinden- — Rote Kern-Fasern aus dem Parietallappen entspringen, und dass gewisse aus den vorderen und mittleren Regionen des Frontallappens stammende Bahnen, durch den vorderen Teil der inneren Kapsel ziehend, den inneren Kern des Thalamus erreichen. Endlich behauptet er sehr nachdrücklich, dass aus allen oder fast allen Rindenbezirken Projektionsfasern entspringen, welche in verschiedenen Segmenten der Gehirnrückenmarksaxe enden, so dass das anatomische Factum, welches der Flechsigschen Auffassung zur Grundlage dient (Fehlen und Vorhandensein der Projektionsfasern), der Realität entbehrt.

3. Ferrier und Turner⁴⁶⁾ haben in der Occipitalrinde des Affen zwei Arten von aufsteigenden und absteigenden Projektionsfasern gefunden, welche das Gehirn mit dem Thalamus opticus und dem vorderen Vierhügel verbinden. Eine analoge Behauptung stellt Rutishauser auf⁴⁷⁾ der im Frontallappen des Affen ein absteigendes, teils im Thalamus, teils in der Protuberanz endendes Fasernsystem entdeckt hat. Ähnliche Einwände erheben Siemerling⁴⁸⁾, Vogt⁴⁹⁾, Mahaim⁵⁰⁾ usw.

Vogt vor allem führt gegen Flechsig nicht nur Gründe anatomischer, sondern auch solche physio-psychologischer Art an und erklärt, die gegenwärtige Psychologie erfordere zum Verständnis des emotionellen Parallelismus der intellektuellen Vorgänge ein Projektionssystem, das ein unmittelbares Zusammenwirken der Assoziationszentren mit den subkortikalen motorischen Zentren gestatte. Die anatomisch-physiologische Lehre der Assoziationszentren entbehre jedes psychologischen Wertes, schon weil für die Erklärung des Mechanismus der psychischen Vorgänge allein von der feinen Rindenhistologie wirksame Unterstützung kommen könne, und er hält daher die Begründung einer Cellularpsychologie, die diesem Zweck entspreche, für notwendig.

Nicht weniger nachdrücklich sind die gegen Flechsig's embryologische Methode erhobenen Bedenken.

Déjerine sieht einen Mangel an Logik darin, das Vorhandensein von Projektionsbahnen in der Assoziationsrinde einzig deshalb zu verneinen, weil sie sich in den ersten Monaten nach der Geburt nicht entwickeln, als wenn dieselben nicht später auftreten könnten. Speziell die Unzuverlässigkeit der Methode der progressiven Markreifung für die Begründung der Flechsig'schen Ansicht wird von Siemerling, Vogt und besonders Monakow betont.

Nachstehend einige Bemerkungen.

a) Für die Rechtfertigung der Flechsig'schen Schlussfolgerungen wäre es nötig, dass die Projektionsbahnen sich immer vor den assoziativen, die peripheren vor den zentralen, und die sensiblen vor den motorischen entwickeln. Indess zeigen die Untersuchungen von Monakow, Vogt, Siemerling und zum Teil diejenigen Righettis, Westphals und anderer, dass diese Regel so viele Ausnahmen hat, dass sie fast ihre ganze Bedeutung verliert. Zum Beispiel beobachtet man im Gehirn gleichzeitig mit dem Erscheinen von Radiärfasern in den sensorischen Zentren bereits zahlreiche Assoziationsmarkfasern, deren Verlauf sich nicht verfolgen lässt, welche Schwierigkeit noch der Umstand erhöht, dass das Mark an jeder beliebigen Stelle des Verlaufes der Fasern aufzutreten beginnt und nicht, wie Flechsig behauptet, in der Richtung der Leitung.

b) Im Rückenmark, wo die Untersuchung leichter ist als im Gehirn, ist es ebenso wenig erwiesen, dass die Projektionsfasern den assoziativen, die sensiblen den motorischen voraufgehen. So führen Monakow, Trepinski, Giese, Westphal u. a. Beobachtungen an, wo gleichzeitig mit den Wurzeln des menschlichen fötalen Rückenmarks die Fasern der vorderen Kommissur und die Strangfasern Mark erhalten, und zwar noch bevor die motorischen und sensiblen Spinalnerven selbst solches besitzen.

c) Nach Westphal trifft es sich oft, dass der Optikus (ein Neuron erster Ordnung) zur gleichen Zeit oder sogar später als die Optikuswurzeln (Neuron zweiter Ordnung) markhaltig wird.

d) Monakow hat am Gehirn Windungen beobachtet, deren Assoziationsbündel eher markhaltig sind als die entsprechenden projektiven.

Alle diese Tatsachen sind für die Flechsig'sche Theorie von schwerwiegender Bedeutung, weil sie dem Gesetze der Markreifung, auf dem sich seine Lehre aufbaut, d. h. dem allgemeinen Postulat, dass das Mark sich konform dem Auftreten der Funktionen bildet, die Gültigkeit zu entziehen geeignet sind.

Unter Beantwortung dieser Angriffe, deren einige zu kräftig sind, um unbeachtet bleiben zu können, hat Flechsig⁶¹⁾ seine Lehre modifiziert. Als Resultat neuer embryologischer Untersuchungen erkennt er das Vorhandensein von Projektionsfasern in den Assoziationszentren an, wenngleich ihre Zahl hier geringer sei als in den sensorischen Sphären. Ausserdem teilt er die Assoziationszentren, nach dem Zeitpunkt ihrer Markbildung, in zwei Kategorien: 1. spätreifende oder terminale embryonale Zentren, die mindestens einen Monat nach der Geburt Mark empfangen, und 2. embryonale Zwischenzentren, die zwischen jenen und den Projektionszentren liegen und in denen das Mark zurzeit der Geburt erscheint. Zusammen beträgt die Zahl aller in neuester Zeit von Flechsig differenzierten Zentren, einschliesslich der projektiven, 40; doch hält er diese Zahl nicht für die endgültige.

Unter die zuletzt gefundenen Projektionszentren rechnet er das Ammonshorn, das Subikulum und einen Teil des Gyrus fornicatus, Rindenbezirke, die, wie sich aus meinen Untersuchungen ergibt, keine Riechfasern erster Ordnung (direkte), sondern solche zweiter empfangen. Diese Tatsache ist deshalb interessant, weil sie beweist, dass die Organe, welche zu gleicher Zeit Mark bilden, nicht immer derselben funktionellen Kategorie entsprechen. Im übrigen besteht Flechsig auf der Realität der Gesetze der Markbildung und führt die Haupteinwände, die gegen seine Lehre gemacht wurden, auf Irrtümer in der Interpretation zurück. Um nur ein Beispiel zu zitieren: Das Türksche Bündel, eine sphenoidale Projektionsbahn, soll nicht, wie Déjerine behauptet, aus der zweiten und dritten Temporalwindung, sondern aus der ersten entspringen und daher die Projektionsbahn des Akustikuszentrums vorstellen.

Monakows Theorie. — Die vorwiegend mit der Guddenschen Methode ausgeführten anatomisch-pathologischen Untersuchungen dieses Gelehrten haben ihn dazu geführt, in Übereinstimmung mit den physio-

logischen Beobachtungen Hitzigs, Munks und Ferriers und den anatomisch-pathologischen von Beevor, Langley etc. die Rinde als in bestimmte Zentren geteilt zu betrachten. Alle diese Zentren (taktiles, optisches, akustisches, olfaktives, sowie andere noch unbekannte Funktionen) besitzen aufsteigende und absteigende Projektionsfasern, mit dem Unterschied, dass bei den einen diese Bahnen, kortizipetale und kortizifugale, bis ins Rückenmark gelangen, bei den andern stufenweise in den verschiedenen Ganglien des Thalamus, des Mesozephalons, der Protuberantia etc. enden. Z. B.: das Sehzentrum verbindet sich mittelst zentripetaler und zentrifugaler Fasern mit dem Corpus geniculatum externum; das Hörzentrum mit dem internum; das Tast- oder sensible Zentrum mit den unteren-seitlichen Teilen des Thalamus etc.

Neben diesen Rindenzentren jedoch, welche die phylogenetisch ältesten sind, sollen noch andere, jüngere, nur den Säugetieren eigentümliche existieren. Diese entsprechen teilweise den Assoziationszentren Flechsigs. In sie strahlen aus: die Fasern anderer Thalamusbezirke, sowie die aus dem Kleinhirn, den grauen Kernen der Protuberanz, der Substantia nigra, dem roten Kern etc., deren physiologische Bedeutung wenig bekannt ist.

Diese accessorischen Rindenbezirke sollen ebenfalls zentrifugale und zentripetale Fasern besitzen, obgleich die ersteren, im weiteren Sinne motorischen, vielmehr in den von Flechsig als projektiv bezeichneten Zentren, und besonders in den taktilen vorwiegen sollen. Jedoch werden alle diese Fasern im Gehirn von den assoziativen in den Hintergrund gedrängt, welche der Verbindung der verschiedenen Gehirnprovinzen untereinander dienen.

Die Monakowsche Lehre also, mit welcher sich im wesentlichen die Auffassung Déjerines im Einklang befindet, nähert sich in vielen Punkten derjenigen Flechsigs, da der Züricher Neurologe mehr oder weniger bestimmt zwei Arten von Rindenzentren annimmt und bestätigt, dass die alten, phylogenetischen Bezirke mehr Projektionszentren besitzen als die neuen, den Assoziationszentren entsprechenden. Die Verständigung ist also zwischen beiden Doktrinen möglich, zumal seit Flechsig das Vorhandensein von Projektionsfasern in seinen Assoziationszentren

anerkannt und ihre Bedeutung als Unterscheidungsmerkmal eingeschränkt hat. *)

Meine Theorie. — In Wirklichkeit ist es bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens nicht möglich, eine definitive Theorie von der architektonischen und dynamischen Anlage des Gehirns aufzustellen. Es fehlen uns noch viele genaue histologische Angaben über die Assoziationszentren Flechsig's, ebenso wie die anatomisch-physiologische Bestimmung der kortikalen Verbindungen zahlreicher Herde des Thalamus, des Mesocephalons und der Protuberanz. Nichtsdestoweniger darf man das, wenn auch unvollständige positive Material unserer augenblicklichen Kenntnisse für eine vorläufige anatomisch-dynamische Synthese, gewissermassen eine Verständigung zwischen den Lehren Monakows, Déjerines und Flechsig's verwerten, bis das physiologische Experiment, die Histologie und die pathologisch-anatomische Forschung die erforderlichen Daten gesammelt haben werden. Da wo exakte anatomisch-physiologische Tatsachen gefehlt haben, sind wir, um einige Lücken zu füllen, auf die Lehre der Psychologie zurückgegangen, denn wie Vogt zutreffend bemerkt, sind gegenwärtig die Phänomene des Bewusstseins besser gekannt als der Bau des Gehirns, und die Wissenschaft von der Seele kann diejenige vom Gehirn eher wirksam unterstützen als umgekehrt. Ich brauche nicht erst zu sagen, dass ich nicht im geringsten beanspruche, meinen Vermutungen die Bedeutung eines Dogmas beizulegen; in der Wissenschaft ändern sich die Meinungen mit der wachsenden Häufung der Tatsachen, und diese können wir nicht voraussehen. Unsere Wissenschaft würde sehr glücklich sein, wenn sie mit den kommenden Errungenschaften in Widerspruch geratend, einige der Lehren, auf welche sie sich stützt, retten könnte.

Meine Theorie umfasst die folgenden Punkte: 1. mindestens dreifache Einteilung der Gehirnzentren; 2. Vorhandensein von zentrifugalen Projektionsfasern in allen diesen; 3. Doppelseitigkeit der Perzeptions-

*) In einer Erweiterung seiner Lehre (Neurolog. Zentralbl. 1898) stellt Flechsig fest, dass er den Radiärfasern niemals grosse Bedeutung für die anatomische Differenzierung seiner beiden Arten von Zentren beigemessen habe, und sogar zu der Vermutung gelangt sei, dass auch die Assoziationszentren mit nach den unteren Zentren absteigenden Kollateralen versehen sein könnten.

zentren, Einseitigkeit der primären und sekundären Erinnerungs- oder Merkkzentren; 4. Bestehen der Projektion der sensorischen Zentren in den optischen und taktilen Erinnerungszentren; 5. physiologische und teleologische Postulate etc.

1. Existenz von drei Arten von Rindenzentren. — Dass die graue Rindensubstanz Sphären von verschiedener dynamischer Hierarchie enthält, bezeugen zahlreiche Tatsachen und Gründe, die teilweise schon von Flechsig angeführt worden sind, nämlich:

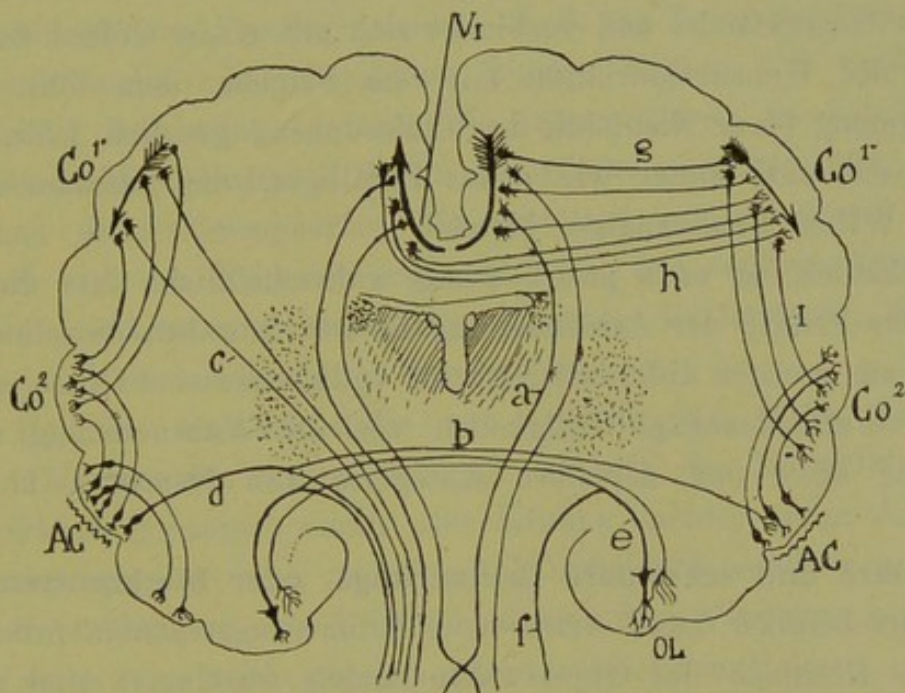
a) Es gibt in der Literatur eine Unmenge von klinischen Fällen, bei welchen der umschriebene Verlust einer Perzeptionssphäre (optische, akustische, taktile usw.) während des Lebens die entsprechende Wahrnehmung, aber nicht die zugehörigen Erinnerungsbilder und Ideen aufhob.

b) In gleicher Weise kennt man Fälle mit Läsion von dem Seh- oder Hörzentrum benachbarten Windungen, wobei weder Seelenblindheit noch -Taubheit bestand, sondern Erinnerungsschwäche und Lähmung der Funktion des Wiedererkennens der Objekte. Man erinnere sich z. B. an die von Wilbrand berichteten Fälle, in denen die Läsion der äusseren Occipitalwindungen beim Menschen einzig von der Störung des optischen Gedächtnisses und der Fähigkeit des Wiedererkennens begleitet war. Analoge Phänomene beobachtet man beim Hunde (nach Gomez Ocaña und anderen), wenn ein Teil des Parietallappens exstirpiert wurde.

c) Die drei Sprachzentren, nämlich das Zentrum der Bewegungsvorstellungen der Artikulation (Brocasche Windung), das der akustischen Bilder der Sprache (hinterer Teil der ersten Temporalwindung) und das der optischen Bilder der Sprachzeichen (Gyrus angularis), sind keine Perzeptionssphären, sondern solche der Erinnerung und der Wiedererkennung von Bildern. Bekanntlich ist das Individuum, welches infolge Läsionen irgend eines dieser Zentren die Erinnerung an die motorischen, akustischen oder optischen Vorstellungen der Sprache verloren hat, weder taub, noch blind, noch gelähmt; es mangelt ihm einzig an dem Verständnis der Worte. Diese repräsentieren für dasselbe völlig neue Objekte, welche es erlernen muss wie ein Kind. Dies beweist also, dass drei Arten von kommemorativen Zentren existieren, optische, akustische und sensitiv-motorische, die von den entsprechenden Perzeptionszentren vollständig getrennt sind.

2. Die histologische Forschung kommt ebenfalls dieser Unterscheidung zu Hülfe, indem sie lehrt, dass die Perzeptionsrinde eine spezifische, von der kommenerativen Rinde verschiedene Textur besitzt. Die letztere, die, wie wir gesehen haben, in jeder Perzeptionssphäre beträchtliche Abweichungen zeigt, hat solche sehr wahrscheinlich auch in den einzelnen kommenerativen Sphären. Einen Beweis hierfür finden wir im Ammonshorn, dem sekundären Erinnerungsfeld der Riechfunktion,

Fig. 18.



Schema zur Darstellung der drei Arten von Zentren der Gehirnrinde, entsprechend den Sinnesfunktionen.

V_1 , perzeptives Sehzentrum; Co_1 , optisches Erinnerungsfeld erster Ordnung; Co_2 , Erinnerungsfeld zweiter Ordnung, in welchem sich Elemente verschiedener Sinneskategorien vereinigen; AC, perzeptives Hörzentrum; OL, perzeptives Riechzentrum; a, Projektionsfasern des optischen Perzeptionszentrums; c, Projektionsfasern des optischen Erinnerungsfeldes; b, vordere Kommissur.

dessen Struktur von derjenigen nicht nur der olfaktiven Perzeptionsfelder, sondern aller übrigen Erinnerungssphären abweicht.

3. Die Wahrnehmung, soweit sie eine Kopie der Aussenwelt ist, unterscheidet sich ausserordentlich von der einfachen Erinnerung, und es ist nicht anzunehmen, dass ein und dasselbe Organ zwei so ungleichen Funktionen dient. In der Tat ist die indirekte Vorstellung oder die Erinnerung nicht eine abgeschwächte Copie der Wahrnehmung, sondern,

wie Wundt sagt, ein neuer psychischer Vorgang, beeinflusst und modifiziert durch den Willen, den Gemütszustand, durch vorangehende Empfindungen und Ideen etc. Das wachgerufene Erinnerungsbild zeigt sich uns unbestimmt, fragmentär, mit Vereinfachungen und Lücken, welche es etwas schematisch und synthetisch erscheinen lassen, ähnlich den sogenannten zusammengesetzten oder Familienphotographien. Überdies pflegt die Erinnerung ein Willensakt zu sein, dem das Bestreben des Suchens vorausgeht, besitzt weniger individuellen als generellen Charakter (sie kopiert in Wirklichkeit eine chronologische Serie von Eindrücken desselben Gegenstands) und verbindet sich mit einem Gefühl der Innerlichkeit, der Konsubstantialität mit dem Subjekt (dem Ich), die der Wahrnehmung (dem Nicht-Ich der Philosophen) gänzlich fehlt, welche letztere sich uns immer wie etwas Zufälliges, uns Fremdes und von unserem Willen Unabhängiges bietet.

4. Endlich ist es a priori wenig wahrscheinlich, dass die Natur, welche das Prinzip der Arbeitsteilung so treu bewahrt, dasselbe gerade bei dem am meisten differenzierten und vollkommensten Organ aufgeben und so verschiedenartige Tätigkeiten wie die Wahrnehmung und die Erinnerung einer und derselben Kategorie von Neuronen überlassen sollte.

Primäre und sekundäre Erinnerungs- oder Merkzentren. — Es gibt wahrscheinlich zwei Arten von Erinnerungszentren: primäre, in denen die Residuen der Objektwahrnehmung abgelagert sind und die Wiedererkennung der neuen Eindrücke, vermutlich auch die feineren intellektuellen und Willensvorgänge (Identifikation, Unterscheidung, Befehlen etc.) stattfinden; und sekundäre, wo die Residuen von Residuen oder vielleicht die kombinierten Erinnerungsbilder deponiert sind, die nicht mehr bloss eine vereinfachte Kopie eines Gegenstandes der Aussenwelt, sondern eine Synthese von zu verschiedenen primären Erinnerungsbildern gehörenden Elementen sind. Diese neuen den Ideen der Philosophen entsprechenden Vorstellungen haben fast gänzlich ihren projektiven und räumlichen Charakter verloren und erscheinen uns eben deshalb wie losgelöst von der äusseren Wirklichkeit und als reines Produkt der Tätigkeit des Ich. In diesen Zentren oder vielleicht in anderen noch höher entwickelten (tertiäre, kommemorative oder Merk-

zentren?) könnten sich auch die Erzeugnisse der wissenschaftlichen, konstruktiven Gedankenarbeit und die Schöpfungen der schriftstellerischen Phantasie, d. h. alle jenen komplizierten und systematischen Gedankengebilde ablagern, die sich auf Überlegung, Forschung und Erfahrung aufbauen (Fig. 18, *Co*²).

Die Gründe, welche für diesen Dualismus der kommemorativen Sphären sprechen, sind:

1. Wir kennen verschiedene anatomische und klinische Beobachtungen, welche auf dynamische Unterschiede und Kategorien in den Assoziationssphären Flechsig's weisen. Z. B. hat Letzterer bemerkt, dass jede intellektuelle oder assoziative Sphäre Felder von verschiedener anatomischer Bedeutung umfasst: die intermediären, in der Nähe der Perzeptionsherde gelegenen, deren Entwicklung relativ früh vor sich geht; und die Schlussphären, die spätesten von allen und nur dem Menschen und den Primaten eigentümlich. Die ersteren könnten sehr wohl den primären kommemorativen Zentren, die letzteren, sich später entwickelnden, den sekundären entsprechen.

2. Déjerine erwähnte Fälle von Aphasie, bei denen die Sprachzentren (Merkzentren erster Ordnung) zerstört, die Vorstellungen aber nicht verloren gegangen waren; der Kranke dachte, wenn Anlass zum Nachdenken gegeben war, nicht mit Wortbildern, sondern mit komplizierten Vorstellungen, zum Unterschied von dem Vorgange bei Aphasie durch Läsion von subkortikalen oder assoziativen Bahnen, wobei die Kranken in Symbolen der Sprache denken. Dies beweist, dass die Ideen in Regionen des Gehirns ihren Sitz haben, die von den einfachen kommemorativen verbalen Zentren verschieden sind.

3. Meine anatomischen Studien über die Riechzentren (bei Nagetieren und Karnivoren) beweisen, dass die für die Aufnahme der Geruchseindrücke bestimmte Gehirnregion aus folgenden drei von der Peripherie zum Zentrum stufenförmig aufsteigenden Feldern besteht: 1. untere sphenoidale Rinde oder perzeptives Riechfeld, welches Fasern aus der äusseren Riechwurzel empfängt; 2. obere sphenoidale Rinde und Präsubikulum, welche Riechfasern aus dem Perzeptionsfeld erhalten; 3. Ammonshorn und Fascia dentata, die Fasern aus der oberen sphenoidalen Rinde beziehen. Gemäss der Theorie von Flechsig stellen diese beiden

letzten Rindengegenden Assoziationszentren dar, jedoch sind sie sich keineswegs ähnlich, da die obere Sphenoidalrinde Geruchserregungen empfängt, die nur ein Rindenzentrum passiert haben, während das Ammonshorn sie sammelt, nachdem zwei stufenförmige graue Felder in Tätigkeit gewesen sind. Ist es nun nicht logisch anzunehmen, dass diese beiden oberen Riechzentren das primäre bzw. sekundäre kommemorative Riechzentrum darstellen? Und sollte diese Anordnung nicht vielleicht den Schlüssel für die Organisation der übrigen Hirnrinde bieten?

4. Da für die unmittelbare Wahrnehmung und für die Vorstellung dieser Wahrnehmung Zentren existieren, so ist es zufolge des Prinzips der Arbeitsteilung natürlich, solche Felder auch für die Ideen oder kombinierten Sinnesvorstellungen anzunehmen.

Die primären Merkzentren (für konkrete Erinnerungsbilder) liegen in der Nähe derjenigen für die Perzeption. — Dies ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit aus folgenden Betrachtungen:

a) Die bis jetzt beim Menschen bekannten kommemorativen Zentren (motorisches Zentrum der artikulierten Sprache, Zentrum der optischen Sprachbilder, das der akustischen Sprachbilder) befinden sich in der Nähe des entsprechenden Sinneszentrums.

b) Verschiedene Autoren haben auf Grund klinischer Beobachtungen das Zentrum der optischen Erinnerungen in die äussere Occipitalrinde, d. h. in die Nachbarschaft des optischen Perzeptionszentrums verlegt.

c) In der Riechsphäre liegt, wie ich angegeben habe, der wahrscheinliche primäre kommemorative Herd oder die obere Sphenoidalrinde in der Nähe oder der Verlängerung des Perzeptionszentrums.

Die Perzeptionszentra sind symmetrisch und beiderseitig, die primären und sekundären Merkzentra dagegen einseitig*). — So weit kommemorative Zentra bekannt sind (Aphasie, Agraphie, Wortblindheit, Worttaubheit), sind sie einseitig und liegen bei den Rechtshändern in der linken, bei den Linkshändern in der rechten Hemisphäre. Da die erwähnten drei Herde sehr verschiedenen sensorischen Sphären ent-

*) Dieses auf klinischen Beobachtungen fussende Postulat ist kürzlich von Tanzi angenommen worden, der es sehr geistvoll auf die Erklärung der Halluzinationen angewendet hat. Siehe E. Tanzi, Una teoria dell' allucinazione. Riv. di patol. nerv. e mentale. Vol. VI, fasc. 12. Dezember 1901.

sprechen, so ist es höchst wahrscheinlich, dass bei den übrigen dasselbe statthat. In der Tat wäre es sonderbar, wenn das optische und akustische Bild eines Buchstaben oder Wortes ausschliesslich in einer Hemisphäre, und das Erinnerungsbild eines Tons oder einer geometrischen Figur in symmetrischen Feldern beider Hemisphären existierte. Ich neige daher zu der Annahme, dass die commemorativen Zentren einer Seite, wenn auch denen der anderen in bezug auf die allgemeine Funktion homolog, nicht dieselben Vorstellungen beherbergen. Die optische Projektion z. B., als Perzeption auf beide Hemisphären (die beiden *Fissurae calcarinae*) verteilt, polarisiert sich oder wird einseitig bei der Umwandlung in eine Erinnerung unter Verminderung ihres projektiven und räumlichen Charakters, der in den Regionen der Gedanken oder kombinierten Vorstellungen gänzlich verloren geht. Diese Anlage bietet zwei ökonomische Vorteile: eine Erhöhung der Gehirnkapazität, da jede Hemisphäre verschiedene Erinnerungsbilder bewahrt, und eine Vereinigung derjenigen Erwerbungen verschiedener Sinnestätigkeit auf benachbarte Regionen einer Seite, welche, weil auf ein und dasselbe äussere Objekt sich beziehend, kontinuierlich in Sprache und Gedanken verbunden sein müssen und daher kurze und starke Verbindungsbahnen brauchen.

Notwendigkeit des Corpus callosum. — Der vorstehende Satz rechtfertigt nach meiner Meinung die Existenz des Corpus callosum. Denn da der Sitz des perzeptiven Eindrucks ein zweiseitiger, das Feld der zugehörigen Erinnerungsbilder einseitig ist, so ergibt sich mit Notwendigkeit das Vorhandensein zweier Arten von Assoziationsfasern oder wenigstens von Kollateralen: direkte, assoziative, welche den gleichseitigen Teil des Eindrucks zur Vorstellungssphäre leiten, und kommissurale assoziative oder Balkenfasern, welche diesem selben Zentrum den in das Perzeptionszentrum der anderen Hemisphäre projizierten Teil des Eindrucks überliefern. In Fig. 18, V^1 und Co^1 , wo diese beiden Eindrücke, der direkte oder perzeptive und der indirekte oder commemorative schematisch gezeichnet sind, glaube ich die Berechtigung der Commissura callosa und des gleichseitigen perzeptiv-kommemorativen Bündels zur Anschauung gebracht zu haben.

Ausserdem ist die Existenz von Balkenfasern in den Perzeptionszentren positiv beobachtet worden. Nicht nur haben die pathologischen

Anatomen öfter Degenerationen des Balkenspleniums beim Menschen nach Läsion der Fissura calcarina und der benachbarten Felder nachgewiesen, auch ich habe Gelegenheit gehabt (bei Maus und Kaninchen) Balkenfasern in beiden Projektionszentren, dem optischen und dem sensitiv-motorischen, entspringen zu sehen (Fig. 20, A). Die Perzeptionszentren des Geruchs (Sphenoidalrinde usw.) besitzen bekanntlich eine starke Kommissur: die vordere.*)

Obgleich über den Sitz der sekundären Vorstellungen Angaben fehlen, so ist doch anzunehmen, dass sie ebenfalls einseitige sind. Aber da sich dieselben aus primären kommemorativen Elementen bilden, welche über die ganze Rinde verbreitet sind, so ist es ebenso sehr wahrscheinlich, dass die Hirnfelder, welche sie enthalten, mit allen sekundären Markfeldern beider Seiten in Verbindung stehen, sowohl durch assoziative gleichseitige wie anderseitige oder Balkenfasern. Der noch hypothetische Charakter dieser Felder hält mich jedoch von anderweitigen Betrachtungen ab.

Die Merk- wie die Perzeptionszentren besitzen Projektionsfasern. — Dies ist erwiesen durch die übereinstimmenden Ergebnisse der Klinik, der Experimentalpathologie und der normalen Anatomie und wird neuerdings auch von Flechsig selbst versichert, obgleich mit der Einschränkung, dass die Zahl dieser Leitungsbahnen in den Perzeptionszentren beträchtlich, in den assoziativen gering ist (Fig. 18, c).

Ich selbst kann den von Déjerine, Monakow, Siemerling, Vogt usw. beim Menschen und den gyrenzephalen Säugetieren gemachten, übereinstimmenden Beobachtungen folgende zwei bei den Nagetieren gewonnene hinzufügen.

1. Bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maus senden alle Rindengenden ohne Ausnahme absteigende Fasern aus, welche durch das Corpus striatum ziehen und bis in die Medulla gelangen oder in den

*) Da die hauptsächlichsten primären kommemorativen Zentren in der linken Hirnhemisphäre zu liegen scheinen, muss man annehmen, dass die mnemonische und ideographische Differenzierung in dieser Hemisphäre beginnt und später nach rechts fortschreitet, woselbst in der Jugend Reservegebiete für späteren geistigen Erwerb bestehen könnten. Bei den Linkshändigen würde die Differenzierung der kommemorativen Sphären umgekehrten Verlauf nehmen.

Zentren des Thalamus, Mesozephalons und Pons usw. Halt machen. In einigen Fällen repräsentieren, wie ich früher bemerkte, diese Projektionsfasern Bifurkationsäste von assoziativen Markfasern.

2. Sogar die offensichtlich assoziativen oder Merksphären (im Sinne des Fehlens direkter sensorischer Fasern), wie die Zwischenhemisphärenrinde und das Ammonshorn, besitzen motorische Bahnen (Fornix longus Forels, und die Columnae anteriores des Fornix).

Es gibt drei Arten von Projektionsfasern: 1. absteigende motorische, d. h. für die motorischen Kerne der Medulla oder für motorische Zwischenkerne des Thalamus, des Mittelhirns, des verlängerten Marks usw. bestimmte; 2. absteigende sensorische (Fig. 19, *a*), welche in den sensorischen Kernen des Thalamus (dem sensiblen, dem olfaktiven, dem inneren und äusseren Corpus geniculatum usw.) enden; 3. aufsteigende sensorische oder thalamo-kortikale Fasern, welche die sensorischen Zentren des Thalamus und Mittelhirns mit der Hirnrinde verbinden (Fig. 19, *b*).

Unterschiede der perzeptiven und Merkzentra hinsichtlich ihrer radiären oder projektiven Fasern. — Es ist sehr möglich, dass beide Arten von Zentren zuleitende und wegleitende spezifische Fasern haben; jedoch betrachtet bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens die Anatomie als sicher nur die zuführenden, aufsteigenden Fasern.

In der Tat beruht, wie ich bei den Nagetieren nachgewiesen,⁵¹⁾ der Unterschied darauf, dass die Perzeptions- oder Projektionszentra sensorische Fasern empfangen, die aus den gleichnamigen Thalamuskernen stammen, während die assoziativen oder Merkzentra dieselben nicht besitzen; hier sind sie durch sensorisch-kommemorativ, aus den Perzeptionszentren entsprossene Leitungen ersetzt (Fig. 18, *g*, *h*).

Für wahrscheinlich, aber nicht erwiesen halte ich folgende Sätze über die absteigenden Projektionsfasern: a) die Perzeptionszentren verbinden sich mit den sensorischen Thalamuskernen mittelst sensorischer absteigender Fasern (Bahnen der erwartenden Aufmerksamkeit, wie ich sie an anderer Stelle bezeichnet habe). Diese Verbindungen dürften in den kommemorativen Zentren fehlen. b) Es gibt zwei Arten motorischer Fasern: die langen oder direkten (Pyramidenbahn und ähnliche), welche die kortikalen perzeptiven Felder mit den peripheren motorischen Stationen verbinden (vielleicht mittelst eines Strang-, Medullar- oder Bulbärneurons);

und die kurzen, indirekten, welche aus den commemorativen Zentren stammen und in den intermediären motorischen Kernen des Thalamus, des Mittelhirns und der Protuberanz enden, deren Neurone den Hirn-

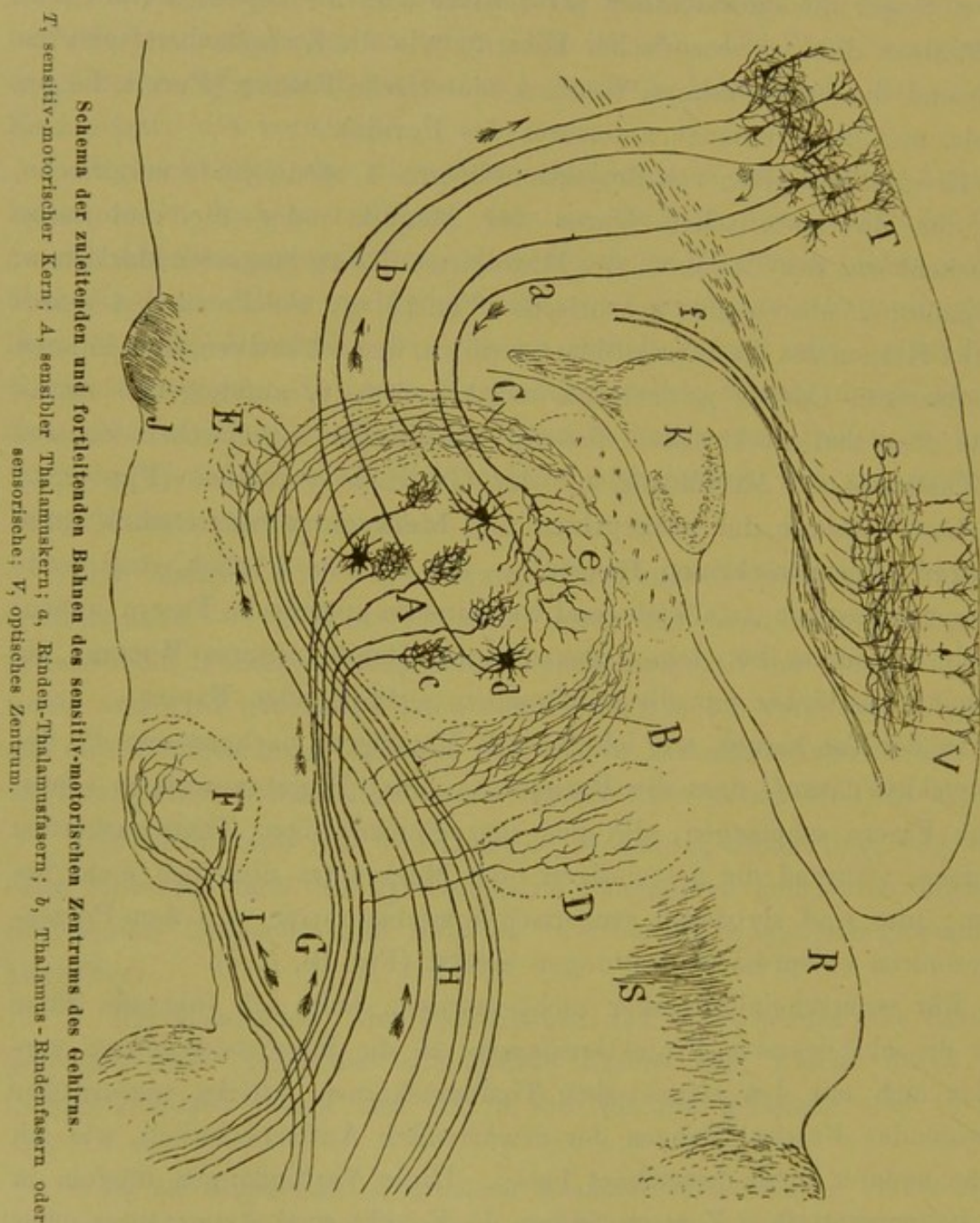


Fig. 19.

Schema der zuleitenden und fortleitenden Bahnen des sensitiv-motorischen Zentrums des Gehirns.

T, sensitiv-motorischer Kern; A, sensibler Thalamuskern; a, Rinden-Thalamusfasern; b, Thalamus-Rindenfasern oder sensorische; V, optisches Zentrum.

impuls zu den peripheren motorischen Neuronen weiterbefördern. Die ersteren, kortiko-motorischen Bahnen dürften reflektorischen Charakter haben, die letzteren die Bahn für die willkürlichen und die emotionellen

Bewegungen darstellen und das Werkzeug unserer Ideen und überlegten Handlungen sein.

Zwischen beiden Arten von motorischen Bahnen dürften Übergänge existieren, d. h. einige direkte oder lange motorische Fasern dürften auch Kollateralen in die motorischen Herde unterhalb des Thalamus und in der Protuberanz senden. Diese gemischten Bahnen, am meisten entwickelt bei den Nagetieren, viel weniger beim Menschen (man erinnere sich an die bei letzterem beobachtete Einrichtung besonderer, von der kollateralen Ponsbahn der Nagetiere verschiedener Rinden-Protuberanzbahnen usw.) würden die erste Phase der anatomischen und funktionellen Differenzierung der motorischen Rindenbahnen sein.

Als Beispiele dieser beider Arten motorischer Bahnen führe ich an: die aus der sensorischen, taktilen Rinde stammende Pyramidenbahn, und die vorderen Säulen des Fornix, eine Projektionsbahn des Ammons-horns (sekundäres kommémorative Zentrum), deren Fasern sich mit verschiedenen unteren Herden verbinden (Septum pellucidum, kleiner Kern der Stria thalamica, Corpora mammillaria usw. usw.).

Assoziative sensorisch-kommémorative und interkommémorative Bahnen. — Zwischen den Perzeptions- und den Assoziationszentren hat Flechsig zwei Klassen von assoziativen Fasern angenommen: zentripetale und zentrifugale. Mittelst der ersteren, von denen schon weiter oben die Rede war (Fig. 18, *g, h*) sollen die optischen und akustischen Residuen von den Perzeptionszentren zu den kommémorativen geleitet, mittelst der letzteren die intellektuellen Sphären befähigt werden, auf die Tätigkeit der perzeptiven Sphären erregend, anspannend oder hemmend zu wirken.

Tanzi, welcher das Vorhandensein beider Klassen von Leitungen annimmt, erklärt mit der Existenz der zweiten (mnemoperzeptiven) die halluzinatorischen Vorgänge⁵³). Wenn die Halluzinationen aus der krankhaften Tätigkeit der perzeptiven Zentren (z. B. des optischen) hervorgehen, so soll das projizierte Bild in der Mehrzahl der Fälle hemianopisch sein; denn es sei nicht anzunehmen, dass der chemische Reiz (Toxin bei Infektionsfieber, Alkohol) gleichzeitig und gleichförmig in beiden Hemisphären wirkt. Die nach aussen projizierte Vorstellung soll eine Art Regression erleiden, indem sie durch die mnemoperzeptiven Fasern

zum Perzeptionszentrum verläuft und die Empfindung mit ihren beiden wesentlichen Attributen sich aufs Neue reproduziert: mit der Projektion oder Veräusserlichung und dem, in diesem Falle illusorischen, Glauben, dass sie durch ein ausser uns gelegenes wirkliches Objekt hervorgerufen sei.

Nach meiner Meinung könnte man auf dieselbe Weise die Halluzinationen des Traums erklären, dessen Vorstellungen das volle Relief, die volle Stärke und Farbe der Wahrnehmung*) besitzen.

Indess, ausser diesen perzeptiv-kommemorativen Bahnen, zwingen uns die Gesetze der psychologischen Assoziation zur Annahme von Verbindungsbahnen zwischen den verschiedenen commemorativen Zentren. Diese müssen zweierlei Art sein: a) sekundäre interkommemorative Bahnen, für die Assoziation der Ideen oder kombinierten Vorstellungen; b) primär-sekundäre intermnemonische Bahnen, für die Verknüpfung der primären commemorativen Sphären mit den ideellen, sekundären. Beide

*) Erfahrungen beim Hypnotismus und Selbstbeobachtungen, auf deren Einzelheiten ich hier nicht eingehen kann, haben mich davon überzeugt, dass beim Traume (Entladung der sekundären und tertiären commemorativen Zentren, welche durch Arbeit bei Tage nicht ermüdet wurden) die optischen Vorstellungen ein vollkommenes Relief und eine richtige, wenn auch im Verhältnis zur Wahrnehmung blasse Farbe haben. Wer träumt, nimmt, in welcher Stellung er sich auch befinden mag, die Objekte im Raume wahr, wie wenn er wach wäre, d. h. in der Verlängerung der Augenachsen; ein deutlicher Beweis, dass die perzeptiven Zentren mit einer Art retrograder Tätigkeit in Funktion treten, wenn auch die imaginative Konstruktion in den commemorativen Sphären vor sich geht. Wenn an Stelle der erwähnten zwei Bahnen man nur die zentripetalen (sensorisch-kommemorativen) zulässt, so würde der halluzinatorische Vorgang, wie auch Tanzi betont, sich in diesem Falle durch die Annahme der Umkehrung des Gesetzes der dynamischen Polarisierung erklären. Ausserdem dürfte beim Traum das Phänomen des Halluzinierens nicht durch eine von aussen stammende chemische Erregung entstehen, sondern aus der blossen Energieüberfüllung aller jener ideographischen Bezirke, die durch früh entwickelte und daher sehr feste Leitungen verbunden sind, Bezirke, die lange Zeit untätig geblieben waren. Aus diesem Grunde liefern die Ereignisse und Beschäftigungen des täglichen Lebens dem Traum selten Stoff, sehr häufig dagegen Szenen und Gemütsbewegungen der Kindheit und Jugend, die in Zentren lokalisiert sind, welche nicht infolge übermässigen Gebrauchs der Erinnerung ermüdet sind. Was die Inkongruenz des Traumes anlangt, so dürfte sie auf dem Umstande beruhen, dass die ermüdeten commemorativen Zentren und namentlich die an der kritisierenden Arbeit beteiligten, an der plastischen oder imaginativen, synthetischen Tätigkeit nicht teilnehmen.

Assoziationssysteme dürften gleichseitige und anderseitige Markfasern enthalten.

Die vorstehenden Hypothesen, nach welchen die ganze Hirnrinde von Perzeptions- oder von kommemorativen Sphären verschiedener Hierarchie okkupiert ist, legen folgende Frage nahe: Könnte nicht das menschliche Gehirn neben diesen Sphären auch noch intellektuelle, höhere Bezirke enthalten, in denen sich das Ichbewusstsein spiegelt, das höchste Urteilsvermögen und die Funktion der Aufmerksamkeit und Assoziation ihren Sitz hat? Die Frage ist schwer zu beantworten, und noch schwerer ist es, gewagte Vermutungen zu vermeiden, die unfehlbar der vernichtenden Kritik preisgegeben wären. Und dennoch vermag ich angesichts dieses tiefen Geheimnisses den Gedanken nicht zurückzuhalten, dass das Verlangen, das Ichbewusstsein sowie die intellektuelle Tätigkeit, den Willen usw. in bestimmte Organe zu verlegen, eine Chimäre ist. Der Intellekt ist nicht die Frucht der Arbeit eines bevorzugten Zentrums, sondern das Resultat des Zusammenwirkens einer grossen Zahl primärer und sekundärer kommemorativer Sphären. Von der rein organischen Seite betrachtet, besteht die intellektuelle Reaktion in der Schöpfung einer dynamischen Verknüpfung zweier, wenig oder garnicht zueinander in Beziehung stehender Vorstellungen, subjektiv betrachtet, vollzieht sie sich durch den Glauben (mittelst Sprachsymbole formuliert oder nicht), dass der im Gehirn errichtete dynamische Zusammenhang positiv einem Verhältnis der Aufeinanderfolge, des Nebeneinanders oder der Inhärenz zwischen zwei oder mehreren Vorgängen der Aussenwelt entspricht. Die Aufmerksamkeit wie das Gefühl und Bewusstsein sind dynamische Seiten- und in gewissem Sinne accessorische Prozesse jener Beziehungstätigkeit, da es sowohl bei den Tieren wie beim Menschen zahlreiche, völlig kongruente und auf ein Ziel gerichtete Reflexakte gibt, die nicht von diesen Nebenerscheinungen begleitet sind.

Damit will ich den Reflexakt oder den Instinkt nicht mit dem Denkprozess identifizieren. Jene sind konstante, im allgemeinen unmittelbare Reaktionen, deren Auslösung keine willkürlichen Anpassungsbestrebungen erfordert, dieser stellt eine mittelbare Reaktion dar, die gewissermassen für jede Person spezifisch ist und von dem Gefühl eines

Strebens begleitet wird, von einem Etwas^o wie das Gefühl einer motorischen Tätigkeit, darauf gerichtet die lose verknüpften Neurone aneinanderzuketten und zu knüpfen.

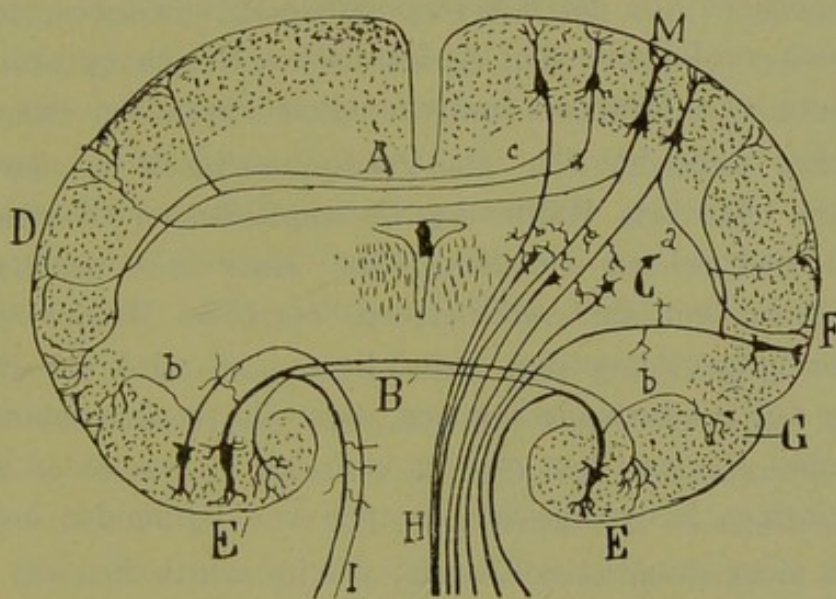
Der der Gehirntätigkeit anhaftende Charakter des Bewussten oder Unbewussten hängt vielleicht, wie einige behaupten, von dem grösseren oder geringeren Aufwand von lebendiger Kraft ab, den der Umlauf des Nervenreizes durch die Neuronserien erfordert, je nachdem ob die Bahnen weit und gebahnt oder unfertig und wenig benützt sind.

Grundriss der Organisation des Gehirns bei den gyrenzephalen Säugetieren und niederen Wirbeltieren. — Die Forschungen von Eninger, meinem Bruder und mir lehren, dass bei den kleinen Säugetieren sowie bei den Vögeln¹, Reptilien und Batrachieren sehr wahrscheinlich neben den perzeptiven Zentren andere, abgeleitete existieren, die vermutlich den kommemorativen beim Menschen entsprechen. Diese Nebensphären gehören bei den Amphibien und Reptilien fast ausschliesslich zum Olfaktoriussystem, bei den Vögeln und Säugetieren dagegen, deren Gehirn bereits optische und akustische perzeptive Kerne besitzt, umfassen sie vielleicht die vier Hauptsinne. Die beträchtliche Entwicklung des Ammonshorns und anderer, untergeordneter Herde der Riech-sphäre bei den gyrenzephalen Säugetieren macht auch die Auffassung annehmbar, dass, wenigstens bei einer oder zwei Sinnesarten (dem Riech- und vielleicht Gesichtssinn), die sekundären kommemorativen Zentren schon vorhanden, wenn auch auf einen kleinen Umfang beschränkt sind. Die Fasern, mittelst welcher sich die sensorischen Residuen von den perzeptiven Zentren zu den kommemorativen fortpflanzen, sind wahrscheinlich lange Kollateralen oder Bifurkationsäste von projektiven Axenzylindern. In Fig. 20, *F*, *G*, ist diese Anordnung für zwei hypothetische kommemorative Zentra (das optische und olfaktive) der Nagetiere schematisch dargestellt.

Demzufolge scheint mir die Flechsigsche Lehre, wonach den glatt-hirnigen Säugetieren und niederen Wirbeltieren Assoziationszentra fehlen, nicht annehmbar. Nach meiner Meinung vollzieht sich die Entwicklung der sensorischen Zentren des Gehirns in der Tierreihe nicht gleichmässig stufen- oder etappenweise in der ganzen Rinde, sondern unter kontinuierlichem, jedoch ungleichmässigem Fortschreiten derjenigen Sinnessphären,

deren Tätigkeit für die Erfüllung der Anforderungen des Kampfs ums Dasein am zweckmässigsten ist; d. h. dass das Gehirn derjenigen Tiere, deren Hauptsinn z. B. der Geruch ist, das Gehirn des Menschen in bezug auf Organisation erreicht, wenn nicht sogar übertrifft, insofern es dieselben hierarchischen Abstufungen der Riechzentren zeigt wie beim Menschen, obgleich es hinsichtlich anderer spezifischer Sinne tiefer steht und auf die Perzeptionszentra und einige wenige und kleine primäre kommemorative Sphären beschränkt bleibt.

Fig. 20.



Schema der Projektions- und Assoziationsfasern des Gehirns eines Nagetieres.

A, Corpus callosum; B, vordere Kommissur; C, Corpus striatum; D, kommemoratives optisches Zentrum; M, optisches perzeptives Zentrum; E, olfaktorischer Perzeptionskern; G, olfaktorische kommemorative Sphäre.

Physiologische Postulate, welche durch die Organisation der Gehirnzentra und -bahnen gegeben sind. — In meiner Studie über die Form der optischen psychischen Projektion und über die Kreuzung des Sehnervs und anderer Bahnen⁵⁴⁾ habe ich gezeigt, dass der Bauplan des Gehirns vom Utilitätsstandpunkt unverständlich ist, wenn wir nicht annehmen, dass die Natur bei der Organisation der psychischen Zentra folgende Grundsätze hat walten lassen: die Einheit des Eindrucks, kongruente und kontinuierliche Projektion der peripheren Sinnesflächen (Netzhaut und Hautsinnesorgan) in die Rinde; Ersparnis von Raum und leitendem Protoplasma.

Einheit der räumlichen und akustischen Empfindung. — Bei der Untersuchung der Form der Retinaprojektion im Gehirn, soweit sie aus klinischen Beobachtungen und aus den wohlbekannten Befunden im Chiasma opticum ersichtlich ist, ergab sich, dass die an identischen Punkten beider Netzhäute entsprungene Fasern im Gehirn in einer einzigen Gruppe isodynamischer Pyramiden konvergieren. *)

Die Einheit der zerebralen Retina scheint keinen andern Zweck zu haben, als die Zweibeit des peripheren Eindrucks durch die Einheit der zentralen Perzeption zu ersetzen. So kommt es, dass von dem Moment, wo die Augenaxen von der Konvergenzstellung abweichen, der optische Eindruck sich verdoppelt, weil die identischen Netzhautpunkte nun nicht einer, sondern zwei Gruppen isodynamischer Pyramiden entsprechen.

Einfacher vollzieht sich die Perzeptionseinheit in der sensiblen Gehirnsphäre. Da jede Hälfte der tastempfindenden Oberfläche (sowie der Muskel- und Sehnen etc. -Sensibilität) einer Seite des Raumes entspricht und die mit ihr verbundenen zentralen Bahnen ausschliesslich auf der entgegengesetzten Seite liegen, so wird die Einheit der Empfindung dadurch zustande kommen, dass jede sensible zuleitende Faser ein spezifisches Raumzeichen erzeugt und sich in konstanter Verbindung mit einer einzigen isodynamischen Gruppe von Pyramiden befindet.

In den nicht räumlichen Zentren, wie im akustischen und olfaktiven, hat die Natur es nicht für nötig gehalten, der erwähnten Bedingung zur Erreichung der Empfindungseinheit sich zu unterwerfen. Da die Eindrücke des Gehör- und Geruchsinnens nur tonale oder qualitative sind, so kam es wenig darauf an, ob der Eindruck einer und derselben Reizwelle in beiden Hemisphären deponiert wird. Auch beim Sehapparat wird die Verdoppelung von Wahrnehmungen unmöglich, wenn der periphere Reiz, vermittelt eines beliebigen Kunstgriffes, seines analytischen und räumlichen Charakters beraubt wird. **)

*) Siehe Fig. 9, *Rv*, in meiner Schrift: Struktur des Chiasma opt. usw. Leipzig, J. A. Barth, 1899.

**) Blicken wir z. B. mit abweichenden Augenaxen gegen den blauen Himmel, so findet keine Dualität des Eindruckes statt, weil wir die Linien und die Schatten, welche den räumlichen Massstab abgeben, beseitigt haben und nur die für beide Augen gleiche Qualität oder der gleiche Ton des einförmigen Himmelsblau übrig bleibt.

Anatomisch betrachtet liesse sich die Einheit des akustischen und Riecheindrucks, ungeachtet der Projektion derselben qualitativen Empfindung in beiden Hemisphären, verstehen mit der Annahme, dass die isodynamische Gruppe auf beide Gehirnhälften verteilt ist, und dass jede zuleitende sensorische Faser sich spaltet und zwei Äste liefert: einen direkten für die gleichseitige Hälfte dieser Gruppe, und einen gekreuzten (Commissura anterior etc.) für die anderseitige Hälfte.*)

Diese Auffassung erklärt uns eine sehr interessante Eigentümlichkeit der vorderen Kommissur: nämlich, dass diese Querbahn homodynamische Felder beider Riechsphären verbindet, zum Unterschied vom Corpus callosum, das, wie ich gezeigt habe und wie aus Fig. 20, A, ersichtlich ist, heterodynamische Felder der beiden Hemisphären vereinigt. Daraus geht hervor, dass diese Kommissuren nicht homolog sind, da das Corpus callosum hauptsächlich gekreuzte Bahnen von räumlichen Sinnen (Gesicht und Tastsinn), die vordere Kommissur gekreuzte Bahnen der bloss qualitativen Sinne (Gehör und Geruch) enthält.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die Natur zur Erreichung der Einheit der Empfindung verschiedene Wege einschlägt, je nachdem der periphere Eindruck räumlichen oder nur qualitativen Charakter besitzt. Im ersten Falle endet jede, ein besonderes Raumzeichen leitende, sensorische Faser in nur einer Seite des Gehirns; im zweiten Falle enden die bilateralen, dieselbe Qualität leitenden Fasern in beiden Hemisphären, wodurch neben der Steigerung der Wahrnehmungsintensität die Etablierung assoziativer Bahnen zwischen den akustischen Zentren und den commemorativen optischen Sphären auf bequemere und ökonomischere Weise erreicht wird.

*) Ich spreche hier in der Voraussetzung, dass, wie aus physiologischen Experimenten und klinischen Tatsachen hervorzugehen scheint, die beiden akustischen und olfaktiven Perzeptionszentra genau dieselbe physiologische Wertigkeit haben. Es ist klar, dass, wenn im Gegenteil erwiesen wäre, dass in jeder Hemisphäre qualitativ verschiedene Sinnesfasern enden, man sich eine Art Chiasma mit gekreuzten und direkten Fasern zu denken hätte, mittelst welcher jede einseitige isodynamische Gruppe in Verbindung träte mit den äquivalenten rezeptiven Zellen der beiden Cochleae und Fossae olfactoriae. Diese Vermutung scheint mir viel weniger annehmbar als die erstere, die sich, wenigstens hinsichtlich des Riechapparats, auf gut beobachtete anatomische Tatsachen stützt.

Konzentrische Symmetrie. — Dieses Prinzip, dem die Ergebnisse der physiologischen und klinischen Forschung über die gegenseitige Lage der Rindenperzeptionszentren zugrunde liegen, lässt sich so ausdrücken: die sensiblen peripheren Oberflächen räumlicher Bedeutung (Netzhaut und Haut) projizieren sich in kongruenter Weise in die Perzeptionszentra des Gehirns, so dass jede Hemisphäre zugleich eine seitliche Hälfte des Raumes und der eindruckempfangenden Oberfläche symbolisch darstellt. Aber es wird zufolge der Kreuzung der Sehnerven und der ihr angepassten Kreuzung der zentralen taktilen und akustischen Bahnen die linke Raumhälfte von der rechten Hemisphäre dargestellt und umgekehrt.

Dieses Verhältnis bedingt ein schon an anderer Stelle erwähntes Postulat: nämlich, dass die korrekte Wahrnehmung des optischen und taktilen Raumes eine kontinuierliche und regelmässige, d. h. unter Aufrechterhaltung derselben Beziehungen des Raumes vor sich gehende, zerebrale Projektion der peripheren sensiblen Oberfläche erfordert. Daher dürfte die zentrale oder periphere Zerstörung einer isodynamischen Gruppe von Neuronen, ebenso wie die Unregelmässigkeit oder Verwechslung derselben, notwendigerweise einen entsprechenden Wahrnehmungsdefekt und eine Unregelmässigkeit der räumlichen Beziehung hervorrufen. (Man erinnere sich an die von Wilbrand und Henschen zitierten Fälle von Skotom nach partieller Zerstörung der Fissura calcarina und der zuführenden optischen Bahnen.)

Jedoch handelt es sich nicht allein darum. Es ist die Annahme gestattet, dass eine identische projektive Anordnung, unter Mitwirkung des Raumzeichens der korrespondierenden isodynamischen Gruppen, auch in den optischen und taktilen kommemorativen Herden existiert, da ja die optischen und sensiblen Erinnerungen sich uns wie kongruente und ausgedehnte, über den Raum entworfene und oft (in Träumen und Halluzinationen) nach aussen projektierbare Bilder darbieten.*)

*) Langjährig Blinde, bei welchen sowohl die Retina wie die Perzeptionszentra durch Nichtgebrauch mehr oder weniger desorganisiert sind, haben optische Träume und Halluzinationen, die vollkommen dem Raum kongruent sind und in ihn projiziert werden können, was nicht der Fall wäre, wenn der räumliche und projektive Charakter der Erinnerungen von der Mitwirkung der Perzeptionssphären

Ersparnis an Raum und Protoplasma. — Mit diesem Prinzip erklären sich mehrere anatomische Einrichtungen, nämlich: die periphere Lage der grauen Substanz; die Faltung derselben (Ersparnis an Raum und an Weg für die Nervenfasern); das Nebeneinanderliegen der Zentra, welche wichtige und enge Beziehungen haben (z. B. der drei Sprachzentren); die Einrichtung der Kommissuren an den Punkten kürzester transversaler Entfernung; das Nebeneinanderliegen der primären kommemorativen und der perzeptiven Zentren usw. Zur Ersparnis von Bahnen kreuzen sich die sensiblen und akustischen Leitungen, nachdem einmal die fundamentale Kreuzung des Sehnervs geschaffen war; denn nicht nur ist die gleichseitige Kongruenz der Raumzeichen der optischen, taktilen, Muskel- und Sehnenempfindungen nötig, sondern die Vereinigung aller, einer und derselben Seite des Raumes entsprechenden Sphären an benachbarten Stellen einer und derselben Hemisphäre erspart Protoplasma und überflüssige Wegstrecken bei den assoziativen Bahnen.

Histologische Hypothesen über den Mechanismus des Schlafs, der Assoziation, der Ermüdung, des Gedächtnisses, des Vergessens, der funktionellen Anpassung, der Kompensation usw. — Ich habe schon darauf hingewiesen, dass eine topographisch-physiologische Lehre vom Gehirn, so vortrefflich sie auch ist, wenn sie wichtige Angaben für die Diagnose und Behandlung der Nervenkrankheiten zu liefern vermag, uns über den geheimen Mechanismus des geistigen Geschehens gänzlich im Unklaren lässt. Die Bestimmung der Reihe von molekularen Prozessen, die sich während der geistigen Tätigkeit in den Neuronen abspielen, hat zur Vorbedingung eine vollständige und erschöpfende Histologie der Gehirnzentren und -bahnen, sowie exakte Begriffe von jenem äusserst komplizierten Wechsel der Verbindungen oder den Kommutationen, die jeder dynamischen Schwankung, sei sie assoziativ, emotionell oder motorisch, vorausgehen müssen. Wir werden nicht einmal zur mechanischen Erklärung der Denkerscheinungen gelangen, wenn die Physiologie auf Grund der Analyse des Zellstoffwechsels uns nicht offenbart, was die Nervenwelle, was die Energietransformation ist, die

notwendig abhängt. Ich brauche nicht zu bemerken, dass diese Träume sich immer auf Eindrücke aus der Zeit, wo das Auge intakt war, beziehen.

während ihrer Entstehung und Fortpflanzung, sowie während der Erzeugung der begleitenden Phänomene der Wahrnehmung und Vorstellung, d. h. der Emotion, des Bewusstseins und des Willens, erfolgt.

Dieses Ideal ist noch sehr fern. Bis jedoch die Chemie, die Histologie und die Zellphysiologie langsam dahin gelangen, dürfte es nicht überflüssig sein, die histologischen Hypothesen kennen zu lernen, welche während der letzten Jahre zum Verständnis einiger relativ einfacher, psychischer und physiologischer Prozesse ersonnen worden sind.

Duvals Hypothese. — Bereits vor vielen Jahren sprach Rabl-Rückhard⁵⁵⁾ die Vermutung aus, dass einige psychische Vorgänge ihre mechanische Erklärung in dem kontinuierlichen Amöboidismus der Nervenzellen finden könnten. Da er jedoch von der Hypothese der interstitiellen Nervennetze der grauen Substanz ausging, welche jedermann für ein festes, solides Gitter betrachtete, so fand seine Meinung wenig Anklang. Es muss anerkannt werden, dass erst Duval das Verdienst zukommt, diese Hypothese auf exakte anatomische Tatsachen gestützt zu haben. Mit der ihm eigenen Präzision des Begriffs und der Sprache hat der Pariser Histologe dieselbe zur Erklärung des wachen Zustandes und des Schlafs, der hysterischen Lähmung, des Somnambulismus usw. verwendet.

Nach Duval⁵⁶⁾ „sind beim schlafenden Menschen die zerebralen Verzweigungen der sensiblen zerebralen Neurone eingezogen wie die Pseudopodien eines anästhesierten Leukocythen. Die in den sensiblen Nerven erzeugten schwachen Erregungen bewirken beim Menschen im Schlafe Reflexreaktionen, erreichen aber nicht die Gehirnrinde; stärkere verursachen das Ausstrecken oder das Erschlaffen der zerebralen Fortsätze des sensiblen Neurons; infolgedessen der Durchgang des Stromes bis zu den Rindenzellen und daher das Erwachen, in dessen sukzessiven Phasen eine Reihe von Verbindungen wieder hergestellt werden, die zuvor durch Retraktion und Auseinanderweichen der pseudopodienartigen Verzweigungen*) unterbrochen waren. In gleicher Weise würden sich erklären die hysterischen Anästhesien und Lähmungen, sowie die

*) Lépine gelangte, unabhängig von Duval, zu einer analogen Auffassung. Siehe *Théorie mécanique de la paralysie hystérique, du somnambulisme, du sommeil naturel et de la distraction.* Société de biologie, 1895.

Steigerung der Einbildungskraft, des Gedächtnisses, der Ideenassoziation, unter dem Einfluss verschiedener Agentien wie des Tees und Kaffees, welche den Amöboidismus der in Kontakt befindlichen Nervenendigungen erregen könnten, so dass ihre Verzweigungen sich einander nähern und der Durchgang der Ströme erleichtert wird.“

Zur Stütze seiner Hypothese führt Duval an:

1. Die Morphologie der Neurone, deren Nervenendverzweigungen, wie aus meinen Arbeiten hervorgeht, mit dem Körper und den Dendriten anderer Neurone in Kontakt treten.

2. Die Untersuchungen von Wiedersheim⁵⁷⁾ über die amöboiden Bewegungen gewisser Nervenzellen der *Leptodora hyalina*.

3. Die Beobachtungen von Pergens, wonach der protoplasmatische Teil der Zapfen der Retina der Fische sich unter der Einwirkung des Lichts kontrahiert und verkürzt; letzteres soll auch an den Protoplasmafortsätzen der Neurone der ganglionären Schicht stattfinden.

4. Die von Ranvier gemachte Entdeckung von Bewegungen an den Endwimpern der Riechzellen des Frosches.

5. Die von Demoor⁵⁸⁾ mittelst Morphinum-, Äther- und Chloroformnarkose bei Tieren gemachten Beobachtungen, welche die Retraktion und das Verschwinden der Stachel der Dendriten und die Zusammenziehung letzterer während des pathologischen Schlafs zu beweisen scheinen.

6. Stefanowskas⁵⁹⁾ Schlussfolgerungen, welche häufig nach Elektrisierung des Gehirns, elektrischer Tötung, Inhalation von Äther, Chloroform, Leuchtgas etc. bei Mäusen und Meerschweinchen die Stachel oder birnförmigen Fortsätze der Dendriten sich zurückziehen und verschwinden und an diesen zahlreiche Varikositäten sich bilden sah. Nach Stefanowska soll der Kontakt der Neurone zwischen Nervenverzweigungen und den genannten Stacheln zustande kommen; sobald diese verschwinden, soll die Passage der Nervenströme aufhören und Schlaf und Ruhe eintreten.

7. Die im Laboratorium von Duval selbst ausgeführten Arbeiten von Manouelian, welche beweisen, dass bei Mäusen, die zu einer kontinuierlichen Bewegung gezwungen und dadurch aufs äusserste ermüdet waren, die Pyramidenzellen ihre Stachel verlieren und die Enddendriten

ein moniliformes Aussehen annehmen oder kugelige Anschwellungen zeigen. Dieses Auseinandertreten der Neuronoberflächen ist von Manouelian auch an den Glomeruli olfactivi beobachtet worden, wo das Protoplasmabüschel sich zusammenzieht und in eine Reihe voluminöser Kugeln auflöst.

8. Die Untersuchungen von Odier⁶⁰⁾ am Rückenmark, welche lehren (obgleich die Interpretation seitens dieses Autors unannehmbar ist), dass die Anästhetika die Dendriten verkleinern und die Induktionsströme sie erheblich verkürzen.

9. Die von Querton⁶¹⁾ gelieferte Bestätigung, dass während des Winterschlafes des Murmeltiers die pyriformen Fortsätze der Gehirndendriten retrahiert und das Endbüschel der Pyramiden mit Varikositäten besetzt erscheint.

10. Havets⁶²⁾ Untersuchungen, welcher einige der erwähnten Veränderungen bei den wirbellosen Tieren bestätigt hat, besonders die variköse Modifikation und die Einziehung, ja sogar das Verschwinden von Fortsätzen. —

Duvals Hypothese ist von Kölliker⁶³⁾ ernst bekämpft und aus folgenden Gründen als unhaltbar bezeichnet worden: 1. die Axenzylinder sind für keine Art von Erregung kontraktile; 2. bei denjenigen Tieren, deren Transparenz die Beobachtung der sensiblen Nervenverzweigungen gestattet, bemerkt man keine Bewegung derselben (Larven von Amphibien und Siredonen etc.); 3. der Axenzylinder besteht aus festem, sehr differenziertem Protoplasma, nicht aus weicher Substanz, wie die Leukocythen; 4. die psychischen Vorgänge sind stabile Akte, zum grossen Teil in ihrer Intensität und Dauer regulierbar, während die amöboiden Bewegungen kontinuierlich und ungeordnet sind und von nutritiven oder thermischen Reizen beliebig beeinflusst werden.*)

Zu diesen aprioristischen Gründen Köllikers sind in den letzten Jahren noch einige negative Beobachtungen von Azoulay⁶⁴⁾, Soukhanoff⁶⁵⁾, Lugaro⁶⁶⁾ und Reuss⁶⁷⁾ gekommen.

*) Einige dieser Einwände sind sehr schwach; der Umstand, dass die Axenzylinder sich nicht bewegen, spricht nicht gegen die Möglichkeit der Kontraktion der zentralen Dendriten oder der perizellulären Verzweigungen, Neuronbestandteile, die niemals im Leben beobachtet wurden.

Azoulay studierte die Gehirnpyramiden der Maus, die eine Stunde lang dem Einfluss des Äthers oder der Ermüdung ausgesetzt gewesen war, konnte aber keine morphologische Veränderung, welche die Zellen von normalen unterschieden hätte, nachweisen.

Soukhanoff, der sich in einer früheren Arbeit als begeisterten Anhänger der Duvalschen Theorie bekannt hatte, änderte später seine Ansicht, indem er behauptet, dass die Retraktion der Stacheln und die variköse Veränderung der Dendriten bei den narkotisierten, erschöpften und durch Ligatur der Aorta anämisierten Tieren der Ausdruck eines krankhaften Vorgangs (variköser Degeneration) sind, der mit den physiologischen Funktionsphasen der Neurone nichts zu tun hat.

Lugaro erklärt, dass viele der von den Autoren beschriebenen Veränderungen an den Neuronen die Folge einer schlechten Fixierung der Präparate sind, und gibt als Resultat seiner auf die Wirkung der Narkotika bezüglichen Beobachtungen eine Hypothese, die auf das Gegenteil der Duvalschen hinausläuft. Nach Lugaro entspricht der Zustand der Ruhe dem Vorhandensein nicht variköser und mit zahlreichen Stacheln versehener Dendriten, der aktive Zustand der normalen Dendritenverzweigung, aber ohne diese kollateralen Appendices, und der variköse Zustand endlich der Ermüdung. In einer früheren Arbeit⁶⁸⁾ hatte er eine etwas abweichende Ansicht verteidigt, indem er behauptete, dass der tätige Zustand des Nervenprotoplasmas mit einer Schwellung des Zellkörpers einhergeht, die sich auf die Dendriten fortsetzt und die Kontaktverbindungen zwischen den Neuronen inniger und wirksamer daher die Stromdurchleitung sicherer gestaltet.

Reuss erklärt die erwähnten Veränderungen und besonders den varikösen Zustand für Kunstprodukte, die sich in den normalen, schlecht fixierten Präparaten wie in den von narkotisierten, kokainisierten und erschöpften Tieren stammenden finden und daher zu den Phasen des Neuronlebens in keiner Beziehung stehen. Dagegen glaubt Narbut⁶⁹⁾ neuerdings die dendritischen Stacheln des Hundehirns während der Narkose sich verkleinern und verschwinden gesehen zu haben.

van Gehuchten⁷⁰⁾ versichert, dass tatsächlich durch die Narcotica morphologische Veränderungen erzeugt werden. Bei den ruhenden Zellen sollen die Anhänge (meine „Stacheln“) lang und von gleichmässiger

Dicke sein, entsprechend den Beobachtungen Quertons und Lugaros (fadenförmige Anhänge).*) In gewissen experimentell erzeugten Zuständen verkürzen sich diese Fortsätze, ändern ihre Form und werden birnenförmig, ja sie können ganz verschwinden und die Dendriten zeigen später ein moniliformes Verhalten. Über die Bedeutung dieser Veränderungen spricht sich van Gehuchten nicht aus und lässt es dahingestellt, ob sie der Ausdruck einer Degeneration oder einer physiologischen Kontraktion der Neurone sind.

Renaut⁷¹⁾ (Lyon) hat ebenfalls, wenn auch auf einem anderen Wege als Duval, auf Grund seiner Beobachtungen an der Retina (Ehrlichsche Methode) eine morphologische Erklärung der Tätigkeit und Ruhe gegeben. Nach Renaut sollen sich die Dendriten der Retina (plexiforme Schichten) im Niveau ihrer Varikositäten miteinander in Kontakt setzen, der Zustand der Ruhe soll sich durch eine schwache Entwicklung der Perlen oder dendritischen Kugeln vollziehen, während derjenige der Tätigkeit mit einer beträchtlichen Absorption von Materie in den genannten Varikositäten und mit entsprechender Verkürzung der Protoplasmafortsätze einhergeht.

Aus allen diesen, für und gegen die Theorie Duvals und verwandte Ansichten sprechenden Tatsachen und Gründen geht hervor, dass die Frage des Nervenamöboidismus weder im positiven noch im negativen Sinne als gelöst betrachtet werden kann. Im positiven Sinne nicht, weil alle morphologischen Veränderungen, auf welche die Hypothese sich stützt (Absorption von Stacheln, Varikositäten, Retraktion von Dendriten unter dem Einfluss von Narkoticis, von Ermüdung, Anämie usw.), nach der Versicherung von Soukhanoff und der Vermutung von van Gehuchten, als pathologische, von dem funktionellen Zustand unabhängige Veränderungen und sogar als Leichenerscheinungen gedeutet werden können. Ebenso wenig ist es erlaubt, die Hypothese definitiv abzulehnen, weil die negativen, gegen sie sprechenden Beobachtungen sich ausschliesslich auf die Dendriten

*) Dies ist eine Täuschung, die sich leicht vermeiden lässt, wenn man nur mit Apochr. 1,30 Zeiss absolut normale Präparate untersucht. In Wirklichkeit erscheinen im normalen Gehirn wie in allen Nervenzentren die Stacheln konstant birnenförmig, wie ich in meinen ersten Arbeiten über das Gehirn dargetan habe. Gleiche Bilder gibt die Ehrlichsche Methode.

beziehen, d. h. auf einen der Faktoren der Neuronartikulation, und die Nervenendverzweigung ausser acht lassen, an der möglicherweise während der normalen physiologischen Tätigkeit, dem Amöboidismus ähnliche Bewegungsphänomene sich abspielen.*) Man hat auch von der Untersuchung des Zellkörpers und der grossen Dendriten abgesehen, in deren Bereich gerade die Nervenprotoplasmakontakte (perizelluläre Körbe in Rückenmark, Kleinhirn, Medulla oblongata, Gehirn usw.) und die wichtigsten Transmissionen stattfinden, ohne einen anderen Grund für die Ausschliessung zu haben als die Schwierigkeit der Färbung; dadurch ist man in einen ähnlichen logischen Irrtum verfallen wie der berühmte Gall, der denjenigen Hirnwindungen, die der Palpation nicht zugänglich sind, die Bedeutung für die physiologische Lokalisation absprach.

Schliesslich sei bemerkt, dass trotz der Vorsicht, welche sie bei ihren als Gegenbeweis dienenden Untersuchungen haben obwalten lassen, weder Stefanowska noch Demoor, noch Soukhanoff verschiedene wichtige Fehlerquellen, auf die ich schon vor vielen Jahren vergeblich hingewiesen, hinreichend berücksichtigt haben, nämlich: 1. die Retraktion der Stacheln und der variköse Zustand der Dendriten sind der Ausdruck einer postmortalen Zellveränderung, die man konstant in normalen Präparaten nach Ehrlich und Golgi beobachtet, wenn die Fixierung langsam vor sich geht.**) 2. Aus demselben Grunde zeigen in dicken normalen Präparatstücken, die mit Chromsilber gefärbt sind, die zentralen Zonen immer Zellen ohne Stacheln und mit zahlreichen Varikositäten besät. 3. Wenn die Fixierung eine langsame und unvollkommene ist (langsame Methode nach Golgi), erscheinen die Stacheln nicht. 4. Endlich sind die Stacheln von mir gerade bei mit Chloroform getöteten Tieren entdeckt worden. Seit einer langen Reihe von Jahren pflege ich

*) A priori ist es wahrscheinlicher, dass der Sitz des Amöboidismus die Nervenverzweigungen sind, da zu ihnen hin die Stromentladung der Dendriten und des Zellkörpers gerichtet ist.

**) Wenn z. B. ein Gehirnpräparat nach Ehrlich eine halbe Stunde nach dem Beginn der Methylenblauwirkung fixiert wird, so sieht man noch viele Stacheln und von einem varikösen Zustand ist wenig zu merken; eine und eine halbe Stunde später fehlen vollständig die Stacheln und der perlartige Zustand des Protoplasmas tritt zutage.

die Tiere durch Narkotica zu töten und niemals konnte ich, in dünnen Stücken und bei schnellem Eindringen der Osmiumsäure, an den Neuronen Varikositäten oder andere Veränderungen finden, die nicht an durch Verbluten geendeten Tieren vorhanden wären.

Ich bin also kein Gegner der Duvalschen Auffassung; vielmehr hege ich für dieselbe grosse Sympathie, die wohl erklärlich ist, wenn man erwägt, dass der Nervenamöboismus nicht nur zu der Neurontheorie gut passt, sondern gewissermassen eine Konsequenz derselben ist; man erinnere sich an die amöboiden Erscheinungen der embryonalen Neurone. Jedoch halte ich auch dafür, dass der experimentelle Nachweis auf eine schlechte Grundlage aufgebaut worden ist, indem er von der von dem genannten berühmten Histologen vorgezeichneten Bahn abwich, welcher die motorischen Vorgänge in die Nervenendigungen und nicht in die Dendriten verlegte. Gegenwärtig muss man bekennen, dass selbst wenn eine strenge Kritik die von einigen Autoren angeführten Tatsachen der Retraktion der Dendriten zurückweisen sollte, dennoch die Möglichkeit der histologischen Erklärung des Schlafs, der Ablenkung, des Vergessens und anderer psychischer Phänomene bestehen bleiben und sich mit Glück verteidigen lassen wird, während bezüglich der gesamten Ausdehnung der Neuronverbindungen, d. h. bezüglich des Zellkörpers und der Dendriten, einerseits, und der Nervenverzweigungen andererseits, keine exakten und übereinstimmenden Beobachtungen erzielt wurden, d. h. Beobachtungen, in welchen die vollkommene Stabilität der Kontaktflächen während der verschiedenen, der Untersuchung zugänglichen physiologischen Zustände zutage treten möchte. Und trotz alledem dürfte ein skrupulöser Geist noch schwer widerlegbare Einwände finden, da es fast unmöglich scheint, Untersuchungen anzustellen, deren Bedingungen sich denen des normalen physiologischen Zustands nähern. Denn die Lage- und Formveränderungen der Neuronverzweigungen während des letzteren könnten flüchtige sein und verschwinden, wie es mit der Activität der Leukocythen vor deren Absterben der Fall ist.

Tanzis Hypothese über die Übungshypertrophie der Nervenbahnen.⁷²⁾ — „Ein Nervenstrom, der häufiger eine Neuronverbindung durchläuft, wird Überernährung der in gesteigertem Grade erregten Fasern bewirken und es wird, wie es bei den Muskeln der Fall ist,

eine Hypertrophie zustande kommen, welche sich in einem Längenwachstum der Neuronverzweigungen und demgemäss in einer Verminderung der Entfernungen der Kontaktflächen zu erkennen gibt. Da diese Zwischenräume die Widerstände darstellen, welche der Strom überwinden muss, so wird daraus folgen, dass die Leitungsfähigkeit des Nervensystems im umgekehrten Verhältnis zu den Zwischenräumen zwischen den Neuronen steht. Die Übung muss, indem sie diese Intervalle zu vermindern strebt, die Funktionsfähigkeit der Neurone erhöhen.“

Diese Theorie, die sich nicht auf hypothetische Momente, sondern auf die Tatsache der Neuronverbindungen stützt, hat, wie Soury bemerkt, den Vorteil, dass sie uns zeigt, wie die habituellen Vorgänge vermöge ihrer Wiederholung leicht und automatisch werden, und wie das, was wir bewusste und willkürliche Bewegung im Gegensatz zur reflektorischen nennen, in physisch-chemischer Beziehung von einem dem Nervenwellenstrom sich entgegengesetzten Widerstand abhängen könnte.

Lokalisation des intellektuellen und emotiven Doppelprozesses nach Lugaro.⁷³⁾ — Lugaro geht von der untrennbaren intellektuellen und emotiven Dualität einer jeden psychischen Tätigkeit aus. Er bezeichnet es als wahrscheinlich, dass das Phänomen des Erkennens zwischen den Neuronen zustande kommt, oder vielleicht in der Verbindung der Endigungen der zuleitenden Nervenfasern mit dem Körper und den Dendriten der Pyramiden, während das Phänomen des Affekts das Innere selbst des Neurons zum Substrat hat.

Der Prozess des Erkennens steht also in Beziehung zu den interneuronalen Verbindungen, die seit der Embryonalzeit durch den Mechanismus der Chemotaxis entstanden sind, so wie ich ihn für die Erklärung des Wachsens und der Artikulation der Neurone beim Embryo angegeben habe. Das Faktum selbst der Übertragung der Welle von einem Neuron zu einem andern würde auf chemische Vorgänge zurückzuführen sein; in der Tat, der Impuls erzeugt eine chemische Veränderung in den Nervenverzweigungen, die ihrerseits als physisch-chemischer Reiz auf das Protoplasma anderer Neurone wirkt und in ihnen neue Ströme schafft. Der Zustand des Bewusstseins dürfte gerade an die in den Neuronen durch die Nervenendigungen bewirkten chemischen Veränderungen gebunden sein, welche in jeder sensorischen Nervenver-

zweigung einen spezifischen und qualitativ verschiedenen Charakter besitzen.

Gründe, welche gegen oder für diese geistreiche Hypothese Lugaros sprechen, gibt es nicht. Dieselbe bleibt vorläufig mangels objektiver physiologischer Daten eine blosse Möglichkeit. Wir wollen jedoch bemerken, dass der Gefühlston, welcher unsere Wahrnehmungen und Gedanken begleitet, auch an die Tätigkeit anderer Bestandteile der grauen Substanz (Zellen mit kurzem Axenzylinder, Projektionszellen und -bahnen usw.) geknüpft sein könnte.

Meine Theorie der Entwicklung der interneuronalen Verbindungen.⁷⁴⁾ An verschiedenen Stellen meiner Arbeiten habe ich auf Grund der Entwicklungsgesetze der Neuronmorphologie einige Vermutungen ausgesprochen, um zu erklären, wie die Vervollkommnung gewisser psychischer Akte durch Übung, sowie die Originalität und Verschiedenheit der Talente, das logische Gedächtnis und selbst die Störungen der Assoziation zustande kommen.

Wir sahen eben, dass die Hypothese von Tanzi die Leichtigkeit und die Nicht-Bewusstheit gewisser psychischer Akte berücksichtigt, aber sie erklärt uns nicht die durch die Übung selbst geschaffenen ausserordentlichen Fähigkeiten, die nicht immer nur in der Erleichterung und Förderung des Schwierigen bestehen, sondern auch das Unmögliche erreichen lassen. Jedermann weiss, dass die Leistung eines Pianisten, eines Redners, eines Mathematikers, eines Philosophen usw. absolut unerreichbar ist für den ungebildeten Menschen, selbst wenn er Jahre lang durch geistige und Muskelarbeit der ungewohnten Tätigkeit sich anzupassen strebt und hierfür günstige organische Bedingungen vorliegen.

Um dieses wichtige Phänomen zu verstehen, muss man notwendigerweise annehmen, dass neben der Verstärkung der prästabilierten organischen Bahnen andere, neue auftauchen unter Verzweigung und progressivem Wachstum der Dendriten und Nervenendfasern. Unter dieser Voraussetzung hätte das erworbene Talent (wenn wir die Kapazität des Gehirns oder das organische Gedächtnis, die Menge der Neurone und andere Verhältnisse beiseite lassen, welche das Resultat ebenfalls beeinflussen müssen) zur Hauptbedingung die Existenz primärer und sekundärer kommemorativer Zentren mit zahlreichen und komplizierten Ver-

bindungen zwischen Neuronengruppen, die bei unkultivierten Gehirnen wenig oder gar nicht verbunden sind. Vermittelt solcher höherer Assoziation würde eine leichte sensorische Erregung, die Vorstellung eines Gedankens, kurz irgend ein Reiz, der im ungebildeten Gehirn nur gewöhnliche oder unlogische Assoziationen hervorruft, in hochgebildeten und impressionablen Köpfen unverhoffte Ideenkombinationen wecken, welche schematisch, aber naturgetreu positive Beziehungen der äusseren Wirklichkeit übersetzen und sich in allgemeinen und fruchtbaren Formeln verdichten und ausdrücken.

Diese Hypothese würde auch das logische Gedächtnis erklären, d. h. jene geordnete Verkettung und Einreihung der erworbenen Eindrücke, die sich nur mit vielem Aufwand von Aufmerksamkeit und Nachdenken und mittelst einer neuen Organisation der kommenerativen Zentren vollzieht; ebenso die Schöpfung architektonischer Systeme von Ideen oder komplizierter logischer Konstruktionen (philosophische, religiöse und politische Systeme und Bekenntnisse).

Die Beobachtungen und Gründe, welche dieser Hypothese zur Stütze dienen, sind:

1. Während der embryonalen Entwicklung verbreiten und verzweigen sich die Dendriten und Nervenäste progressiv und treten mit einer immer grösseren Zahl von Neuronen in Kontakt (siehe Histogenese der Medulla spinalis, Kap. XXI, Vol. I meines Werkes: Textur des Nervensystems [Spanisch]).

2. Es steht ebenfalls tatsächlich fest, dass der Zustand dieser Verbindungen erst nach einigen Entwürfen ein definitiver wird. Bevor die Fortsätze ihre Bestimmung erreichen und feste Verbindungen schaffen, schwinden zahlreiche Nebenäste, eine Art Probeverbindungen, deren Existenz die anfängliche bedeutende Veränderlichkeit der Zellverzweigungen beweist.

3. In einigen Fällen verirren sich die Fortsätze und schaffen anormale Verbindungen (intraepitheliale Äste usw.). Kürzlich habe ich bei einem wenige Tage alten Hunde Axenzylinder gefunden, die irrtümlich in den Ependymkanal und in Bahnen, die der Resorption verfallen, endeten.

4. Dieser Wachstumsvorgang der Fortsätze setzt sich nach der

Geburt fort; es besteht hinsichtlich der Länge und der Menge der sekundären und tertiären Neuronverzweigungen ein grosser Unterschied zwischen dem neugeborenen Kinde und dem Erwachsenen.

5. Es ist gleichfalls wahrscheinlich, dass diese Entwicklung in gewissen Zentren durch Übung sich steigert, hingegen in nicht kultivierten Rindengegenden stillsteht und rückschreitet.

6. Die Beobachtungen nach Nervendurchschneidungen beweisen, dass die peripheren Axenzylinder, die sensiblen wie die motorischen, zu wachsen und sich zu verzweigen vermögen, indem sie ihre Verbindungen mit der Haut und den Muskeln wiederherstellen und in etwas abweichender Weise organisieren.

7. Die Nervenpathologie kennt unzählige Fälle von Wiederherstellung der Funktion nach schweren Verletzungen differenzierter Rindenzentren (Wiederherstellung der artikulatorischen Sprache bei motorischer Aphasie, Verschwinden der Worttaubheit, Wiederauftreten der Sensibilität bei Apoplexie usw.). Diese Rückkehr zur Norm nach Zerstörung der Nervenfasern ist nur verständlich bei der Annahme, dass im Gehirn, wie an durchschnittenen Nerven, das gesunde Ende des Axenzylinders befähigt ist zu wachsen und neue Kollateralen auszusenden, welche durch die kranken Partien ihren Lauf nehmen und die Verbindung mit den gelösten Neuronen wiederherstellen. Sind letztere zerstört, so dürften die neugebildeten Äste anderen Nervenzellen zustreben und ihnen eine neue funktionelle Aufgabe zuweisen.

Die neuen Fortsätze verlaufen in der Richtung der Hauptnervenzellen oder in derjenigen der Zellverbindung, welche Gegenstand der wiederholten Willenserregungen ist. Diese Hypertrophie der Zellendigungen dürfte einhergehen mit einer gewissen aktiven Kongestion, welche das Nährmaterial liefert. Überdies könnte, wie ich in der Arbeit über die Histogenese des Rückenmarks auseinandergesetzt habe, der Vorgang des Wachsens sich unter die chemotaktischen Prozesse einreihen lassen.

Wenn die Annahme der Wachstums- und Verbindungsfähigkeit der Neurone beim Erwachsenen die Fähigkeit erklärt, uns anzupassen und unsere Vorstellungskomplexe zu variieren, so vermag die Aufhebung dieser Tätigkeit im Alter oder bei infolge Mangels geistiger Übung oder

aus anderen Gründen Ungebildeten in gewissem Grade die Starrheit der Überzeugungen, die Unanpassbarkeit an die sittliche Umgebung und sogar die Gewaltakte des Misoneismus unserem Verständnis näher zu bringen; und wenn aus mehr oder weniger pathologischen Gründen eine Lockerung der Verbindungen, Atrophie und Verkürzung der Fortsätze und partielle Dissoziation der commemorativen Systeme, eintritt, so wäre das Resultat die Amnesie, die Armut an Assoziationen, die geistige Untätigkeit und bei ernsteren Störungen die Imbezillität und der Wahnsinn. Und man könnte hinzufügen, dass, wenn beim Wahnsinn, in der Amnesie und im Senium die älteren Erinnerungen dauerhafter sind als die neueren, dies dadurch bedingt ist, dass die ursprünglich geschaffenen Assoziationsbahnen eine besonders grosse Festigkeit erreichten, weil ihre Bildung in die Zeit fällt, in welcher die plastische Energie der Neurone am stärksten ist.

Damit wird nicht ausgeschlossen, dass für die Erklärung der Anpassungs- und Regressionsphänomene noch andere Faktoren in Betracht kommen können, über deren Bedeutung sich heutzutage noch nichts Bestimmtes sagen lässt: wie die innerhalb des Protoplasmas (im Spongoplasma und in den Neurofibrillen) stattfindenden Veränderungen, der Stoffwechsel in den Zellen, der Reichtum an Zellen mit kurzem Axenzylinder, die Menge und Lage der Neurogliazellen in der grauen Substanz usw.

IV. STRUKTUR DER NERVENZELLEN DES GEHIRNS.

Membran. — Perizelluläre Netze von Golgi und Bethe. — Kern. — Nucleäre Kugeln. — Accessorische Körper. — Protoplasma. — Nissls Schollen. — Spongioplasma. — Kanäle von Golgi-Holmgren. — Neurofibrilläres Gerüst. — Neurofibrillen bei den Nagern. — Neurofibrillen beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren. — Verhalten der Neurofibrillen in den Fortsätzen der Neurone. — Kritik der Hypothesen Apathys und Bethes. — Physiologische Betrachtungen über die Neurofibrillen. — Normale und pathologische Variationen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. — Schlussfolgerungen.

Um diese Studien über die Struktur der menschlichen Gehirnrinde zu schliessen, erachte ich es für zweckmässig, einen Überblick über die feinere Anatomie des Pyramiden- oder psychischen Neurons, die in den letzten Jahren dank neuen Untersuchungsmethoden so weit fortgeschritten ist, zu geben und einige Betrachtungen über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Bestandteile des Protoplasmas anzufügen.

Die Pyramidenzelle setzt sich wie jedes andere Neuron aus folgenden Teilen zusammen: Membran, Kern und Protoplasma.

Membran. — Früher von mir⁷⁵⁾ bei den Riesenzellen des Lobus electricus von Torpedo nachgewiesen und von Renaut⁷⁶⁾ und anderen für verschiedene grosse Neuronentypen bestätigt, erscheint sie sehr deutlich an den starken multipolaren Zellen des Rückenmarkes und verlängerten Markes. An den Gehirnpyramiden ist sie jedoch wegen ihrer ausserordentlichen Zartheit schwer wahrzunehmen; sie wird hier mehr vermutet als dargestellt. Gleichwohl habe ich in Nisslpräparaten (Färbung mit Methylenblau und Erythrosin, Objektiv 1,40, 2 mill. Zeiss) einigemal ihre Differenzierung an den Riesenpyramiden in der Gestalt einer sehr feinen doppelten Kontur erreicht. Bei dieser dünnen Beschaffenheit lassen sich ihre Eigentümlichkeiten schwer bestimmen; indess könnte

man sie bezeichnen als bestehend aus einer hyalinen, elastischen Masse, die aussen glatt, innen mit stachelartigen Fortsätzen versehen ist; letztere sind nichts anderes als Trabekeln des darunterliegenden Spongioplasmas.

Diese sehr dünne Membran umgiebt auch den Axenzylinder und die Dendriten; hier verfeinert sie sich wahrscheinlich noch weiter.

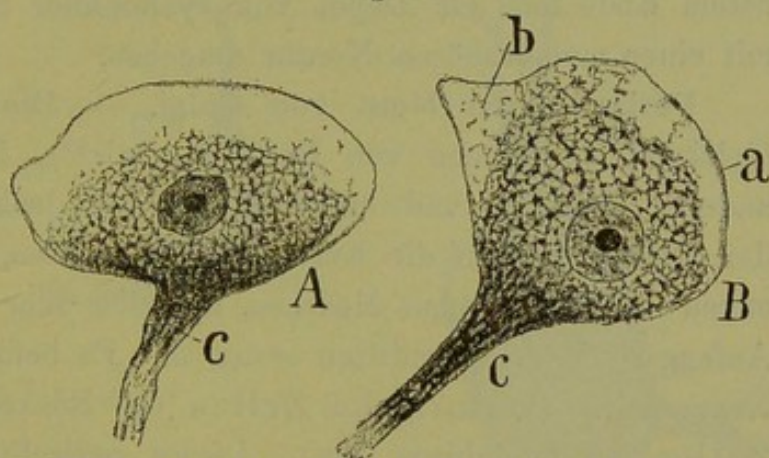
Bestimmter als durch die direkte Beobachtung wird ihre Existenz erwiesen durch den Widerstand, welchen die Zellkontur dem Strom der intraprotoplasmatischen Flüssigkeit bietet. Ich führe zu diesem Zweck zwei Tatsachen an, welche durch die Beobachtung leicht zu bestätigen sind.

Sehr häufig, wenn die Gehirnzellen in absolutem Alkohol fixiert sind, verschieben sich die chromatischen Granulationen des Protoplasmas vom Scheitel bis zur Basis der Zelle, angetrieben durch die Vehemenz der endosmotischen Ströme, und bilden an dem unteren Rande der Zelle eine

basophile, fast homogen färbbare Masse, welche in ihrer Bewegung nach der Tiefe durch ein festes und kontinuierliches Hindernis aufgehalten worden ist; dies kann nichts anderes sein als die Membran.

Ausser dieser Erscheinung, über deren Bedeutung ich in meinem grossen Werke über die Nervenzentren⁷⁷⁾ einiges bemerkt habe, giebt es noch eine nicht weniger wichtige, die in einer Arbeit über die Wirkung des Methylenblau auf die Zellen der plexiformen Schicht des Gehirns⁷⁸⁾ beschrieben ist. Bekanntlich bilden unter dem Einflusse der Luft und anderer Momente die mit der Ehrlichschen Methode gefärbten Dendriten starke Varikositäten, und es entsteht innerhalb jeder einzelnen Verdickung eine beträchtliche Anhäufung cyanophiler Substanz neben einer durchsichtigen Vakuole. Wenn die Spannung der Flüssigkeit der

Fig. 21.



Zellen des zentralen oder vorderen Kerns des Nervus acusticus.
Nissls Methode.

a, Membran; c, chromatische Substanz, in den tiefen Teil der Zelle zurückgedrängt und durch die Membran festgehalten.

Varikosität eine mässige ist, so ist ihre Kontur glatt und die Membran giebt nicht nach; aber sobald der innere Druck sich steigert, so berstet die Peripherie der Varikosität, und die cyanophile Masse ergiesst sich nach aussen und durchtränkt die benachbarten Nerventeile. Dieses eigenartige Phänomen, das ich als Cyanophilorrhagie bezeichnet habe, verbunden mit dem Auftreten einer kleinen Öffnung oder Unterbrechung in der Kontur der erwähnten Verdickung, beweist die Gegenwart eines dünnen und elastischen Häutchens in der Umgebung der Dendriten, das durch die Gewalt der oberflächlichen Spannung zerriss. Meines Erachtens sind die Kollateralstacheln der Dendriten, an deren abgerundetem Ende man ein Depot von cyanophiler Substanz sieht, ebenfalls mit einer membranösen Kontur umgeben.

Perizelluläres Netz von Golgi. — Die Untersuchungen dieses Gelehrten⁷⁹⁾, welche von Bethe⁸⁰⁾, mir⁸¹⁾, Donaggio⁸²⁾, Meyer und anderen bestätigt und erweitert wurden, lenkten die Aufmerksamkeit der Neurologen auf die Existenz eines dichten, abgeflachten Netzes mit engen und fast runden Maschen, das sich über den Zellkörper und das Anfangsstück der Dendriten erstreckt. Es befindet sich an den grossen Nervenzellen (motorische Zellen des Rückenmarks, Purkinjesche Zellen des Kleinhirns usw.). Dieses perizelluläre Netz wurde zuerst mit der modifizierten Golgischen Methode, später mit der Betheschen Neurofibrillenmethode und zuletzt mit der von Donaggio (verdünnte Methylenblaulösung) dargestellt.

Ich selbst*) habe schon vor Golgi dieses Netz an den Gehirn-

*) Sämtliche Autoren schreiben Golgi die Entdeckung dieses oberflächlichen Netzes zu. Ich will nicht leugnen, dass wir ihm die erste exakte Beschreibung dieser perizellulären Einrichtung verdanken. Aber die anatomische Tatsache war schon ein Jahr vor Golgi von mir mitgeteilt worden, was der Leser aus folgender Stelle meiner Arbeit über die Gehirnzellen mit kurzem Axenzylinder ersehen kann: „Manchmal (es ist die Rede von der Technik der Ehrlichschen Methode beim Gehirn) lagert sich das Methylenblau nicht mehr an der Oberfläche (Fixierung nach Bethe) der Zellen ab; es erscheint eine blaue, mit hellen Vakuolen besäte Membran. Dieses retikuläre Aussehen ist oft sehr schön an den Pyramidenzellen, die mittelst Befeuchtung frischer senkrechter Schnitte gefärbt sind. Ich wage jedoch ohne weitere Untersuchungen nicht daraus auf eine fibrilläre und retikuläre Struktur der feinen Decke der Nervenzellen zu schliessen.“ Man ersieht also, dass die Netzbildung schon von mir im Jahre 1897 gesehen worden ist; nur

zellen beobachtet. Aber erst 1898, nach der Veröffentlichung der Arbeiten von Golgi und Bethe, gab ich eine genaue Beschreibung dieser Einrichtung, wie sie sich im Katzengehirn mit der Ehrlichschen Methode darstellen lässt.

Man sieht in Fig. 22 die dünnen und homogenen Trabekel, die engen, meist abgerundeten oder ovalen Maschen und hier und da einen Stachel, der im rechten Winkel aus dem Netz entspringt und in geringer Entfernung spitz endet. Im Anfangsteil der Dendriten verblasen und verschwinden die Trabekel allmählich.

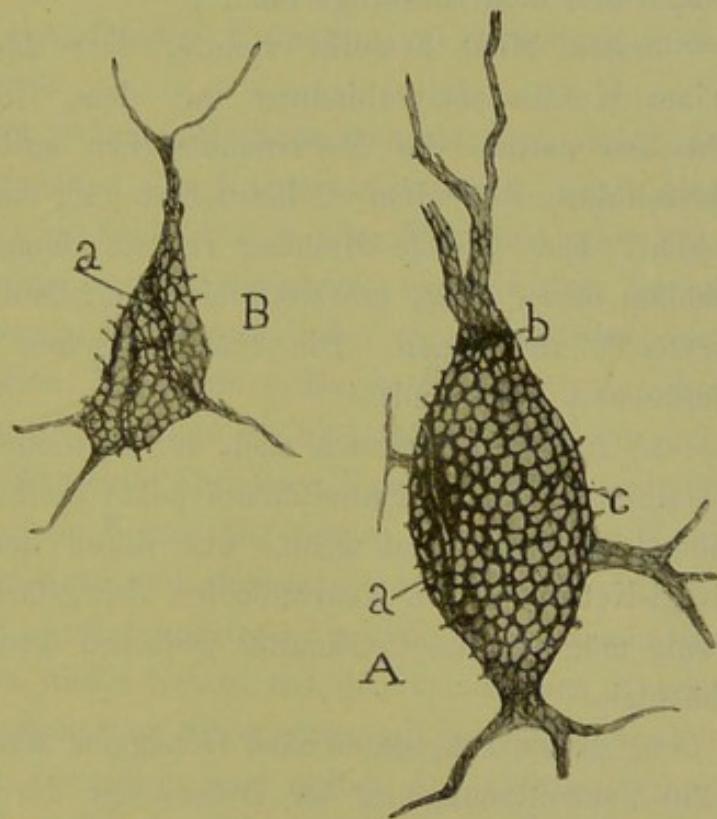
Diese Netze zeigen sich nicht an allen Zellen, sondern an denen, welche, weil sehr stark von dem Methylenblau ergriffen, vielleicht gerade im Moment der Injektion des Reagens abgestorben sind. Bei meinen Präparaten gehört die Mehrzahl der Zellen, welche das Golgi-Netz zeigen, ausschließlich dem Typus

mit kurzem Axenzylinder an (vereinzelt auch der Kategorie mit aufsteigendem Axenzylinder).

In den letzten Jahren haben Bethe⁸³⁾, Nissl⁸⁴⁾ und Meyer⁸⁵⁾, der Ansicht Golgis, der meinigen wie derjenigen Donaggios und Helds widersprechend, behauptet, dass das genannte perizelluläre Netz eine

war ich damals über ihre Bedeutung im Zweifel. Siehe: Die Zellen mit kurzem Axenzylinder der Molekularschicht des Gehirns. Rev. trim. micrograph. Tom. II, 1897.

Fig. 22.



Zellen mit kurzem Axenzylinder aus dem Gehirn der ausgewachsenen Katze.

Perizelluläres Netz nach der Ehrlichschen Methode gefärbt; Fixierung nach Bethe.

terminale Anordnung der Nervenverzweigungen darstellt, d. h. die Nervenester, welche ich vor einiger Zeit gefunden habe, und die nicht geflechtartig sein sollen, wie wir alle glauben, sondern geradezu retikuliert. Bethe nimmt ausserdem an, allerdings in hypothetischer Form und mit vielen Reserven, dass die Knoten des erwähnten Reticulums mit den Neurofibrillen des Inneren des Protoplasmas verknüpft sind, eine Ansicht, die ich auch an den von dem Strassburger Physiologen gefertigten Präparaten nicht bestätigt fand.*)

Schon Held bemerkt richtig, dass die Nervenverzweigungen in keiner Kontinuitätsverbindung mit dem Golgi-Netz⁸⁶⁾ stehen, dessen Maschen gerade die Nervenendästchen enthalten; er neigt dazu, das perizelluläre Reticulum zu betrachten „als einen Abkömmling der Neuroglia“. Eine gleiche Meinung vertritt Donaggio⁸⁷⁾. Meine sorgfältigen Studien dieser Frage gestatten mir ebenfalls die nervöse Natur des Golgi-Netzes⁸⁸⁾ abzulehnen. Die Haupttatsachen gegen die Hypothese von Bethe und Nissl sind:

a) In den Präparaten nach der Methode von Bethe (Verfahren mit Toluidinblau und Ammoniummolybdat) erscheinen die Nervenendzweige niemals gefärbt. Und wenn, was selten der Fall ist, gleichzeitig die Golgi-Netze und die Neurofibrillen sich gefärbt zeigen, so ist es ebenso wenig möglich, die Continuität zwischen diesen beiden Gebilden zu beobachten.

b) In den Präparaten nach Donaggios Methode, welche eine beträchtliche Vervollkommnung der Betheschen darstellt, erscheinen die Golgi-Netze ebenfalls unabhängig von den Neurofibrillen und Nervenendfasern.

c) Sehr gute Präparate, die ich mit der Ehrlichschen Methode angefertigt habe (Fixation mit Ammoniummolybdat, voraufgehende Injektion von konzentrierter Lösung von Methylenblau), und wobei die Golgi-Netze dunkelblau erschienen, zeigten ebensowenig eine Kontinuität zwischen diesem Netz und den Nervenendverzweigungen, die anderseits sich nie im Gehirn färben. Und wengleich Meyer unter Anwendung eines

*) Nachdem Bethe die Liebenswürdigkeit hatte, mir einige gute Präparate seiner Methode zu senden, habe ich mich davon überzeugt, dass seine Beschreibung der Verbindungen der Neurofibrillen mit dem oberflächlichen Netze völlig der objektiven Grundlage entbehrt.

dem meinigen sehr ähnlichen Verfahrens diese Verbindungen beschrieben hat, so braucht man nur seine Figuren zu prüfen, um zu verstehen, dass dieser Forscher als zum Netz leitende Nervenfasern einen jener ausstrahlenden Stacheln angesehen hat, die von mir beobachtet und von Donaggio und Held in gleicher Weise bestätigt worden sind; Stacheln, die, wir wiederholen, keine Kontinuitätsverbindung mit Nervenendverzweigungen besitzen. Ich füge noch hinzu, dass die genau nach dem Verfahren von S. Meyer ausgeführten Präparate im Einzelnen nicht mehr zeigen als meine eigenen.

d) Die Golgi-Netze, mit welcher Methode man sie auch färbe, erinnern in nichts an das Aussehen der Nervenendnester, d. h. sie sind nicht granuliert noch besitzen sie Varikositäten oder Vakuolen oder Einschnürungen oder fadenförmige Verschmälerungen, noch endlich irgend eines der den Endverzweigungen der Axenzylinder eigentümlichen morphologischen und strukturellen Merkmale. Dagegen zeigen sie eine grosse Regelmässigkeit der Anordnung und ein hyalines Aussehen, das sich ganz und gar mit dem der Fäden eines fibrinösen Netzes vergleichen lässt.

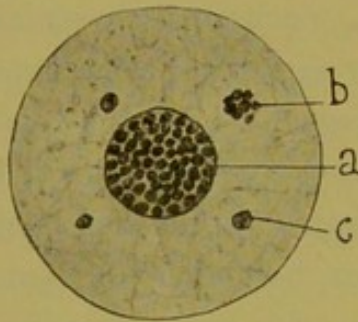
e) Endlich spricht gegen die Vermutung Bethes bezüglich der Kontinuität zwischen dem Golgi-Netz und den intra- oder extraprotoplasmatischen Neurofibrillen ein absolut konstanter negativer Umstand: die Unmöglichkeit, die Trabekeln dieses Netzes mit den spezifischen Neurofibrillen-Methoden, wie mit reduziertem Silbernitrat, mit der Bielschowsky'schen, der Rossischen, der Jorisschen und selbst der Donaggioschen Formel für die Neurofibrillen zu färben. Sehr bemerkenswert ist es, dass mein Verfahren, das einzige der neurofibrillären Methoden, das die Färbung zahlreicher perizellulärer Nervenverzweigungen gestattet (von welchen sie ebenso schöne und schönere Transparentbilder als die bei der Golgi-Methode gefertigten ermöglicht), weder schwach noch stark das perisomatische Netz des Gelehrten von Pavia färbt.

Schlussfolgerung: Wenn es nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens auch nicht möglich ist, eine bestimmte Ansicht über die Bedeutung der Golgi-Netze auszusprechen, so neige ich doch auf Grund einer Reihe von Umständen, die wir hier nicht weiter ausführen können, dazu, sie als das Resultat einer postmortalen Koagulation anzusehen, die an irgendeinem Proteinstoff des perizellulären Raumes und der

interdendritischen Räume der grauen Substanz durch die fixierenden Agentien bewirkt wurde. Dies soll kein dogmatischer und endgültiger Lehrsatz sein, und andere Hypothesen sind daher nicht ausgeschlossen; unter diesen würden wir, wenn es eines Tages die Präexistenz des erwähnten Reticulums nachzuweisen gelingen sollte, derjenigen den Vorzug geben, welche ihm eine Rolle als Konduktor und die Aufgabe zuschreibt, durch bestimmte Stellen der Membran die durch die Nervenendverzweigungen zugeführten Ströme zum Zellkörper passieren zu lassen. Aber für jetzt sind wir noch weit von dem Nachweis entfernt, dass diese Nester (die sicherlich etwas denen ähneln, welche die Betsche Methode im Innern der Kapillaren und

in der weissen Substanz färbt) im Leben vorhanden sind.

Fig. 23.



Kern einer grossen (Strang-) Nervenzelle des einige Tage alten Kaninchens.

a, Kernkugelchen; b, überzähliger Nucleolus; c, accessorischer Körper.

Der Kern. Bekanntlich liegt bei den Gehirnpyramiden der Kern oft in dem Zentrum des Protoplasmas und ist kuglig, ovoid und selbst dreieckig mit gebogenen Winkeln. Sein Umfang steht in keinem bestimmten Verhältnis zu dem des Zellkörpers. So füllt der Kern fast den ganzen Körper bei den kleinen Pyramiden und den Körnern, deren Protoplasma spärlich ist, während er bei den Riesenpyramiden nur einen Teil desselben einnimmt, es sei denn, dass sein absoluter Umfang hinreichend gross ist.

Hinlänglich erforscht sind die Bestandteile des Kerns der Nervenzelle, um hierbei länger zu verweilen. Wir wollen daher nicht sprechen von der Membran, dem blassen, intranukleären Netz, dem Kernsaft, deren Eigenschaften anscheinend von den entsprechenden Teilen anderer Gewebelemente nicht verschieden sind. Ich erwähne hier nur den Nucleolus und die accessorischen Körper, bezüglich deren die Silbernitratmethode einige nicht uninteressante Aufschlüsse gibt.

Untersucht man die Kerne an Präparaten, die mit basischen Anilinfarben*) oder in Mischungen dieser mit sauren gefärbt sind, so be-

*) Die Untersuchungen von Levi⁹⁶⁾, Lenhossek⁹⁷⁾ und andern haben gezeigt, dass die Substanz, aus welcher der Nucleolus zusammengesetzt ist, nicht eigentlich

merkt man, dass bei der Mehrzahl der Neurone des menschlichen Gehirns der Nucleolus nur einfach vertreten, kuglig und homogen gefärbt ist. Jedoch bei den kleinen Pyramiden, den Körnern und manchen Zellen anscheinend mit kurzem Axenzylinder kommen auch zwei, selten drei Nucleoli vor. Diese Mehrheit des Nucleolus zeigt sich besonders beim Kaninchen und der Maus, bei denen man nicht selten zwei Nucleoli auch in den Riesenpyramiden findet. Gewöhnlich ist bei dem Vorhandensein von zwei oder drei Nucleoli einer grösser als die andern.

Es ist unmöglich, die Textur der Nucleoli in solchen Präparaten zu bestimmen. Nur ab und zu hebt sich eine etwas ungleichmässige Kontur ab, und vereinzelt findet sich in der basiphilen Masse eine Vakuole. Silbernitratpräparate dagegen zeigen mit grosser Klarheit, dass der Nucleolus ein Aggregat von durch eine homogene, intergranuläre Substanz voneinander getrennten, Mikrokokken ähnlichen Kügelchen ist. Wahrscheinlich stellt jedes dieser Kügelchen, die sich dunkelkaffeebraun oder gelblichrot färben, ein Chromatinstäbchen oder ein Chromosoma der gewöhnlichen Zellen dar (Fig. 23).

Zahl und Volumen der Nucleolus-Kügelchen variieren sehr nach den Tieren und der Grösse des Nucleolus. Bei den grossen Pyramiden des Menschen sind die nukleolären Körner sehr zart und sehr zahlreich, vielleicht 25 bis 30. Mit der Verminderung des Volums der Zelle verringert sich die Menge der Kügelchen, und zwar bis zu 4 oder 6 (bei den kleinen Pyramiden), während gleichzeitig der Durchmesser etwas zunimmt. Wie schon bemerkt, ist es die Regel, dass sämtliche Granula eine einzige Masse bilden. Die gleichen Verhältnisse finden sich beim Hund und Affen.

Bei den kleinen Säugetieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus etc.) sind die Kügelchen grösser und weniger zahlreich. Bei den grossen Pyramiden sind es vielleicht nicht mehr als 12 bis 14, und bei den kleinen Zellen der zweiten Schicht enthält der grösste Nucleolus selten vier Körner.

das Nuklein ist, sondern ein besonderer Stoff, der sich ebenso mit den basischen Anilinfarben wie mit sauren färbt. Nach Levi soll sich in der Umgebung des Nucleolus eine Rinde oder Bedachung befinden, die von einer rein basiphilen und für das Methylengrün der Biondischen Flüssigkeit empfänglichen Substanz gebildet ist. Im menschlichen Gehirn vermochte ich diese rein basiphile Decke nicht zu finden.

Die kleinsten Nucleoli endlich bestehen nur aus einem oder zwei fast nie völlig regulären Kügelchen. Ich habe schon gesagt, dass bei diesen Tieren in der Regel zwei oder drei Nucleoli vorhanden sind. Zum Vergleich stelle ich in Fig. 29 die basiphilen Granula dar, welche das Silbernitrat in den Neurogliazellen färbt; es sind ihrer 4 bis 6, sehr zart und über den ganzen Kernsaft verstreut, und sie bilden niemals Konglomerate.

Übrigens wurden diese eigentümlichen Kugeln des Nucleolus schon von Ruzicka⁸⁹⁾ an einigen sensiblen Ganglienzellen mittelst eines besonderen Methylenblauverfahrens gefärbt. Auch Holmgren⁹⁰⁾ hat sie an den Nervenzellen von *Acanthias* nachgewiesen. Meine Beobachtungen an Säugetieren, Reptilien und Vögeln⁹¹⁾ sowie diejenigen Tellos⁹²⁾ bestätigen die Allgemeinheit der Einrichtung, deren Wichtigkeit niemand leugnen kann. Ich bemerkte bereits, dass zwischen den Kügelchen eine besondere homogene Substanz liegt, mittelst deren sie einen abgerundeten Haufen bilden. Diese hyaline Substanz hält das Silber sehr schwach fest und färbt sich gelb oder strohgelb und zwar immer intensiver als der Kernsaft.

Accessorische Körper. Neben dem Nucleolus färbt das Silbernitrat (bei Alkoholfixierung) oft einige Kügelchen, die gewöhnlich grösser als die nukleolären und unregelmässig im Kernsaft verstreut sind. Diese Körner färben sich stärker als die Nucleoli in den zuvor mit Alkohol fixierten Präparaten, im Gegensatz zu dem Verhalten in den ausschliesslich mit Silbernitrat behandelten, in welchen sie blass erscheinen und gelb oder dunkelgrau gefärbt sind. Sind die Zellen voluminös, so fehlen die accessorischen Körper, was wahrscheinlich nicht durch ihren wirklichen Mangel bedingt ist, sondern durch das erschwerte Eindringen des Silberreagens.

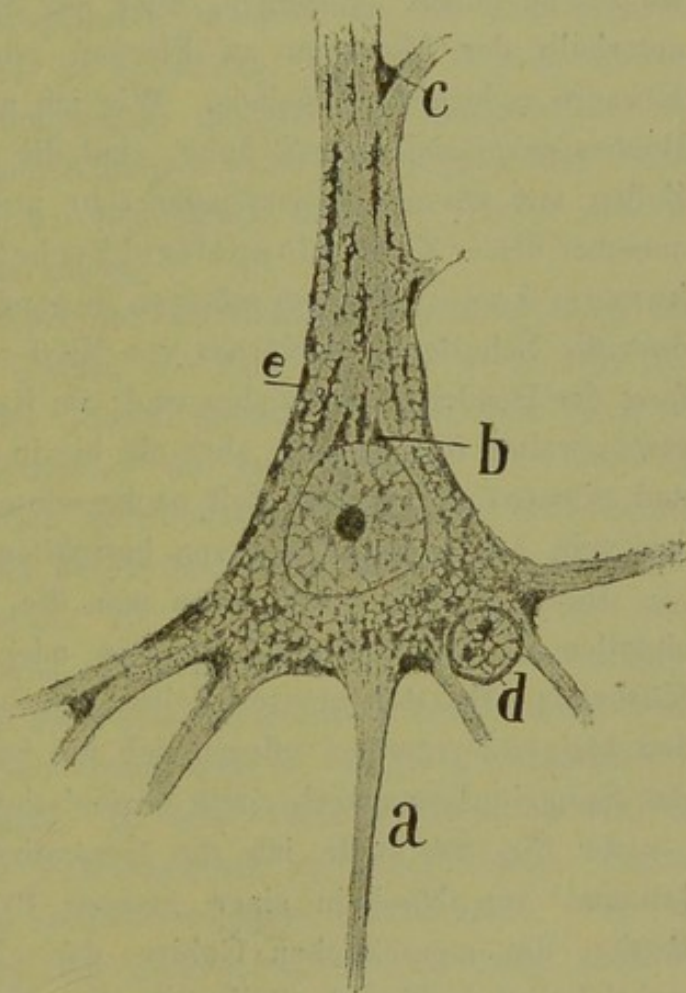
Über die Bedeutung dieser Körper wissen wir nichts; ihre Zahl, Grösse und Verteilungsart wechseln sehr bei den verschiedenen Neuron-typen und den verschiedenen Tieren. Sicher scheint nur, dass ihre chemische Zusammensetzung eine andere ist als die der Nucleoli. Ausser den schon erwähnten Unterschieden der Färbung bei Silbernitrat widerstehen die accessorischen Körper der Einwirkung von Ammoniakformol und Ammoniakalkohol, welche die nukleolären Kügelchen verändern und

sogar aufzulösen vermögen. Vielleicht entsprechen diese Körner den nukleären Bioblasten von Altmann, acidophilen Granulationen, welche von Held⁹³⁾ und Levi⁹⁴⁾ bei den Nervenzellen bestätigt wurden. Hingegen ähneln sie in keiner Beziehung den grossen acidophilen Kugeln (paranukleären Körperchen), welche Marinesco⁹⁵⁾ unter Anwendung der Romanowskyschen Methode in den Kernen der Substantia nigra und des Locus coeruleus entdeckt hat, deren einer bis zwei vorhanden sind und deren Durchmesser grösser sein kann als der des Nucleolus.

Weniger klar und bestimmt als die nukleolären Körner und die accessori-schen Körper färbt Silber-nitrat manchmal in gelblichem oder rötlichem Tone andere Körner, die zahlreicher sind als die vorhergehenden und oft längs der blassen Trabekeln des nukleären Netzes zu unregelmässigen Reihen und Haufen angeordnet sind. Zwischen ihnen scheint eine fein granulierte Masse, vermutlich ein Proteinniederschlag, zu existieren. Sind diese blassen Kügelchen vielleicht die Oedematinkörner von Reinke?

Das Protoplasma. Das Protoplasma der Gehirnpyramiden umfasst wie bei jedem Neuron folgende Bestandteile: die Nissl-Schollen, die Kanäle von Golgi-Holmgren, das Spongionplasma, das Pigment und das Neurofibrillärnetz.

Fig. 24.



Riesenpyramide der motorischen Region des erwachsenen Menschen.

a, Axenzylinder; b, supranucleäre Spindeln; d, Neurogliazelle; e, basiphile oberflächliche Granulation.

Schollen und Körner von Nissl. Diese seit den Arbeiten von Nissl wohlbekanntes, von allen Neurologen bestätigtes Gebilde sind in den Gehirnpyramiden viel weniger deutlich als in den grossen Zellen des Rückenmarks, des verlängerten Markes und des Kleinhirns. Trotzdem kann man sie an allen Pyramiden, selbst den kleinsten, beobachten, wo sie zu feinen, basiphilen, über das Spongionplasma verstreuten und unterhalb der Membran zu Flecken oder kleinen Haufen vereinten Körnern reduziert erscheinen. Wie ich an verschiedenen Stellen dieses Buches auseinandergesetzt habe, sind die Körnerzellen wie die kleinen Zellen mit kurzem Axenzylinder sehr arm an Nissl-Granulationen, bei mancher dieser Zellen (doppeltgebüschelte Zellen, Zwergzellen mit kurzem Axenzylinder) scheinen sie ganz zu fehlen. Ich erinnere daran, dass die Schollen und Körner von Nissl nur im Zellkörper und im Anfang der Dendriten vorhanden sind; im Radiärschaft setzen sie sich noch etwas weiter fort, reichen aber nie bis in das Endbüschel. Wie Schaffer und Simarro vor einiger Zeit nachgewiesen haben, ist der Axenzylinder wie sein Anfangskegel frei von basiphilen Granulationen.

Ihrem Umfang nach kann man die basiphilen Nisslschen Gebilde einteilen in chromatophile Spindeln oder Schollen und in verstreute Körnchen. Bei den grossen Zellen beobachtet man beide Formen; bei den kleinen Pyramiden pflegen sich nur basiphile, fast gleichförmig über das Spongionplasma verbreitete Granulationen zu finden.

In Fig. 24 stelle ich die Gesamtheit der Schollen und Granulationen von Nissl in einer grossen Pyramide aus der motorischen Region des menschlichen Gehirns dar. Man sieht, dass die Spindeln und Schollen bestimmte Stellen des Spongionplasmas bevorzugen, die, wie wir später sehen werden, mit den Punkten korrespondieren, wo keine Neurofibrillen existieren oder das Neurofibrillennetz schwach und arm an Fäden ist. Bei der Untersuchung mit einer guten apochromatischen Linse erscheint jede Scholle in Gestalt einer fein granulierten lanzettförmigen oder polygonalen Masse, die mit Stacheln besetzt ist. An diese heften sich die blassen Trabekeln des Spongionplasmas. Wie ich⁹⁸⁾ vor einiger Zeit dargetan habe, ist das Innere der Spindel nicht massiv, sondern beherbergt eine Unzahl feiner Vakuolen, deren Scheidewände Trabekeln des Spongionplasmas darstellen. Letztere sind unter sich ver-

wickelt und fast verschmolzen durch die Ablagerung der basiphilen Körner. Bekanntlich verkürzen sich diese in den Dendriten sehr verlängerten Spindeln an der Peripherie des Körpers und nehmen in der Nähe des Kerns jenes Aussehen unregelmässiger Mosaikstücke an, das von Lenhossek mit den Flecken des Tigerfells verglichen hat (Tigroidsubstanz). Zwischen den grossen und konstanten Schollen ist die kegelförmige supranukleäre Kapuze (Fig. 24) zu erwähnen, und die in dem spitzen Winkel der dendritischen Dichotomien gelegenen dreieckigen Massen. Auch pflegen dicke Flecken und Klumpen unter der Zellmembran nicht zu fehlen: die einzige Stelle, wo bedeutende basiphile Haufen sich in den mittelgrossen Nervenzellen zeigen.

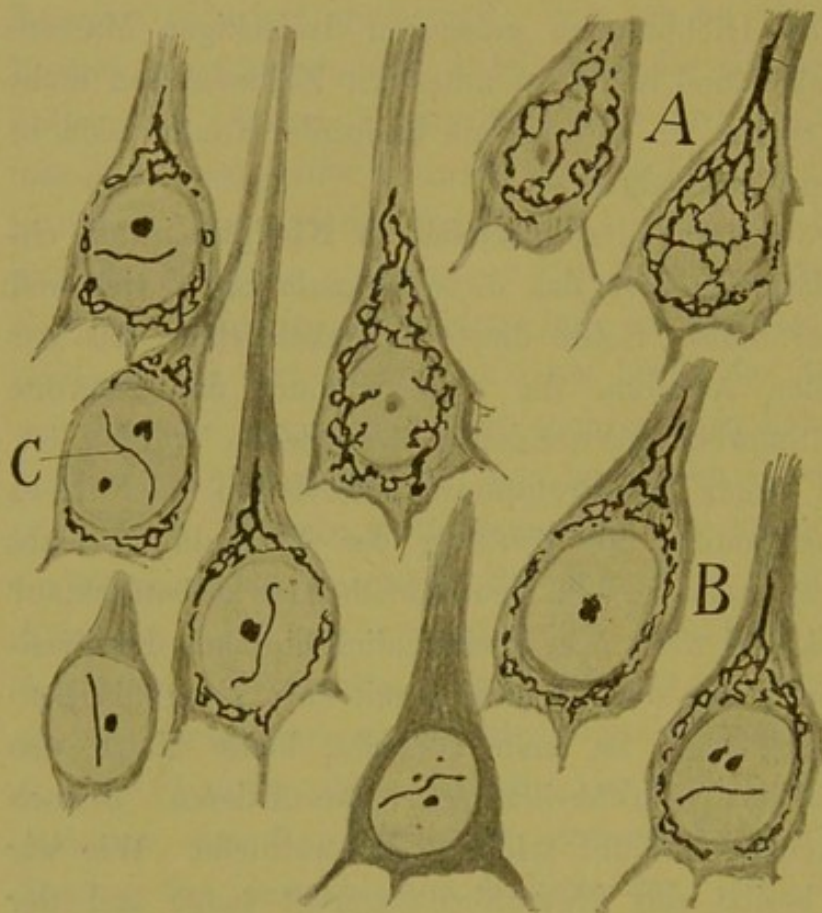
Zwischen den Chromatinschollen erscheint in Nisslpräparaten ein blasses, deutlich retikuliertes Gerüst, das diese Granula unter sich und mit der Zellmembran verbindet. Sollte dieses Trabekelsystem, das vor einigen Jahren von allen Autoren, die zum Studium der Neurone basische und saure Anilinfarben verwendeten, beschrieben worden ist, vielleicht ein wirkliches Organ des Protoplasmas darstellen, oder ist es vielmehr als ein Kunstprodukt, als Wirkung der Koagulation eines Eiweisskörpers des Neuroplasmas an dem Neurofibrillärnetz zu betrachten?

Auf den ersten Blick und wenn man oberflächlich ein nach der Nissl-Methode gefärbtes Präparat mit einem anderen mit einer Neurofibrillenmethode behandelten vergleicht, ist man versucht, beide Netze, das spongioplasmatische und das neurofibrilläre, zu identifizieren. Jedoch eine sorgfältige Untersuchung enthüllt wichtige Unterschiede. Wie wir später sehen werden, besitzt das Neurofibrillengerüst lange und der Länge nach zu Bündeln angeordnete Fäden, welche in Nissl-Präparaten gänzlich fehlen. Diese besitzen dagegen ein System kurzer anastomosierender Trabekeln, welche sowohl an der Kernmembran wie an der Zellmembran befestigt sind, Trabekeln, von denen man an Zellen, deren Neurofibrillen gefärbt sind, keine Spur sieht.

Ausserdem habe ich an den grossen Zellen des Rückenmarks, dessen Neurofibrillengerüst durch Silbernitrat gefärbt wurde, mehr als einmal ein System von blass gefärbten Platten oder Wänden gesehen, welche durch eine Art Schwamm hyaliner Substanz gebildet wurden, in deren Innerm, wie von einer Mauer eingefasst, die Neurofibrillen liegen.

Schliesslich nehmen bei vielen Zellen von Wirbeltieren und namentlich von wirbellosen Tieren (besonders bei *Hirudo*) die Neurofibrillen nur ein beschränktes Feld des Protoplasmas ein, und es bleiben grosse, mit einer blassen Substanz gefüllte Zwischenräume, in denen nur undeutlich ein Netzwerk von Bälkchen zum Vorschein kommt. Etwas Analoges ist

Fig. 25.



Golgi-Holmgrensche Kanäle der Pyramidenzellen des Gehirns eines ausgewachsenen Kaninchens.

A, Netz, Oberflächenansicht; B, Netz, äquatoriell betrachtet; C, Cristalloidstäbchen des Kerns.

der Fall bei den früh-embryonalen sensiblen Zellen der Säugetiere. Auf Grund aller dieser Beobachtungen neige ich zu der Annahme, dass ausser dem Neurofibrillennetz ein System von Platten oder kurzen Trabekeln existiert, das von einer für die Neurofibrillenmethoden wie für die basischen Anilinfarben unfärbbaren Substanz gebildet wird. In diesem Spongioplasma dürften die Neurofibrillen und die Chromatinspindeln enthalten sein. Es ist auch möglich, dass der Einfluss der koagulierenden Reagentien dieses blasse Gerüst kompliziert und verdeckt, indem zu einer präexistierenden Einrichtung künstliche, post mortem entstandene Proteinablagerungen treten. Übrigens erfordert dieser Punkt erneute Untersuchungen.

Golgi-Holmgrensche Kanäle. Als Golgi^{99, 100}) vor einigen Jahren seine etwas modifizierte Methode auf die Untersuchung der Ganglien-

Etwas Analoges ist der Fall bei den früh-embryonalen sensiblen Zellen der Säugetiere.

Auf Grund aller dieser Beobachtungen neige ich zu der Annahme, dass ausser dem Neurofibrillennetz ein System von Platten oder kurzen Trabekeln existiert, das von einer für die Neurofibrillenmethoden wie für die basischen Anilinfarben unfärbbaren Substanz gebildet wird. In diesem Spongioplasma dürften die Neurofibrillen und die Chromatinspindeln enthalten sein. Es ist auch möglich, dass der Einfluss der koagulierenden

zellen des Rückenmarks anwandte, fand er in deren Protoplasma und in der Nähe des Kerns einen netzartigen, von kurzen, soliden Trabekeln gebildeten Kranz. Diese Trabekeln waren unabhängig vom Spongionplasma und ohne Beziehung zu dem Kern noch zur Zellmembran. Dieses eigentümliche System von anastomosierten Trabekeln, das er inneren Netzapparat nannte, wurde an verschiedenen nervösen und drüsigen Typen von Veratti, Sala und Negri bestätigt.

In den letzten Jahren aber hat sich dank den Beobachtungen von Holmgren^{90, 101}), Retzius¹⁰²) und Studnicka¹⁰³) die Ansicht über das erwähnte Netz geändert, und es überwiegt die Idee, dass der interessante von Golgi entdeckte Apparat nichts anderes ist als ein System von inneren Höhlen oder Röhren, die mit nutritiver Flüssigkeit gefüllt sind und vielleicht mit den äussern Plasmaräumen in kontinuierlicher Verbindung stehen. Holmgren, der diesem Punkte eine besondere Aufmerksamkeit und zahlreiche Arbeiten gewidmet hat, fügt noch eine Auffassung hinzu, die bis jetzt wenigstens für die Mehrzahl der Nervenzellen noch keine Bestätigung gefunden hat: danach dringen in das Innere der erwähnten intraprotoplasmatischen Sinus die Fortsätze einer besonderen Art nutritiver Zellen, die in der Nähe des Neuron liegen und wahrscheinlich Neurogliazellen sind (Theorie des Neurospongiums).

Meine mit der Silbernitratmethode sowohl bei den Neuronen wie bei den Epithelialzellen der wirbellosen und der Wirbeltiere ausgeführten Untersuchungen lassen mich annehmen, dass in der Tat der Netzapparat von Golgi ein System von intraprotoplasmatischen Höhlen oder Röhren darstellt, die vielleicht bei allen grossen Zellen der Tiere konstant sind. Jedoch habe ich, in Übereinstimmung mit den von den Beobachtern der italienischen Schule¹⁰⁶) gewonnenen Resultaten und den neuesten von Kopsch¹⁰⁴) und Misch¹⁰⁵), keine Kommunikation mit der Umgebung auffinden können^{91, 107}); ich vermute, dass die von Holmgren beschriebenen Zellen des Neurospongiums eine ausnahmsweise Einrichtung der Ganglien der Gasteropoden oder anderer Tiere bilden, die sich heutzutage noch nicht für die höheren Wirbeltiere verallgemeinern lässt. Ich bestreite indes nicht, dass bei vielen Epithelzellen nach aussen kommunizierende Röhren vorhanden sind, da ich⁹¹) selbst und mein Assistent Sanchez¹⁰⁸) sie bei verschiedenen wirbellosen Tieren ge-

funden haben. Aber da ich niemals die Verbindung der erwähnten Berieselungskanäle mit dem Golgischen Netz beobachtet habe, so glaube ich, dass es sich um verschiedene und auch mit verschiedenen Funktionen verknüpfte Dinge handelt. Nach meiner Meinung stellen diese trichterförmig an der Zellperipherie endenden, im Darmepithel von *Hirudo* und gewissen Krustazeen so zahlreich vorhandenen Kanäle einen echten Ernährungsapparat dar, der mit den Lymphräumen in Verbindung steht, während der Golgi-Holmgrensche Apparat ein geschlossenes Kanalsystem bildet, vielleicht homolog dem komplizierten kontraktilen Bläschen der Infusorien, das etwas wie der Digestivapparat der Zelle sein dürfte.

Ich übergehe jedoch die Bedeutung des Golgischen Apparates und sein Verhalten bei den verschiedenen Geweben der Wirbeltiere und der wirbellosen und bemerke noch etwas über seine Beziehung zu den Gehirnpyramiden, wo er von Soukanoff¹⁰⁹⁾ mit dem Golgi-Verfahren und von mir⁹¹⁾ mit der neuen Silbermethode gefärbt worden ist.

In Fig. 25 stelle ich die intraprotoplasmatischen Sinus dar, so wie sie in der Gehirnrinde des erwachsenen Kaninchens zu sehen sind. Man bemerkt ihre relative Feinheit, da sie oft in der Umgebung des Kerns ein flaches Netz bilden, ein Netz, dessen gewundene Trabekeln manchmal breite und polygonale Maschen, andermal enge und fast runde Räume begrenzen. Bei den etwas grösseren Pyramidenzellen ist dieses Netz komplizierter, dicker und zeigt konstant eine starke Verlängerung oder ein doppeltes Trabekel, das sich in den Radiärfortsatz begibt, wo es sackartig zu enden scheint. Weniger häufig beobachtet man eine nach den Basilardendriten gerichtete Verlängerung oder Schlinge des Röhrenapparats, die aber nicht in deren Inneres eindringt. Die oberflächlichen Schichten des Protoplasmas haben keine Röhren. Wie man ersieht, stimmt meine Beschreibung im wesentlichen mit der von Soukanoff trotz der Verschiedenheit der angewandten Methoden überein.

In derselben Figur bietet der Kern eine besondere Eigentümlichkeit: ein sehr dünnes Stäbchen, welches das Silbernitrat sehr deutlich färbt, wenn es in schwachen Lösungen angewendet wurde. Dieses Fädchen, schon von Mann, Lenhossek und Holmgren beobachtet, stellt wahrscheinlich ein Kristalloid der Nervenzelle dar.

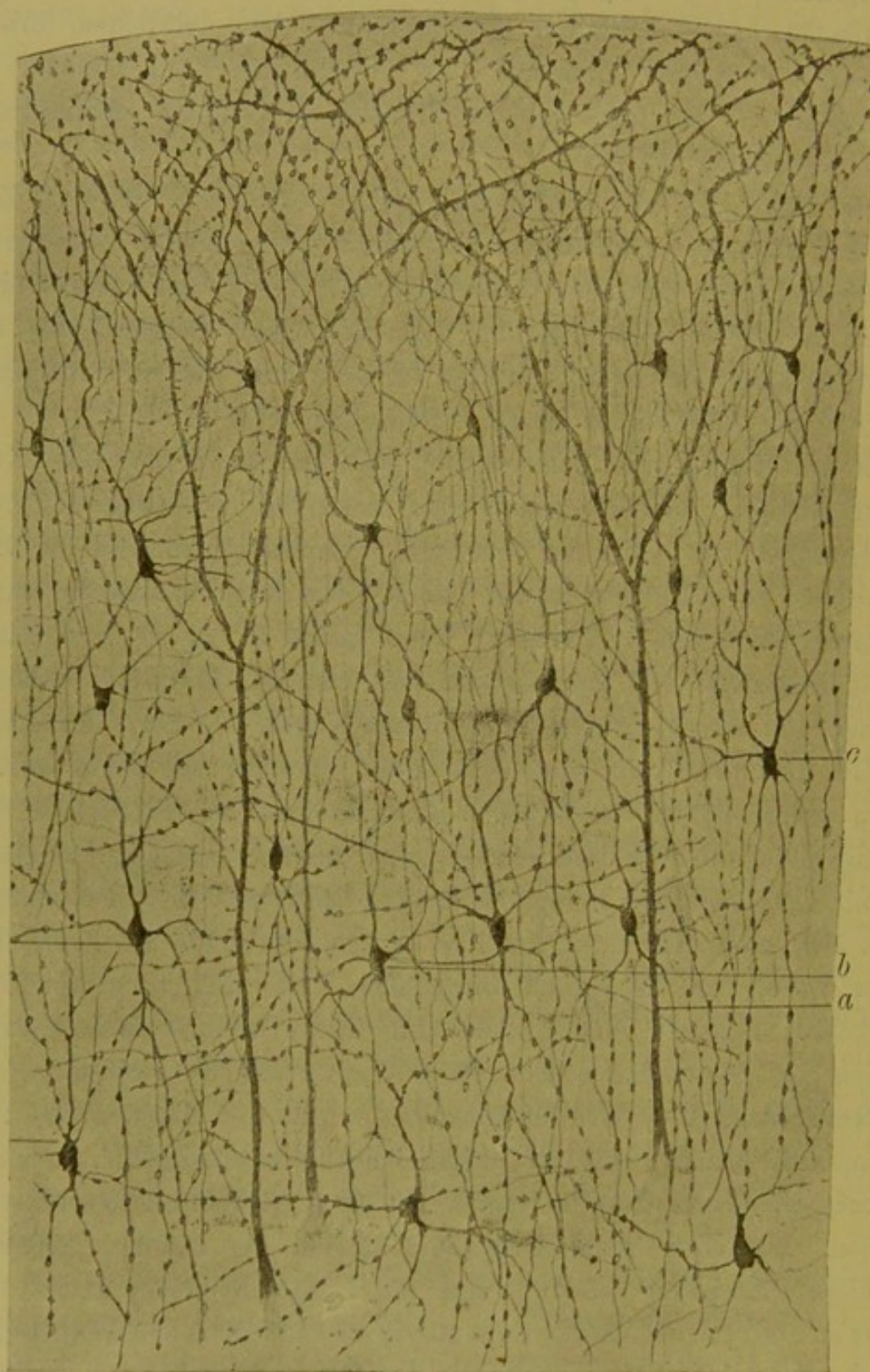
Pigment. — Die Pyramiden des erwachsenen und besonders des bejahrten Menschen enthalten Konglomerate eines gelblichen, braunen oder sogar schwarzen Pigments. Es besteht aus bald runden, bald unregelmässigen, oft innerhalb des Haufens zu Gruppen oder selbst zu Paaren vereinigten Körnern.

Die Lage des Farbstoffkonglomerats wechselt. Bei den Zellen *A, B* der Fig. 31, einem 50jährigen Manne entstammend, befinden sich die Pigmentkörner zuweilen unterhalb des Kerns und etwas seitlich, um dem Neurofibrillenbündel, das vom Kern zum Axenzylinder zieht, einen Durchgang zu lassen, zuweilen im seitlichen Teil des Körpers in der Höhe des Kerns oder etwas weiter oben (Fig. 31 *C, D*).

In den Gehirnpyramiden scheinen jene grossen acidophilen Körner nicht zu existieren, welche verschiedene Autoren im Protoplasma der grossen Ganglienzellen, besonders der sensiblen, sympathischen, und der Zellen des Locus coeruleus gefunden haben. Bis jetzt wenigstens hat das Bendasche Verfahren, von Olmer¹¹⁰⁾ mit gutem Erfolg zu ihrer Färbung benutzt, sowie das von Romanowski, mit welchem Marinesco⁹⁵⁾ bei der Untersuchung dieser grossen Protoplasma-Kugeln in den Ganglien und dem Locus coeruleus schöne Resultate erzielte, mir nicht gestattet, in den menschlichen Pyramiden acidophile oder acido-basiphile Protoplasmaegebilde oder -einschliessungen zu finden. Dagegen zeigten sie sich mir sehr zahlreich in den Zellen des Rückenmarks und verlängerten Marks des alten Hundes, wo ich sie sehr deutlich mit Goldchlorür gefärbt habe, das sie rötlich erscheinen lässt (Fixierung der Stücke in Alkohol; Schnitte eine Stunde lang in Goldchlorür behandelt, gewaschen und der Sonne ausgesetzt in Wasser mit Essigsäure).

Neuroplasma. — Wie bei allen Zellen sind die Maschen des Protoplasmanetzes gefüllt mit einer durchscheinenden Flüssigkeit, in welcher die fixierenden und koagulierenden Agentien Eiweissniederschläge hervorrufen. Natürlich verhindern die Kleinheit der Räume, in welchen sich diese Flüssigkeit befindet, und die Unmöglichkeit, sie im Leben isoliert zu untersuchen, die Bestimmung ihrer chemische Zusammensetzung, die sehr kompliziert sein muss. Wir wissen von ihr nichts weiter, als dass sie wahrscheinlich die fuchsinophilen Granuli Altmanns oder Neurosomas Helds enthält, sowie eine noch ganz unbekannt Substanz, die

Fig. 26.



Hirnrinde der ausgewachsenen Katze. Ehrlichsche Methode.

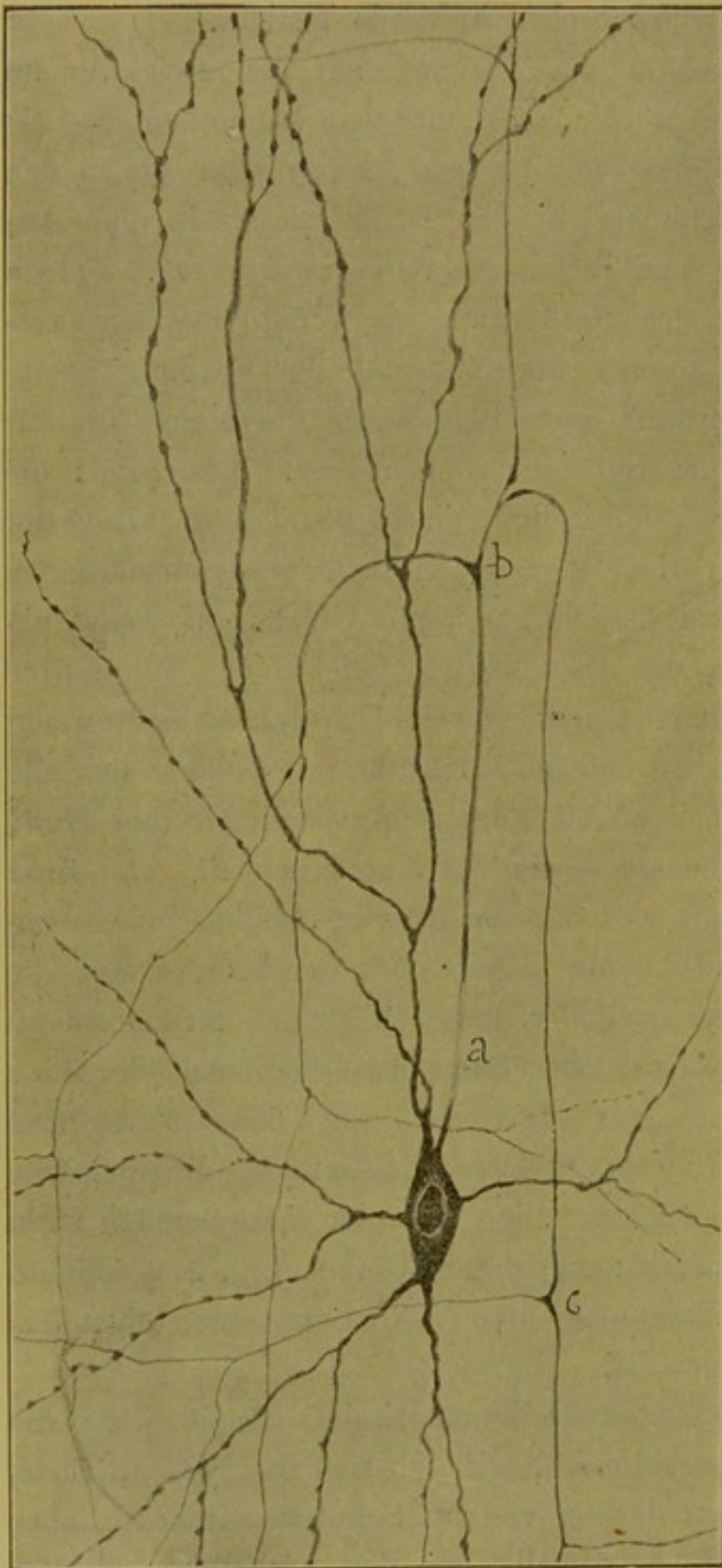
Nur die Zellen mit kurzem Axenzylinder sind gefärbt, ebenso einige Schäfte von Pyramiden. — *a*, Schaft einer Riesenpyramide; *b*, *c*, Zellen mit kurzem Axenzylinder.

ich als cyanophile bezeichnet habe, weil sie beim Zutritt des Luftsauerstoffs das Methylenblau der Ehrlichschen Methode festhält.

Wenn wir aus der Intensität der Färbung auf den Reichtum an cyanophiler Substanz schliessen dürfen, so könnte man behaupten, dass sie in grösserer Menge in den Zellen mit kurzem Axenzylinder als in den mit langem existiert und reichlicher in den Dendriten als in dem Anfangsstück des Axenzylinders und in den Nervenverzweigungen. Jedoch wirken bei dem Vorgange der Festhaltung des Methylenblaus verschiedene Bedingungen mit, welche die Intensität der Färbung beeinflussen und es verhindern, mittelst jenes Phänomens die Menge der für die Plasmafarben empfänglichen Substanz zu bemessen. Dies sind: die grössere oder geringer Quantität von in den verschiedenen Abschnitten der Zelle oder in ihrer Umgebung vorhandenen, das Methylenblau reduzierenden Substanzen, und die wechselnde Leichtigkeit, mit welcher die Luft zum Neuronprotoplasma gelangen, die Leukobase oxydieren und die Farbe wiederherstellen kann. Jedenfalls und soweit das Gehirn in Betracht kommt, ist die grosse Leichtigkeit und die Intensität, mit welcher sich alle grossen und mittelgrossen Zellen mit kurzem Axenzylinder (bei Hund und Katze) färben, hervorzuheben, sowie die Unmöglichkeit, von einer Pyramide mehr als den Schaft und das dendritische Endbüschel zu imprägnieren (Fig. 26, *a*). Man könnte sagen, dass der Körper und die Basilardendriten (nicht der Axenzylinder, der sich gut zu färben pflegt) eine beträchtliche Menge reduzierender Substanzen besitzen oder eine geringe Menge cyanophiler Substanz. In Fig. 26 zeige ich das Aussehen eines Stückes aus der Hirnrinde der Katze, das mit der Ehrlichschen Methode gefärbt ist. Man beobachtet hier, dass das Methylenblau nicht nur von den Zellen mit kurzem Axenzylinder (Details Fig. 27), sondern von den Martinottischen Zellen oder den Zellen mit aufsteigendem Axenzylinder angezogen worden ist.

Neurofibrillennetz. — Um diese summarische Studie über die Struktur der Gehirnzelle zu beschliessen, will ich nun das Wesentlichste, was man über das vor vielen Jahren von M. Schultze entdeckte, aber erst in neuester Zeit von S. Apathy¹¹¹⁾ bei den wirbellosen Tieren, von A. Bethe⁸³⁾ bei den Säugetieren dargestellte und erforschte Neurofibrillenskelett des Protoplasmas wissen muss, auseinandersetzen.

Fig. 27.



Eine Zelle mit kurzem Axenzylinder aus der Hirnrinde der Katze, nach der Ehrlichschen Methode gefärbt.

Details des Ursprungs und der Verzweigungen des Axenzylinders.

Es soll hier keine historische Darstellung der Ansichten über die Neurofibrillen und ihre physiologische Bedeutung erfolgen. Eine Kritik derselben haben verschiedene moderne Autoren, besonders Lenhossek¹¹²), Donaggio¹¹³), ich^{91, 114}), van Gehuchten¹¹⁵), Retzius¹¹⁶), Nageotte¹¹⁷), Lugaro¹¹⁸), Held¹¹⁹) usw. gegeben. Hier will ich nur die auf die Neurofibrillentextur der Gehirnpyramiden bezüglichen Punkte erwähnen.

Seit Meynert und den Neurologen seiner Schule, die schon auf die fibrilläre Textur der grossen motorischen Zellen (Betz'sche Zellen) hinwiesen, ist es Bethe gewesen, der die Kenntnis der Neurofibrillen der Gehirnpyramiden gefördert hat. Auf seine Arbeiten folgten die Bestätigungen und Erweiterungen von mir⁹¹), van Gehuchten¹¹⁵), Bielschowsky¹²⁰), Donaggio¹¹³), Joris¹²³), Rossi¹²¹) und Michotte¹²²). Diese

Untersuchungen bestätigten nicht allein die fundamentale Tatsache des Vorhandenseins der Neurofibrillen, sondern brachten noch das interessante Ergebnis, dass die Neurofibrillen netzartig angeordnet sind, und korrigierten wichtige Mängel und Irrtümer in der Auffassung des Strassburger Physiologen.

Es genügt, einen Blick auf die Fig. 31, 33 u. 34 zu werfen, welche Pyramidenzellen der menschlichen Rinde reproduzieren, und sie mit der von Bethe¹²⁴⁾ veröffentlichten, von zahlreichen Autoren*) kopierten Zeichnung zu vergleichen, um zu erkennen, dass dieser Gelehrte mit seiner Methode nur einen sehr unvollständigen Teil des Neurofibrillengerüsts zu färben vermochte. In der erwähnten Figur Bethes (wo man nur eine Anzahl dicker, glatter, selbständiger Neurofibrillen sieht, die von Dendrite zu Dendrite und vom Schaft zum Axenzylinder ziehen) müssen wir ein theoretisches Schema erblicken, bei welchem die objektiven Wiedergaben nur einen sehr kleinen Teil ausmachen.

Hier ist wie bei anderen Dingen die Wirklichkeit viel komplizierter als unsere Auffassung und lässt sich schwer in unsere wissenschaftlichen Schemata zwingen. Meine Beobachtungen, die mit einem Färbeverfahren angestellt wurden, das zuverlässiger und ausdrucksvoller ist als das von Bethe, zeigten mir, dass die Neurofibrillen nicht nur der menschlichen Pyramiden, sondern sogar die des Kaninchens und der Maus unzählbare sind und ein sehr feines und kompliziertes Gerüst bilden, in dem es völlig unmöglich ist, eine Faser quer durch den ganzen Zellkörper zu verfolgen. Man muss also gänzlich auf die Analyse der wirklichen Verhältnisse und Verbindungen dieser Fädchen bei den grossen Pyramidenzellen des Menschen verzichten; das Problem ist nur zu lösen, indem man zuerst, wie ich es getan habe, die embryonalen Pyramiden (von Hund, Katze) sowie die Pyramiden der ausgewachsenen kleinen Säugetiere studiert. Beim Menschen wird man gleichwohl interessante Daten über die Disposition der Neurofibrillen erlangen, wenn man die

*) Man betrachte die Fig. 19, *D*, des Buches von Bethe¹²⁴⁾, die in den Büchern von Edinger, Obersteiner usw. kopiert ist. Ganz dasselbe, eine unvollständige Imprägnierung verratende Aussehen zeigen auch die Figuren von Belschowsky¹²⁰⁾, und es ergibt sich daraus, dass auch dieser Autor nicht die Neurofibrillennetze im Innern des Protoplasmas der Gehirnpyramiden gesehen hat.

kleinen Pyramiden und die kleinen Zellen der Körnerschichten untersucht. Wir wollen dieses Studium mit den Neurofibrillen der Nager beginnen.

Neurofibrillen des Kaninchenhirns. — Am besten eignen sich für die Untersuchung die mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen, bei welchen die Protoplasmaschicht und somit die der um den Kern herum gelegenen Neurofibrillen sehr zart und durchscheinend ist.

Die Untersuchung dieser Zellen mit einem apochromatischen Objektiv (1,30, 2 mill.) lässt sehr leicht erkennen, dass nicht alle Neurofibrillen dasselbe Aussehen und dieselbe Länge haben. Wie ich in meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand angegeben und wie es van Gehuchten, Marinesco, Rossi, Michotte usw. bestätigt haben, besteht das Gerüst aus zwei Arten von Fäden: dicken, langen, die sich mehr oder weniger kaffeebraun färben und häufig zu Bündelchen angeordnet sind (primäre Fäden), die wahrscheinlich den von Bethe beobachteten und den selbständigen Fasern von Donaggio entsprechen; und kurzen, blassen Fäden, die Äste der ersteren zu sein scheinen und vermöge deren alle zusammen ein grosses Netz, ein festes System (die sekundären Fäden) bilden. Diese blassen und kurzen Fibrillen sind besonders deutlich in der Umgebung des Kerns und in der Basilar-egend des Zellkörpers; in den Dendriten und dem Radiärschaft überwiegen die primären Fäden so sehr und erscheinen sie so dicht, dass es ganz unmöglich ist, zu unterscheiden, ob zwischen ihnen sekundäre oder anastomotische Neurofibrillen existieren. Diese Netzstruktur des Zellkörpers ist auch von van Gehuchten, Michotte, Joris und Rossi beobachtet worden, von letzterem in den menschlichen Pyramiden mit Hilfe einer besonderen Goldchlorür-Färbung.

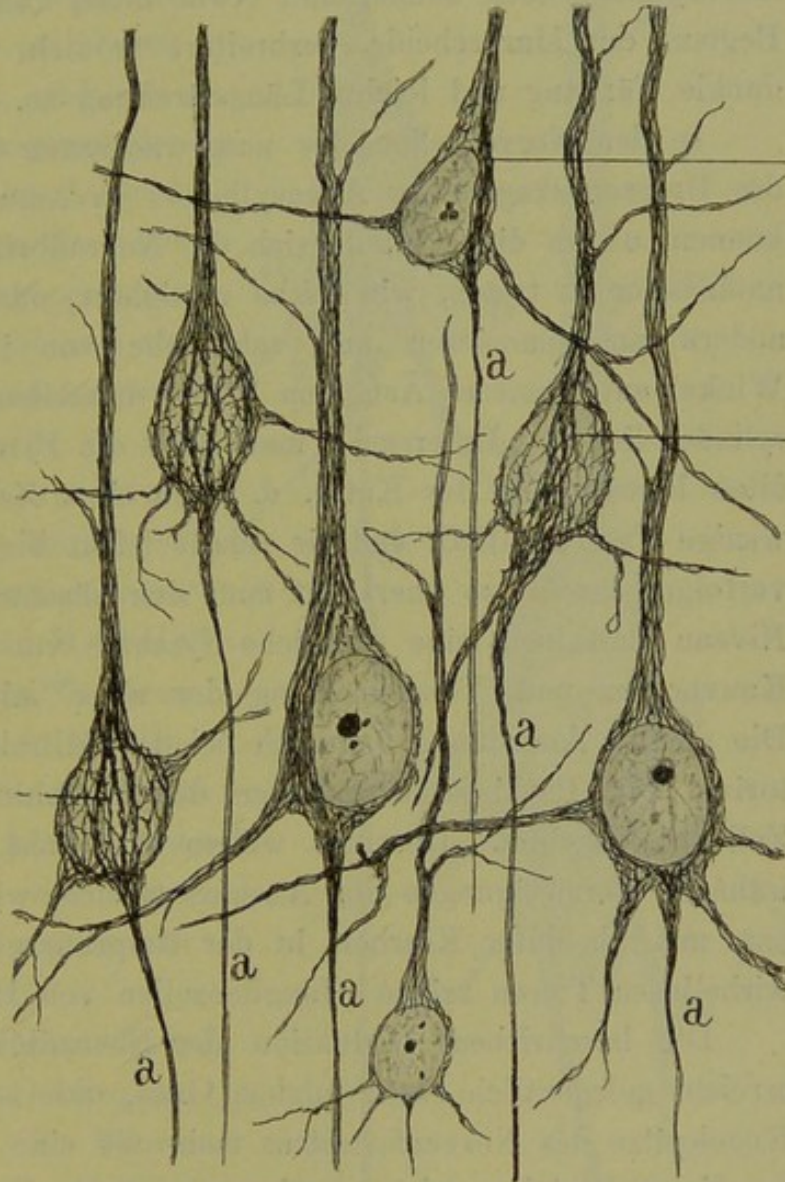
Die Hauptneurofibrillen pflegen gewunden und etwas granuliert zu sein und sind grossenteils radiär gerichtet; sie bilden verschiedene Züge oder Bündel, die durch helle Zwischenräume getrennt sind, in denen nur vereinzelt, selbständige Neurofibrillen und einige sekundäre Fäden zu erkennen sind. Diese Züge kann man einteilen in einen axialen oder Hauptzug und in seitliche oder abgeleitete.

Der Hauptzug, welcher bei manchen kleinen Zellen der einzige gut erkennbare ist, zieht an einer Seite des Kerns vorbei und erstreckt

sich vom Radiärschaft zum Axenzylinder (Fig. 28). Oft verdrängt er den Kern bis zur Peripherie, und dieser erscheint an einem guten Teil seiner Oberfläche bedeckt mit einer zarten Schicht von Protoplasma, die fast des Neuro-

fibrillengerüsts be-
raubt ist (Fig. 28). Die seitlichen Züge werden dargestellt durch feine, lockere Bündel, die zuweilen ineinander übergehen und vom Radiärschaft zu den unteren Dendriten reichen. Bogenförmige, d. h. von einer Basildendrite zur andern sowie von diesen zum Axenzylinder verlaufende Fasern sind ebenfalls sichtbar, jedoch sind es nicht unabhängige Bahnen, wie Bethe vermutet, sondern sie verzweigen sich in ihrem Verlauf durch die untere Region des Körpers und gehen mit dem Rest des Fädengerüsts Kontinuitätsverbindungen ein.

Fig. 28.



Nervenzellen der Hirnrinde eines wenige Monate alten Kaninchens.

a, Axenzylinder (Silberimprägnierung).

Verfolgt man die für den Axenzylinder bestimmten Neurofibrillen, so sieht man bald, dass in dem Ursprungskegel desselben aus allen Gegenden des Reticulums stammende Fäden zusammenlaufen, vor allem aber das schon erwähnte starke radiäre oder Hauptbündel, welches

aus dem in der ersten Schicht des Gehirns verzweigten Fortsatz kommt. Diese Züge verdichten sich allmählich und erzeugen schliesslich in dem Scheitel des Axenzylinderkegels einen so zusammengedrängten und dunklen Strang, dass seine Bestandteile nicht erkennbar sind; weiterhin wird der Axenzylinder noch dünner und etwas blass, und zuletzt, im Niveau des Beginns der Markscheide, verbreitert er sich wieder und nimmt eine dunkle Färbung und leichte Längsstreifung an.

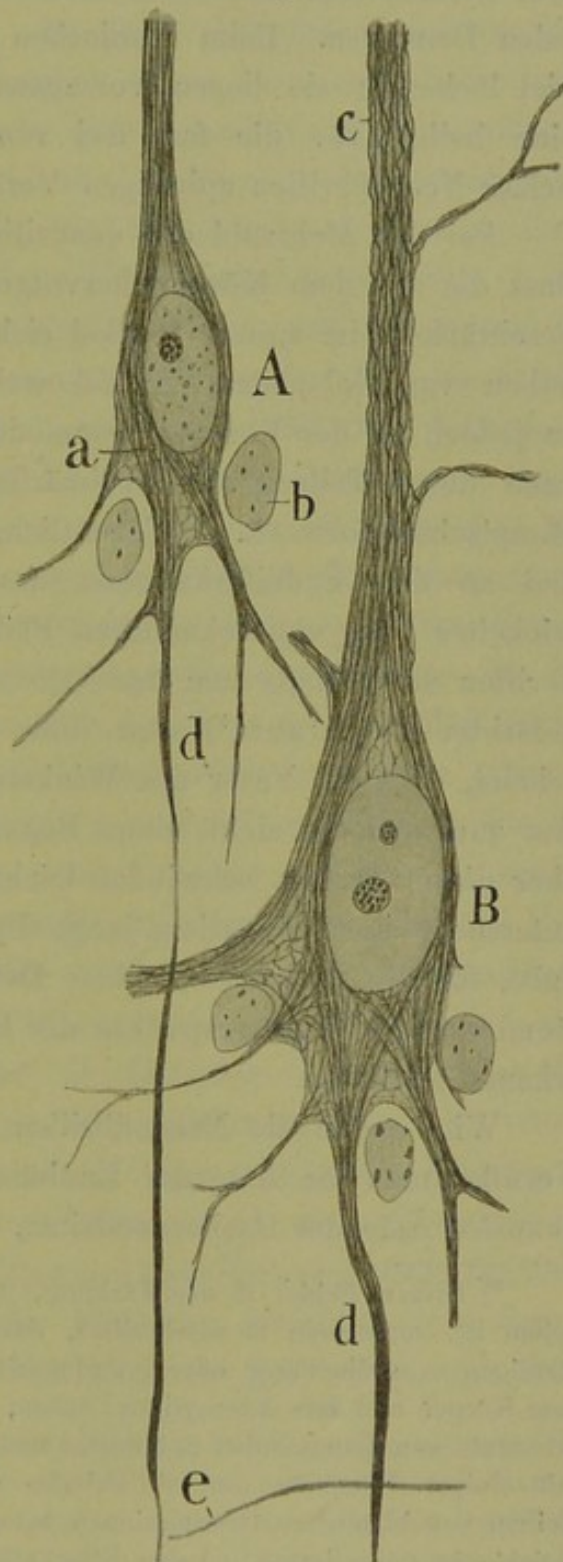
In den Nervenzellen des ausgewachsenen Gehirns ist die Analyse des Ursprungskegels des Axenzylinders zu schwer, um entscheiden zu können, ob an dieser Stelle sich die Neurofibrillen darauf beschränken, aneinander zu treten, wie Bethe versichert, oder ob die einen mit den andern anastomosieren und zahlreiche von ihnen (in sehr spitzem Winkel entsprossene) Äste von Fäden darstellen, die neben dem Axenzylinder liegen. Untersucht man aber die Pyramiden des einige Tage alten Hundes und der Katze, d. h. zu einer Zeit, wo das Gerüst noch wenige Fasern enthält und sie relativ leicht bis zum Axenzylinder sich verfolgen lassen, so überzeugt man sich unschwer, dass in der Tat im Niveau desselben eine wirkliche Synthese von Neurofibrillen vermöge Konvergenz und Verschmelzung der einen mit den anderen besteht. Die gleiche Anordnung habe ich bei den Mitralzellen des Bulbus olfactorius, den Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns und vielen anderen Zellen beobachtet. Überdies wollen wir nicht vergessen, dass die erwähnten Verzweigungen der Axenfaser sich, wie Apathy nachgewiesen hat, mit absoluter Klarheit in der Ursprungsgegend der Axe bei den wirbellosen Tieren zeigen (Ganglienzellen von *Hirudo* und *Lumbricus*).

Die beschriebene Reduktion der Neurofibrillen des Axenzylinders erreicht gelegentlich einen solchen Grad, dass es unmöglich ist, an der Kegelspitze des Nervenfortsatzes mehr als eine Neurofibrille zu sehen. In dieser Beziehung ist sehr interessant das Verhalten bei den Sternzellen des Kleinhirns (Korbzellen). Nach meinen neuesten Untersuchungen¹²⁵⁾ verwandelt sich die äusserst zarte und fast unsichtbare Neurofibrille, auf die der Nervenfortsatz an der Kegelspitze reduziert bleibt, alsbald durch Verzweigung und Hypertrophie in ein starkes Bündel von Neurofibrillen, die sich im Niveau der Nervenendverzweigungen noch vervielfältigen (Fig. 37).

Wahrscheinlich existieren beträchtliche Reduktionen des Neurofibrillenkontingents auch im Niveau der Einschnürungen der zerebralen Axenzylinder analog dem, was man nach Retzius¹¹⁶⁾ an den peripheren Nervenfasern beobachtet, und steigern sie sich noch am Ursprung der Kollateralen, welche beim Austritt aus dem Nervenfortsatz so blass und zart werden, dass ihr Ausgangspunkt sehr schwer zu finden ist und sie aus einer einzigen, sich später vielfältigenden Neurofibrille zu bestehen scheinen. Diese axoniforme Fibrille ist von Tello⁹²⁾ bei jungen Vögeln gesehen worden, dagegen scheinen Bielschowsky und M. Wolff sie nicht gesehen zu haben¹²⁶⁾, denn nach ihren Zeichnungen zu urteilen, müssen sie für einen Axenzylinder eine Dendrite gehalten haben, eine Verwechslung, die bei der Feinheit vieler Protoplasmafortsätze sehr leicht möglich ist.

Im Niveau des Hauptschafts und der Dendriten der Gehirnpyramiden verdichten sich die Neurofibrillen zu einem Bündel und scheint ihre Zahl abzunehmen, obgleich das schwer zu bestimmen ist. Der so gebildete Strang ist locker und ohne deutliche Netzbildung, wie ich, van Gehuchten, Michotte, Rossi und Joris beobachtet haben, und von

Fig. 29.



Grosse Pyramidenzellen des ausgewachsenen Kaninchens (Motorische Gegend).

a, Neurofibrillen für den Axenzylinder d; b, Neurogliakern; e, Kollaterale.

ihm trennen sich allmählich Neurofibrillen zur Erzeugung von kollateralen Dendriten. Beim Kaninchen sind die Neurofibrillen des Schafts viel lockerer; sie liegen vorzugsweise unter der Membran und lassen eine helle Axe, die fast frei von Längsfasern ist. Oft zeigen diese Schaft-Neurofibrillen spiraligen Verlauf und leicht verdickte Stellen.

Bei der Mehrzahl der dendritischen Verzweigungen schien es mir, dass die aus dem Körper hervorgegangenen Neurofibrillen sich darauf beschränken, im spitzen Winkel sich abzusondern; das gleiche Verhalten haben van Gehuchten, Bielschowsky, Joris usw. beobachtet. Ab und zu jedoch ist der Vorgang komplizierter, die heraustretende Neurofibrille kann durch Teilung eines Primärfadens entstehen, der seinen Lauf im Hauptschaft fortsetzt. Gelegentlich, besonders im Beginn dicker Äste und an den Endbifurkationen des Schafts erscheint ein echtes verwickeltes Netz von sekundären Fäden, vermöge dessen sich die Neurofibrillen des Schafts und der Aste untereinander verbinden. In schlecht gefärbten Präparaten*) sind diese Sekundärtrabekel nicht sichtbar; es scheint, dass die Faser des Winkels, d. h. diejenige, welche von einem Ast zum anderen zieht, einen Bogen mit peripherer Konkavität bildet; aber dieser Irrtum schwindet leicht, wenn man stark gefärbte Schnitte untersucht und vor allem junge Pyramidenzellen, die, wie ich bemerkt habe, für die Analyse so feiner Details sehr günstig sind. Diese Anastomosen am Ursprungspunkte der Dendriten sind auch von Michotte¹²²⁾ erkannt worden.

Wie enden die Neurofibrillen in den letzten dendritischen Ästen? Verfolgt man die Äste des Endbüschels des Pyramidenschaftes oder die dünnsten Äste der Basilardendriten, so bemerkt man, dass in dem Masse,

*) Diesem Fehler in der Färbung, dem bei Betheschen Präparaten nicht abzu-
helfen ist, muss man es zuschreiben, dass dieser Gelehrte die Existenz von bogen-
förmigen neurofibrillären oder interdendritischen Bahnen, die keine Verbindung mit
dem Körper und dem Axenzylinder haben, verteidigt. Ich habe Rückenmark-Original-
präparate von Bethe selbst untersucht und mich davon überzeugt, dass seine Methode
mit einiger Intensität nur die Primär- oder dicken Fäden färbt, die immer wie
Reihen von bläulichen Granulationen zutage treten. Aber auch so habe ich, wenn-
gleich sehr unbestimmt, bei den Bifurkationen der Dendriten etwas wie ein blasses,
mit den bogenförmigen Fibrillen verbundenes Netz gesehen. Ein ähnliches Aussehen
findet sich in Schnitten der Betheschen Methode, die ich hergestellt habe, und in
Präparaten nach der Methode von Donaggio.

als die Teilungen sich vervielfältigen und die Protoplasmafortsätze sich verfeinern, die Färbung verblasst. Es lässt sich jedoch nachweisen, dass die letzten äusserst zarten Ästchen (denn der neuroplasmatische Überzug fehlt) aus einer einzigen sehr dünnen und blassen Neurofibrille bestehen. Gerade wegen dieser Feinheit der Faser und Schwäche der Silberreaktion ist es oft unmöglich, die Protoplasmaäste bis zu ihrer Endigung zu verfolgen.*) Eine analoge Schwierigkeit treffen wir in der Punktsubstanz der Ganglien der wirbellosen Tiere, und dies sowohl bei Schnitten mit Silbernitrat, wie in denen mit Goldchlorür; was die dicken, über die genannte Ganglienregion verzweigten Neurofibrillen anlangt, so verwandeln sie sich in sehr feine Fäden, deren Durchmesser nicht mehr als $0,2 \mu$ beträgt. Die Färbung verblasst allmählich, so dass das Ende nicht aufzufinden ist. Aus diesem Grunde ist die Behauptung von Apathy nicht zutreffend, der, weil er in seinen Präparaten der Punktsubstanz von *Hirudo* (natürlich infolge mangelhafter Färbung) die Fibrillenenden nicht sehen konnte, die Existenz eines interstitiellen Netzes annimmt, das Keiner mit irgendeiner Methode hat beobachten können. Es ist zu bemerken, dass die Präparate von Golgi und Ehrlich für die Analyse der letzten Faserendigungen viel geeigneter sind, als die neurofibrillären, weil sie ausser intensiver Imprägnierung der feinsten Verzweigungen der Punktsubstanz eine viel grössere Zahl von Endverzweigungen färben, als die Methode von Apathy und die meinige. Dasselbe ist zu sagen von dendritischen Geflechten des Gehirns und Kleinhirns der Säugetiere. Wie vollständig auch eine neurofibrilläre Imprägnation der Dendriten sein mag, sie wird immer an Reichtum und Länge feiner Dendriten und von Nervenverzweigungen durch eine gute Chromsilberfärbung übertroffen. Als Ausnahme müssen wir jedoch das Kleinhirn erwähnen, in welchem wohlgelungene Färbungen der Neurofibrillen mir gestatteten, das Ende

*) In der Fig. 26 seines Buches¹²⁴⁾ zeigt Bethe in der Umgebung eines Radiärschafts einer Pyramide ein Golgi-Netz, dessen Bälkchen sich vermöge von Stacheln in das interstitielle Nervennetz der grauen Substanz fortsetzen (diffuses Golginetz). Es ist überflüssig, zu sagen, dass diese Figur eine unerweisliche Hypothese darstellt. Ausserdem haben die Kollateralstacheln keine Neurofibrillen, wie ich nachgewiesen und van Gehuchten und Michotte bestätigt haben, und können deshalb nicht als Verbindungsbrücken zwischen den beiden behaupteten Netzsystemen dienen.

der Dendriten (Purkinjesche Zellen, Sternzellen, Körner) und die Spitzen der Nervenverzweigungen (Körbe der Purkinjeschen Zellen) mit absoluter Deutlichkeit zu beobachten. In solchen Präparaten bestätigt sich die früher ausgesprochene Behauptung, dass die letzten Dendriten, wenn sie dünn sind, eine einzige frei endigende Neurofibrille besitzen. Die dicken Dendritenenden wie die der Purkinjeschen Zellen zeigen oft ein sehr blasses Neurofibrillennetzchen. In keinem Falle beobachtet man jene von Joris¹²³⁾ erwähnten Anastomosen zwischen den dendritischen Neurofibrillen und den Nervenendfasern. Die Kollateralstacheln färben sich niemals; wahrscheinlich haben sie keine Neurofibrillen.

Was die Enden der Nervenfasern anlangt, so ist es nicht möglich, sie in Neurofibrillenpräparaten des Gehirns anzutreffen. Schliesst man per analogiam, so darf man annehmen, dass sie, wie die Endäste der Purkinjeschen Körbe, ebenfalls frei enden mit zarten, blassen, von einer oder mehreren Neurofibrillen gebildeten Spitzen. Ich erinnere bei dieser Gelegenheit daran, dass es Nervenendigungen gibt, bei denen die Neurofibrillen intraprotoplasmatische Netze, Endschlingen oder -zirkel bilden; dies sind: die Verdickungen der motorischen Plaques¹²⁷⁾ und der Moosfasern des Kleinhirns (nach mir), die Endscheiben der kürzlich von Dogiel mit der Silbernitratmethode¹²⁸⁾ studierten Grandryschen Körperchen der Vögel und die von Tello¹²⁹⁾ untersuchten sensiblen Endigungen der Haut und der Tastaare. In Wirklichkeit und wenn man die Gesamtheit der Nervenendigungen in den Zentren in Betracht zieht, finden sie auf drei Arten statt: a) durch Nester, deren letzte Fibrillen sich mit der eingefassten Nervenzelle mittelst eines Endknopfes (Auerbachscher Knopf bei den motorischen Zellen) in Kontakt setzt; b) durch Endverdickungen, in denen die Neurofibrillen ein Netz bilden; und c) durch Bündel von Neurofibrillen, die mit freier Spitze enden (Körbe im Kleinhirn, Nester im Gehirn usw.).

Wenn man anstatt kleiner und mittelgrosser Pyramiden Riesenzellen der motorischen Rindengegend des Kaninchens untersucht, so erscheint das Verhalten der Neurofibrillen sehr kompliziert, und die Analyse des Verlaufs und der Verbindungen der Fibrillen ist beträchtlich erschwert. Bei diesen Zellen hat die Protoplasmarinde des Körpers eine erhebliche Dicke erreicht, und die Neurofibrillen bilden nicht getrennte Bündel,

sondern eine kontinuierliche Formation von plexiformem Aussehen und besät mit länglichen Löchern, welche den Nisslschen Spindeln entsprechen. Vermöge dieser Kompliziertheit sind die Sekundärfäden sehr schwer zu unterscheiden; sie erscheinen nur an einigen Stellen, wo das Netz etwas locker ist.

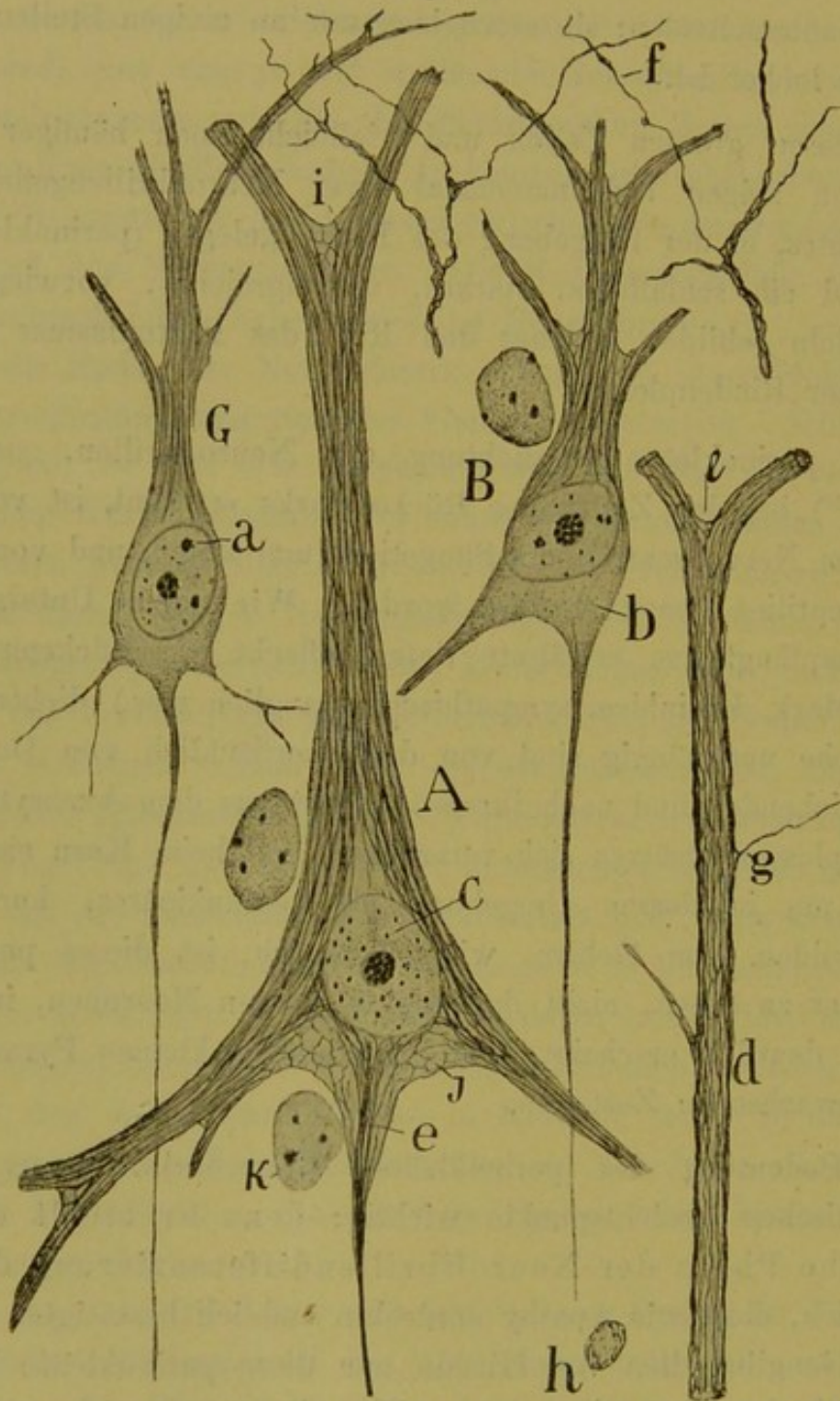
Bei diesen grossen Zellen und vielleicht noch häufiger bei den mittelgrossen zeigen sich manchmal zwei Neurofibrillengeflechte, ein zartes, dichtes, in der Umgebung des Kerns gelegen (perinukleäres Geflecht), und ein schlafferes, starkes, umfangreiches, vorwiegend von Radiärbündeln gebildet, welches den Rest des Protoplasmas einnimmt (Haupt- oder Rindenplexus).

Diese perinukleäre Verdichtung der Neurofibrillen, zuerst von Donaggio¹³⁰⁾ bei den Zellen des Rückenmarks erwähnt, ist von mir¹³¹⁾ in fast allen Nervenzentren der Säugetiere und Vögel, und von Tello¹²⁹⁾ bei den Reptilien genau studiert worden. Wie meine Untersuchungen zeigten, empfängt das erwähnte tiefe Geflecht oft (Rückenmark, verlängertes Mark, Kleinhirn, sympathische Ganglien usw.) dichte Bündelchen, welche unabhängig sind von den oberflächlich von Dendrite zu Dendrite ziehenden und nach ihrem Austritt aus dem Axenzylinder und den Protoplasmafortsätzen sich verzweigen und beim Kern sich anastomosieren, um in dessen Umgebung ein perinukleäres, kompliziertes Netz zu bilden. Im Gehirn, wiederhole ich, ist dieses perinukleäre Netz schwer zu sehen, nicht dagegen in jungen Neuronen, in welchen es relativ deutlich erscheint, und bei manchen kleinen Pyramiden aus dem ausgewachsenen Zustande.

Die Bedeutung des perinukleären Neurofibrillenplexus ist vom phylogenetischen Gesichtspunkte wichtig; denn er stellt die erste historische Phase der Neurofibrillendifferenzierung dar. Man erinnere sich, dass, wie Apathy entdeckte und ich bestätigte, die Mehrzahl der Ganglienzellen von *Hirudo* nur diese perinukleäre Formation besitzt. Mit dem Aufsteigen in der Tierreihe gesellt sich zu dem perinukleären Plexus der kortikale, der bei den Säugetieren und besonders in den grossen Gehirnpyramiden enorm entwickelt ist. Endlich ergibt sich aus meinen embryologischen Untersuchungen¹³¹⁾, dass bei den

sensiblen und vielen anderen Zellen die Entwicklung der Neurofibrillen mit dem perinukleären Netz beginnt.

Fig. 30.



Pyramidenzellen der zweiten Schicht des Gehirns der ausgewachsenen Katze.

A, mittelgrosse Pyramide; B, G, kleine Pyramiden, deren Neurofibrillen nur im Schaft gut ausgeprägt erscheinen; a, überzähliger Nucleolus; b, undifferenzierte Protoplasmapartie; c, zentrales oder perinucleäres Bündel von Neurofibrillen, die für den Axenzylinder bestimmt sind; d, Protoplasmaschaft einer Pyramide; e, ein querschnittener Schaft; f, Dendriten-Endzweige in der ersten oder plexiformen Schicht; g, h, ein querschnittener Schaft.

Pyramidenzellen des Menschen und der gyrencephalen Säugtiere. Nach dem Auseinandergesetzten ist über die Neurofibrillen des menschlichen Gehirns, deren Verhalten im wesentlichen mit dem bei den Nagern übereinstimmt, wenig zu sagen.

Untersucht man mit Silbernitrat gut gefärbte grosse oder mittelgrosse menschliche Pyramidenzellen, so erweckt die Aufmerksamkeit der ungewöhnliche Reichtum an Neurofibrillen bei dem Hauptplexus sowie die ausserordentliche Zartheit derselben (Fig. 31). Fügen wir hinzu den verwickelten, labyrinthischen Verlauf dieser Fasern und die extreme Länge ihres Weges innerhalb des Zellkörpers, so begreift man, dass ihre Analyse beim Menschen viel mühsamer ist als bei den genannten Tieren.

Um bei der Untersuchung der menschlichen Gehirnzellen ordnungsmässig zu verfahren, will ich sie nach Schichten, von der Oberfläche nach der weissen Substanz hin, aufzählen.

a) Plexiforme Schicht. Bis jetzt ist es nicht gelungen, die Neurofibrillen der Horizontalzellen und der Zellen mit kurzem Axenzylinder dieser Schicht zu färben. In ihr zeigen meine Präparate nur eine grosse Zahl von horizontalen, dicken und dünnen Axenzylindern (Tangentialfasern), sowie eine beträchtliche Menge von mehr oder weniger blassen dendritischen Fäden, die dem Büschel der darunterliegenden Pyramiden entsprechen.

b) Schicht der kleinen Pyramiden. Beim Menschen färben sie sich sehr schwer; häufig erscheinen sie gelbbraun gefärbt, jedoch ohne Differenzierung der Neurofibrillen. In einigen Schnitten aus dem Kaninchen- und besonders dem Katzenhirn habe ich sie in genügender Weise färben können.

Wie ich in Fig. 30 zeige, erscheinen die Neurofibrillen fast ausschliesslich im Radiärschaft und den Hauptästen des Endbüschels, in welchem sie sich zerstreuen. Gewöhnlich zeigt das Protoplasma unterhalb des Kerns keine deutlichen Neurofibrillen, nur in einigen Fällen konnte ich eine lockere, blasse Netzbildung wahrnehmen, von der einige Fäden sich im Axenzylinder und den Basilardendriten konzentrieren. Je grösser die Pyramiden sind, desto besser färben sich die Neurofibrillen. So zeigt sich bei den Übergangszellen, welche zwischen der

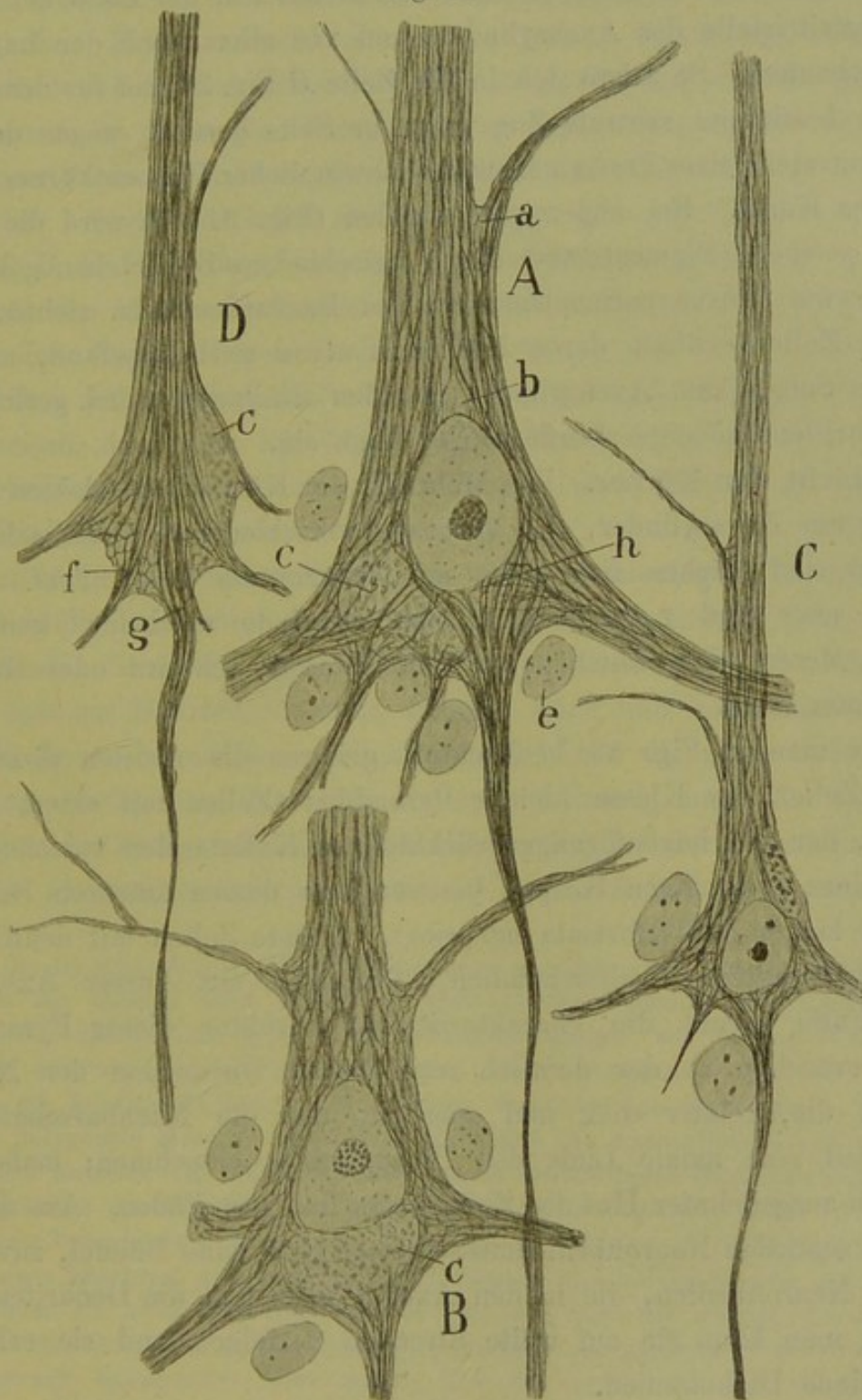
zweiten und der dritten Schicht liegen, oder bei den beträchtlich grossen, ausnahmsweise in jener liegenden Pyramiden (Fig. 30, A) das Neurofibrillennetz sehr deutlich im ganzen Körper, ähnlich dem Gerüst der Zellen der dritten Schicht. Die Basilarregion ist bereits reich an Fasern; man bemerkt mehr oder weniger deutlich die beiden Plexus, den kortikalen und den perinukleären, sowie ein Bündelchen, welches von diesem zum Axenzylinder zieht.

Schichten der mittelgrossen und grossen Pyramiden. Diese Schichten bergen grosse Zellen mit sehr verwickeltem und schwer analysierbarem Netz, wovon man sich leicht überzeugt, wenn man den Blick auf Fig. 31 wirft, die ein Stück aus der Schicht der grossen Pyramiden der menschlichen motorischen Rinde darstellt.

Man beachte die grosse Menge von Neurofibrillen, welche der dicke Radiärschaft mit sich führt, von dem sie zum Zellkörper hinabsteigen. Sie teilen sich dabei in zahlreiche dichte Bündel, zwischen denen helle Zwischenräume erscheinen; in letzteren liegen die Nisslschen Spindeln. Alle diese Bündel laufen in dem supranukleären Teil des Protoplasmas fast parallel; in der Basilarregion des letzteren teilen sie sich in Züge, unter denen folgende als konstant zu bezeichnen sind: a) verschiedene oberflächliche; sie wenden sich, mehr oder weniger oberflächlich verlaufend, vom Radiärschaft zu den Basilardendriten; b) dendritisch-axiale Züge; sie beschreiben Bögen mit seitlicher und unterer Konkavität und verlaufen von den Basilardendriten zum Axenzylinder; c) zentraler oder axialer Zug; er umwickelt den Kern, vermischt sich so mit dem perinukleären Geflecht und begibt sich in den Ursprungskegel des Axenzylinders; er führt hauptsächlich Neurofibrillen, die aus dem Radiärschaft stammen. Bei diesen Zellen wie bei denen des Kaninchens empfängt der Axenzylinder auch zwei Fibrillenzüge. Jedoch ist beim Menschen der aus den Basilardendriten fast ebenso gross wie der aus dem Radiärschaft hervorgehende, der bei den Nagern beträchtlich überwiegt. Der perinukleäre Plexus existiert ebenfalls; aber der grosse Reichtum und die Dichte des kortikalen Plexus und das Fehlen einer scharfen Grenze zwischen beiden verhindert bei den meisten Zellen, sie deutlich zu differenzieren.

Die eben beschriebenen Neurofibrillenzüge erfahren Abweichungen

Fig. 31.



Riesenpyramiden aus der motorischen Rinde des erwachsenen Menschen.

a, b, Stellen, wo Nisslsche Spindeln liegen; *c*, Konglomerate von Pigmentkugeln; *e*, Neurogliakerne; *h, g*, Neurofibrillenbündel für den Axenzylinder. Die Zelle *D* ist gezeichnet unter Einstellung der Zelloberfläche, während bei den Zellen *A, B* und *C* die Einstellung fast äquatorial ist.

und Komplikationen nach der Zahl der Dendriten, der Lage des Kerns, der Austrittsstelle des Axenzylinders und vor allem nach der Lage des Pigmenthaufens. So zeigte sich in der Zelle *B* Fig. 31 der für den Axenzylinder bestimmte zentrale Zug sehr zur Seite gerückt wegen des Dazwischentretens eines grossen Haufens schwärzlicher Pigmentkörner unterhalb des Kerns. Bei anderen Pyramiden (Fig. 31, *A*) wird die etwas seitlich gelegene Pigmentmasse durch verschiedene Bündelchen gekreuzt, welche vom Plexus perinuclearis zu den Basilardendriten ziehen. Bei anderen Zellen endlich, deren Kern sich etwas seitlich befand, nehmen die vom Schaft zum Axenzylinder und den Basilardendriten gerichteten Neurofibrillenzüge eine oberflächliche Lage ein.

Schicht der Körner. Die Mehrzahl der Körner und kleinen Zellen mit kurzem Axenzylinder, die über die verschiedenen Gehirnschichten verstreut sind, färben sich nicht mit reduziertem Silbernitrat. Hier und da aber und namentlich in der Sehrinde erscheinen genügend Körner, deren Neurofibrillennetz sich intensiv schwarz oder dunkelkaffeebraun färbt.

Wie man in Fig. 33 beobachtet, gehören die meisten dieser gefärbten Zellen zur Klasse kleiner Pyramiden (Zellen mit einem Axenzylinder, der mit bogenförmigen rückläufigen Kollateralen versehen ist), da sie einen dreieckigen Körper besitzen, aus dessen äusserem Scheitel ein sehr langer Radiärfortsatz entspringt. Andere Zellen mit deutlichem Netz repräsentieren wahrscheinlich Sternzellen mit kurzer Axe. In jedem Falle beruht die charakteristische Struktur dieser Pyramiden oder Sternzellen in der deutlich retikulierten Disposition der Neurofibrillen, die, relativ dick und spärlich, nur die Nachbarschaft des Kerns und eine axiale Linie des Protoplasmas einnehmen; manchmal bleibt ein ausgedehnter Hof des Zellkörpers frei von Fäden. Aus der erwähnten zentralen Neurofibrillenmasse entspringen feine Bündel, zuweilen isolierte Neurofibrillen, die in den Axenzylinder und die Dendriten eindringen; man kann sie auf weite Strecken verfolgen, und sie erleiden verschiedene Dichotomien.

Was die für den Schaft bestimmten Neurofibrillen anlangt, so pflegen sie ein zartes Bündel zu bilden, das sich bald in einen massiven Strang verwandelt, was vielleicht nur auf blossem Anschein beruht.

Die Ausdehnung des zentralen Neurofibrillennetzes ist sehr variabel; bei manchen Zellen umschliesst es den ganzen Kern und setzt sich unterhalb desselben noch etwas fort (Fig. 33 *A, D*); bei anderen, gewöhnlich kleinen, ist diese Neurofibrillenmasse sehr wenig ausgebreitet und bildet einen dreieckigen Fleck, der ein unbedeutendes Feld des Kerns umgibt und daher ein grosses Gebiet des Spongioplasmas ohne Fädenwerk lässt (Fig. 33 *B, E, F*). Diese interessanten Verhältnisse erinnern an das, was Tello bei den kleinen Neuronen des Rückenmarks und des verlängerten Marks der Reptilien gefunden, sowie daran, was vor einiger Zeit Apathy bei den sensiblen Zellen von *Hirudo* beschrieben; sie scheinen zu beweisen, dass, wie ich früher sagte, das Protoplasma ausser dem Neurofibrillennetz ein Skelett oder Spongioplasma besitzt, das mit den Neurofibrillenfärbemethoden nicht färbbar ist.*)

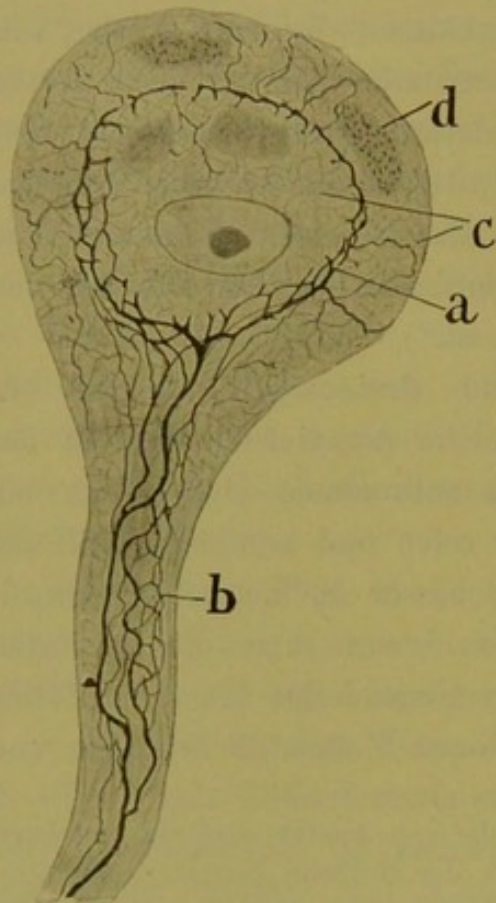
Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen. In Fig. 34 stelle ich einige Zellen dar, welche der tiefsten Schicht der aufsteigenden Stirnwindung des Menschen entnommen sind. Man beachte, dass das Neurofibrillennetz, weniger reich und kompliziert als bei den mittelgrossen und grossen Pyramiden, besser die netzartige Anordnung zu beobachten gestattet, besonders wenn man die basilaren Gegenden der Zellen oder die perinukleäre Gegend der kleineren Zellen einstellt. Ausserdem existieren auch in diesen Zellen die Systeme von

*) Es ist eine eigentümliche Erscheinung, die von Apathy entdeckt und kürzlich von mir mittelst einer besonderen Methode der Goldchlorürfärbung bestätigt wurde, dass nämlich die Neurone von *Lumbricus* anstatt, wie die von *Hirudo*, abgeflachte, isolierte und auf gewisse Partien des Protoplasmas begrenzte Netze zu zeigen, ein kontinuierliches, gleichförmiges Neurofibrillen-Retikulum besitzen, welches polygonale Maschen hat und in die Fäden des Axenzylinders und der Dendriten sich fortsetzt. Es scheint mir, dass ein so beträchtlicher Gegensatz hinsichtlich der Disposition der Neurofibrillen bei zwei auf der zoologischen Stufenleiter einander so eng benachbarten wirbellosen Tieren mehr scheinbar als wirklich vorhanden ist. Meines Erachtens existiert bei *Hirudo* ebenso wie bei *Lumbricus* und bei den Wirbeltieren ein kontinuierliches Neurofibrillennetz; aber die argentophile Substanz (die auch das Goldchlorür anzieht) ist ausschliesslich an gewissen Stellen des Protoplasmaengerüsts konzentriert. Der grösste Teil des Retikulums wäre also gebildet durch sehr blasse und noch weniger als bei den Säugetieren färbbare Sekundärfäden. Ausnahmsweise beginnt manchmal (Fig. 32) bereits dieses blasse Netz zu Tage zu treten, indem es sich in die dicken, schwarzen oder primären Neurofibrillenstränge fortgesetzt zeigt.

Bündeln, die bei den grossen Pyramiden beschrieben wurden, wenn sie auch weniger dick und dicht erscheinen.

Bei den dreieckigen Zellen entspringt der Axenzylinder (Fig. 34 a) aus einer absteigenden Dendrite; das für den Nervenfortsatz bestimmte

Fig. 32.



Mittelgrosse Zelle eines Ganglions von *Hirudo medicinalis*.

Ausser den schwarzgefärbten Neurofibrillen beginnt eine blasse Netzbildung überall im Protoplasma sich zu zeigen. — a, Neurofibrillen; b Netz des Nervenfortsatzes; c, blasses Sponglioplasmanetz; d, Holmgrensche Kanäle.

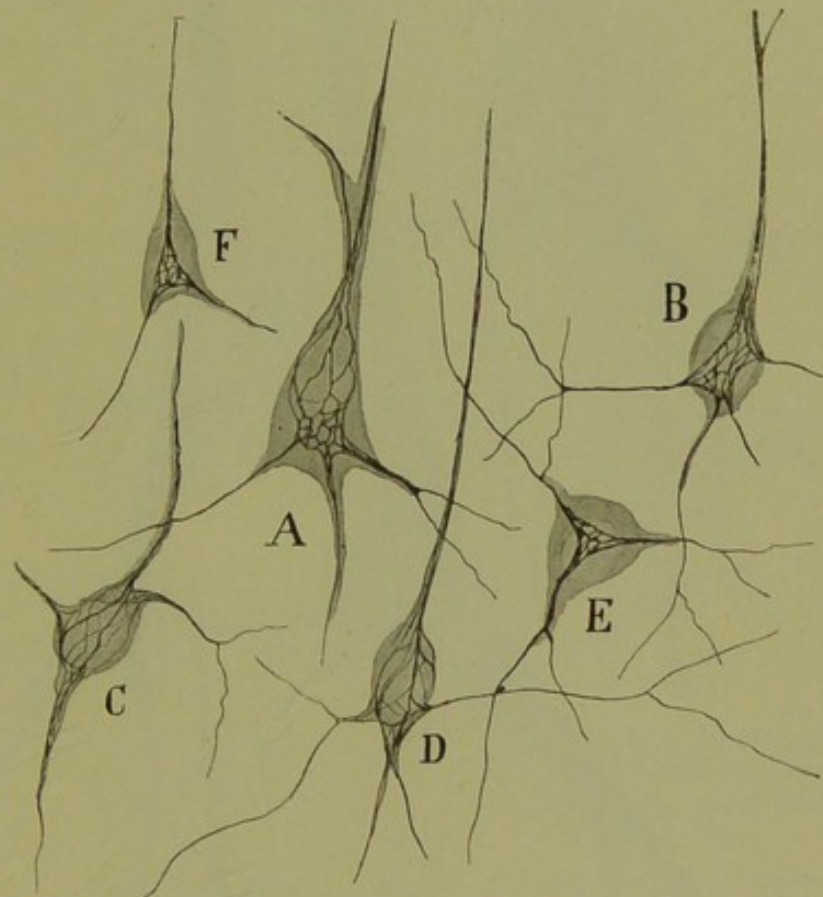
Hauptkontingent der Neurofibrillen geht (wie bei den Pyramiden) aus dem Zug hervor, der durch den Radiärschaft herabsteigt und oft beim Kern vorbeizieht. Einen perinukleären Plexus beobachtet man deutlich in einigen Zellen (Fig. 34 A, C); man bemerkt, dass an ihm Bündel beteiligt sind, die aus dem Axenzylinder und den seitlichen Dendriten stammen. Man sieht ferner, dass der starke absteigende Protoplasmafortsatz aus dem Radiärschaft ein grösseres Neurofibrillenkontingent erhält als der Axenzylinder.

Vergleich der Nisslpräparate mit den Neurofibrillenpräparaten. — Wenn man die Zellen, welche die Nisslschen Schollen gut gefärbt zeigen, mit solchen vergleicht, die ausschliesslich das Neurofibrillennetz erkennen lassen, so bemerkt man, dass sie genau wie eine negative Photographie zu einer positiven aufeinander passen. Jene zwischen den Nisslschen Spindeln liegenden Züge oder Leitungsbahnen, helle Züge, welche Lugaro¹³²⁾ und ich⁹⁸⁾

vor der Entdeckung der Neurofibrillen für die Durchgangslinien des Nervenstroms angesehen haben, enthüllen in Silbernitratpräparaten Fibrillenbündel, während die genannten basiphilen Schollen bald mit leeren Räumen, bald mit locker retikulierten Stellen des Gerüsts zusammenfallen, Stellen, die fast ausschliesslich von Sekundärfäden gebildet werden.

Betrachten wir z. B. die Gegend der supranukleären Haube; die Neurofibrillenpräparate zeigen hier entweder ein Loch oder ein blasses, zartes Netzwerk. Ein gleiches, lockeres Gerüst von Sekundärtrabekeln zeigen uns die Bezirke, wo die dreieckigen Bifurkationsschollen liegen (Fig. 31, a). Im Niveau des Ursprungskegels des Axenzylinders, einer schollenfreien Gegend, verdichten sich die Neurofibrillen und bilden ein massives Bündel; etwas Analoges geschieht im Radiärschaft, der in gewisser Entfernung von der Zelle von dicken Spindeln frei ist. Endlich der mit Pigmentbesprenkelte Teil des Protoplasmas zeigt entweder keine Neurofibrillen oder hat, wie Marinesco¹³⁸⁾ entdeckte, ein schlaffes und blasses Netz von Sekundärfäden. Heute, da wir das Verhalten der Neurofibrillen der Pyramidenzellen genau kennen, ist es von Interesse, die

Fig. 33.



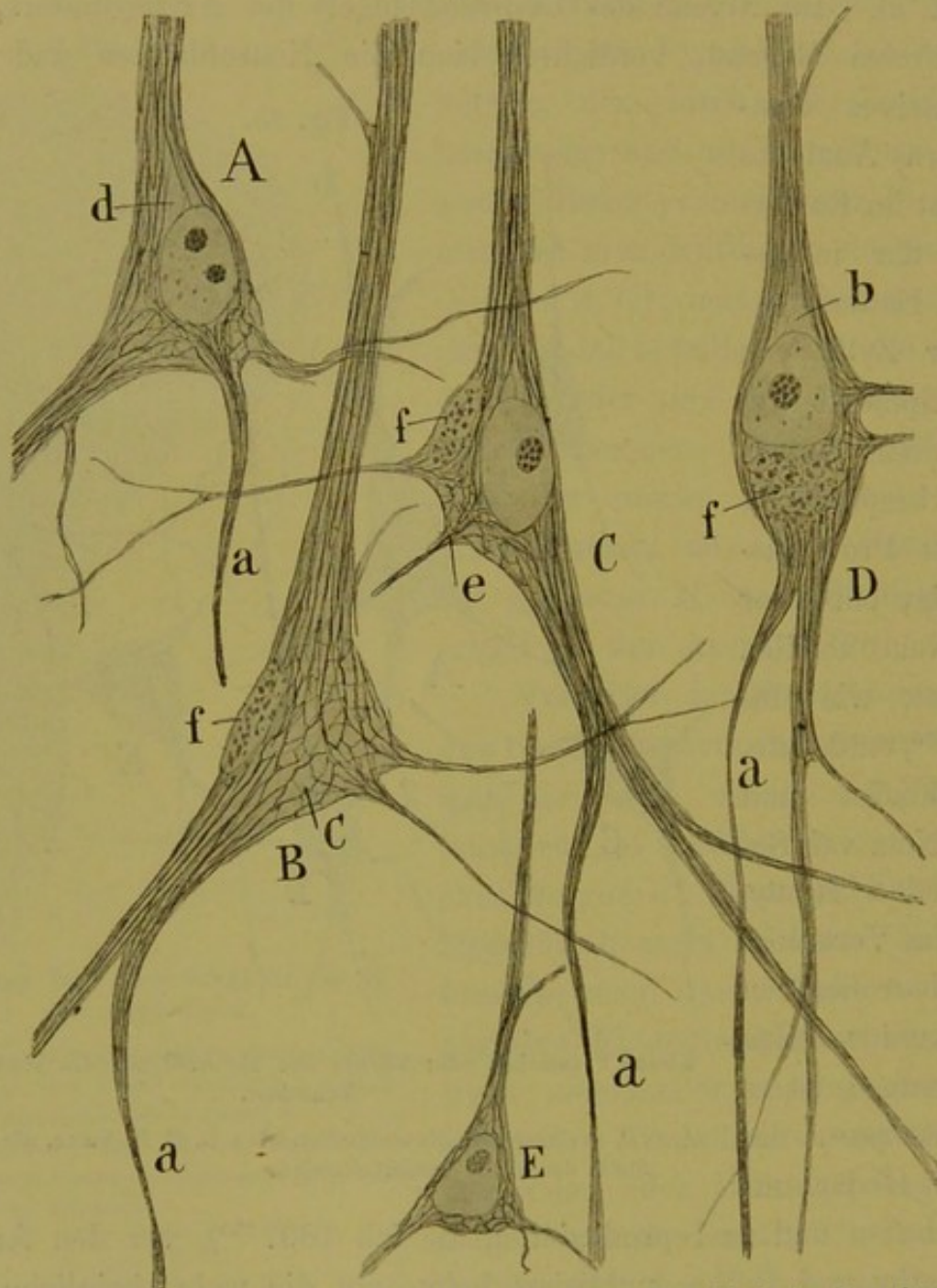
Kleine Pyramiden oder Körner aus der Sehrinde des erwachsenen Menschen.

A, D, C, perinucleäres Neurofibrillennetz; E, F, B, Netze, die auf eine Stelle des Kerns beschränkt sind.

Figur ins Gedächtnis zurückzurufen und zu reproduzieren, die ich 1897¹³³⁾, vor den Arbeiten von Apathy und Bethe, publiziert habe, um die wahrscheinliche Lage, der leitenden Substanz des Protoplasmas und den Verlauf der Bahnen von den Dendriten zum Axenzylinder zu zeigen. Erscheint es nicht wirklich so, als ob dieses Schema von unsern heutigen Präparaten kopiert wäre? Und doch schien es mir damals wie heute unzweifelhaft, dass

diese genaue Individualisierung der Wege quer durch das Neuron sich mit der Lehre von der funktionellen Solidarität aller Bezirke des Protoplasmas der Zelle vereinbaren liesse.

Fig. 34.



Zellen aus der Schicht der Spindelzellen der motorischen Rinde des Menschen.

A, E, kleine und mittelgrosse Pyramiden; D, Spindelzelle; B, C, dreieckige Zellen; a, Axenzylinder; b, d, Stelle des supranucleären Klümpchens; f, Pigment.

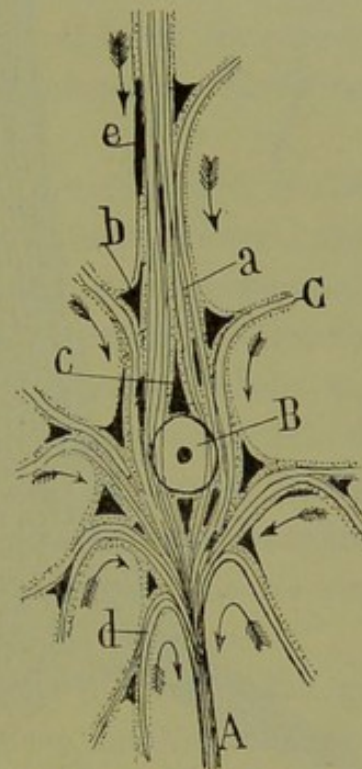
Zellen mit kurzem Axenzylinder. Im allgemeinen zeigen die Zellen mit kurzem Axenzylinder im Gehirn des Menschen und der Säuge-

tiere keine deutlichen Neurofibrillen. Gleichwohl beginnt in einzelnen grossen, der Rinde der Katze entnommenen Neuronen dieser Art das wenn auch nur blasse Gerüst aufzutreten und, ebenso wie die Dendriten, im allgemeinen mehr als der Körper das Silberpräzipitat an sich zu ziehen. Jedenfalls und trotz der grossen Schwierigkeit, die genannten Zellen zu färben, zweifle ich nicht, dass sie ein retikuliertes Neurofibrillengerüst besitzen, da andere Neuronen derselben Kategorie, wie die Horizontalzellen der Retina und die Sternzellen (Korbzellen) der plexiformen Schicht des Kleinhirns, mit einem sehr deutlichen Netz versehen sind.

Zum besseren Verständnis meiner Auffassung von der Anordnung der Neurofibrillen der Gehirnpyramiden gebe ich in Fig. 36 ein Schema. Man wird bald die beträchtlichen Unterschiede bemerken, die diese Auffassung von derjenigen Bethes, Donaggios und Bielschowskys trennen.

Physiologische Bedeutung der Neurofibrillen. Nach der Ansicht Apathys und Bethes stellen die Neurofibrillen ausschliesslich den Leitungsapparat der Nervenzellen und Axenzylinder dar; die übrigen Bestandteile des Zellkörpers, wie die Membran, die Nisslschen Spindeln, das Spongioplasma und die flüssige Substanz, sollen anderen Zwecken dienen. Diese Gelehrten behaupten ferner, dass die Neurofibrillen niemals frei enden, sondern sowohl innerhalb der Punktsubstanz (bei den wirbellosen Tieren) wie im Niveau der peripheren Endigungen (der muskulären, sensiblen und sensorischen) diffuse Netze bilden, vermöge deren der Nervenstrom von Nervenzelle zu Nervenzelle ziehen könnte.*) Es hindert sie daran nicht die Er-

Fig. 35.

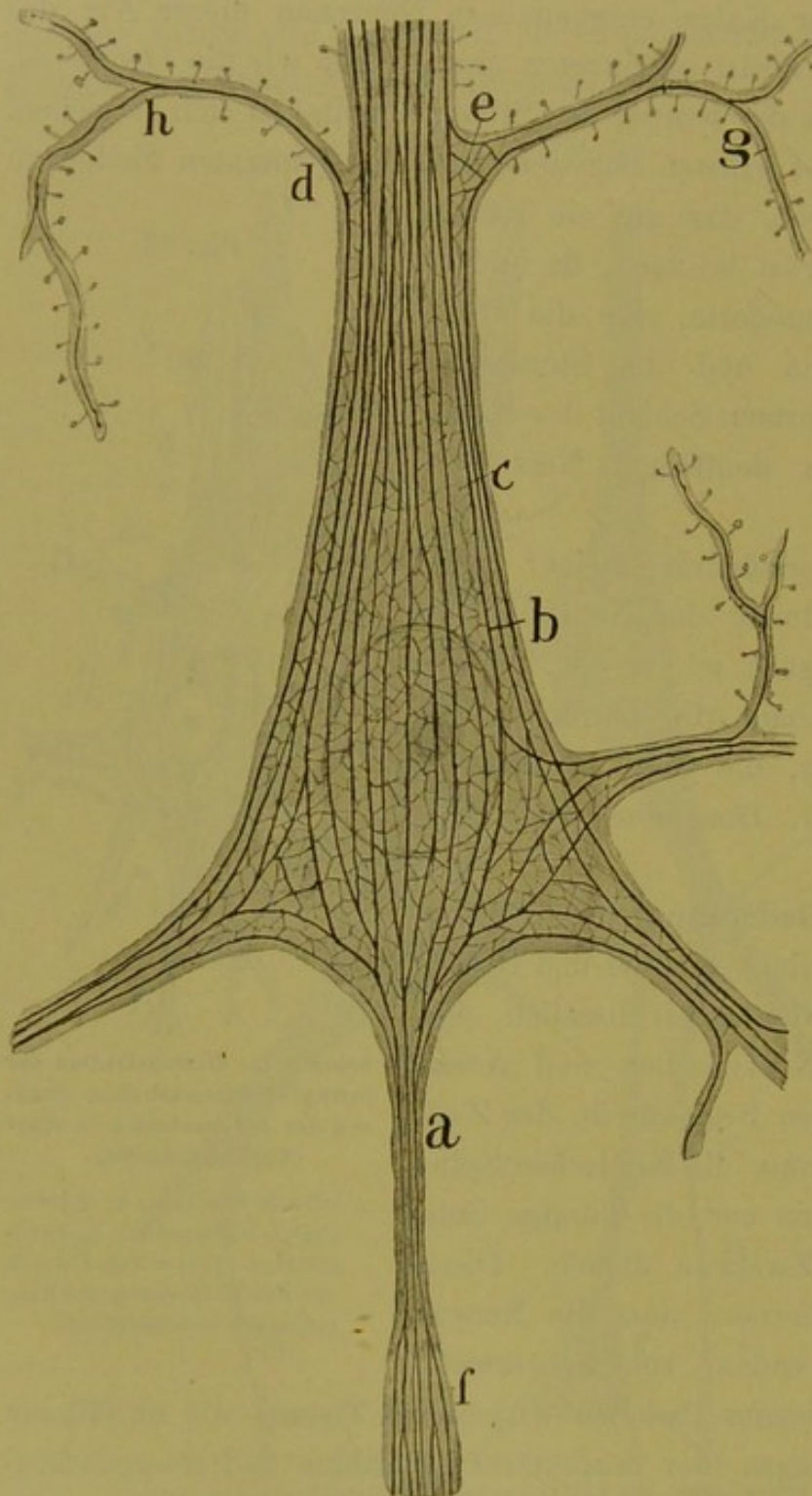


Schema zur Demonstration der intraprotoplasmatischen Bahnen der Nervenströme in einer Gehirnpyramide.

a, leitende Substanz; b, chromatisches Klümpchen; A, Axenzylinder. (Diese Figur wurde vor der Entdeckung der Neurofibrillen veröffentlicht.)

*) Diese Hypothese von den peripheren Netzen widerspricht andererseits dem Postulat Bethes und Apathys betreffs der Leitungsunfähigkeit der interfilären Sub-

Fig. 36.



Schematische Darstellung des Neurofibrillenapparates einer Gehirnpyramide.

a, Anfangsteil des Axenzylinders; b, Primärfäden; c, Netz, von blassen oder Sekundärfäden gebildet; d, h, Dendriten mit einer einzigen Fibrille.

wägung, dass bei dieser Annahme die zentrale Lokalisation der sensiblen und sensorischen Eindrücke ebenso wie die peripheren auf spezifische Gruppen von Muskelzellen beschränkten Reaktionen unverständlich sind, und um dieser Schwierigkeit zu entgehen, nehmen sie willkürlich an, dass die erwähnten Anastomosen ausschliesslich Zellgruppen und -kolonien von solidarischer Funktion verknüpfen, eine Hypothese, die seinerzeit Dogiel aufgestellt hat.

stanz. Wenn es weder in den Muskeln noch in den sensiblen Oberflächen freie Neurofibrillenenden gibt, — wie ist der Eintritt oder Austritt der Ströme in den peripheren Organen zu erklären ohne die Annahme des Verlaufs der Welle quer durch das Neuroplasma und die Membran?

Schon in verschiedenen Arbeiten habe ich auf Grund positiver Beobachtungstatsachen alle diese gewagten Vermutungen widerlegt, die kein Neurolog von Bedeutung hat bestätigen können.

Ich erinnere in dieser Beziehung, dass weder Lugaro noch Donaggio, Simarro, van Gehuchten, Lenhossek, Michotte, Retzius, Nageotte und Tello, Autoren, die den Gegenstand mit verschiedenen Methoden studierten, das Glück gehabt haben, die bekannten von Bethe bei den Säugetieren beschriebenen interstitiellen und perizellulären Netze oder das von Apathy bei den wirbellosen Tieren angenommene Reticulum der Punktsubstanz (Elementargitter) zu finden.

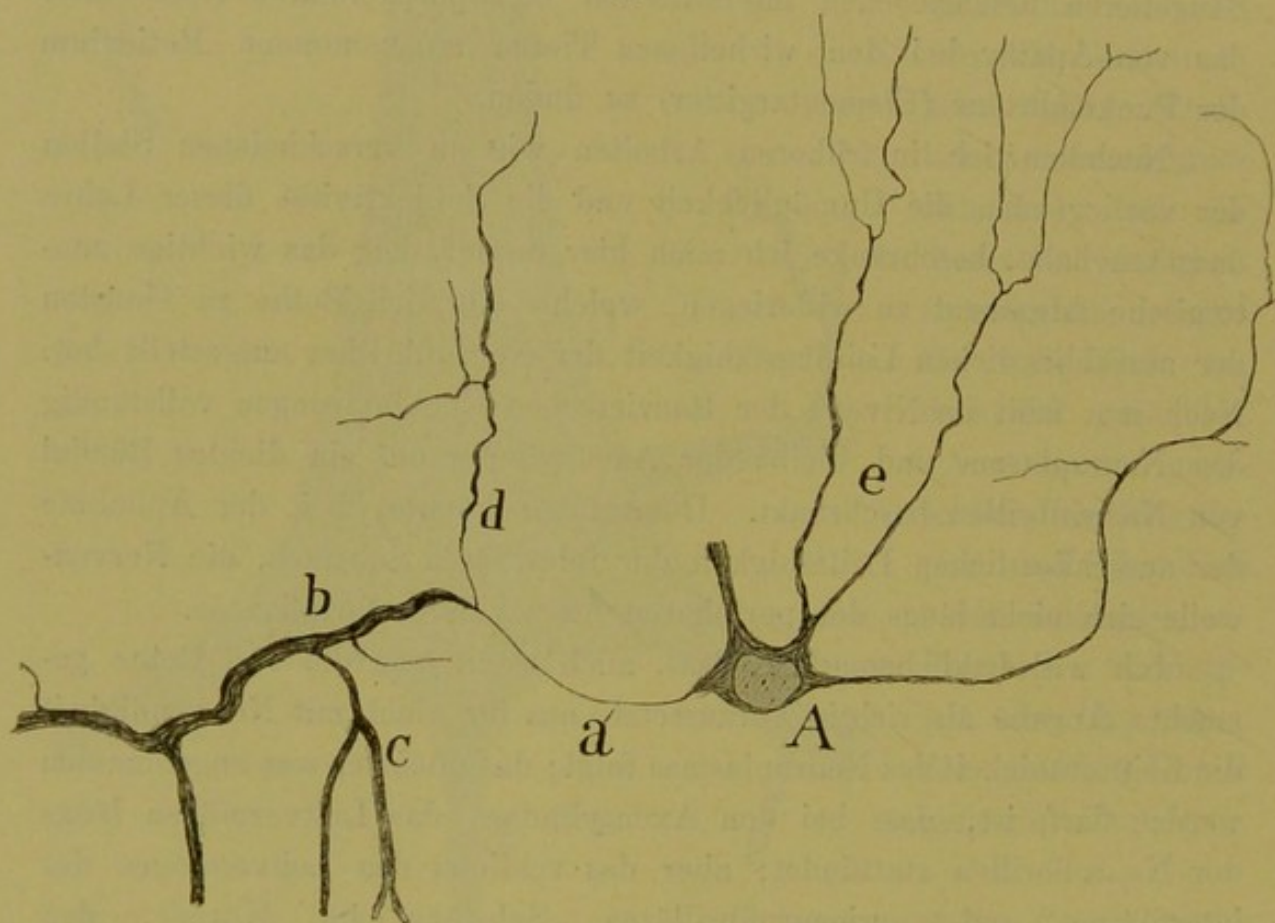
Nachdem ich in früheren Arbeiten wie an verschiedenen Stellen der vorliegenden die Unmöglichkeit und die Subjektivität dieser Lehre dargetan habe, beschränke ich mich hier darauf, nur das wichtige anatomische Argument zu widerlegen, welches kürzlich Bethe zu Gunsten der ausschliesslichen Leitungsfähigkeit der Neurofibrillen aufgestellt hat. Nach ihm fehlt im Niveau der Ranvierschen Einschnürungen vollständig das Neuroplasma und bleibt der Axenzylinder auf ein dichtes Bündel von Neurofibrillen beschränkt. Demzufolge könnte, bei der Annahme der ausschliesslichen Leitfähigkeit der interfilären Substanz, die Nervenfaser sich nicht längs der peripheren Axenzylinder fortpflanzen.

Ich will bald bemerken, dass, auch wenn man die von Bethe gemachte Angabe als richtig voraussetzt, aus ihr nicht mit Notwendigkeit die Leitfähigkeit des Neuroplasmas folgt; das höchste, was angenommen werden darf, ist, dass bei den Axenzylindern das Leitvermögen längs der Neurofibrillen stattfindet; aber das schliesst das Leitvermögen der interfilären und perineurofibrillären Substanz im Körper, den Dendriten und peripheren Nervenverzweigungen nicht aus. Jedoch ist die Behauptung Bethes nicht exakt. Wie verschiedene Autoren bemerkt haben und kürzlich Retzius¹¹⁶⁾ beobachtete, fehlt im Niveau der Einschnürungen die interfiläre Substanz nicht. Wenn sie an dieser Stelle fehlte, wie könnten die Neurofibrillen sich optisch voneinander unterscheiden? Höchstens könnte man Bethe zugestehen, dass an dieser Stelle die genannte nicht färbbare Substanz vermindert ist.

Wenn nun in den Einschnürungen sich die interfiläre Substanz vermindert, so werden hier auch die Neurofibrillen zarter werden und

wahrscheinlich der Zahl nach abnehmen. Sehr deutlich ist diese Abnahme an dem Ursprungskegel des Axenzylinders vieler Neurone und besonders an dem der Sternzellen des Kleinhirns, wo man nach einer extremen Verschmälerung der mit Silber färbbaren Substanz eine beträchtliche Zunahme der Dicke und Zahl der Neurofibrillen des Axenzylinders beobachtet (Fig. 37). Es erscheint sicher, dass die erwähnte

Fig. 37.



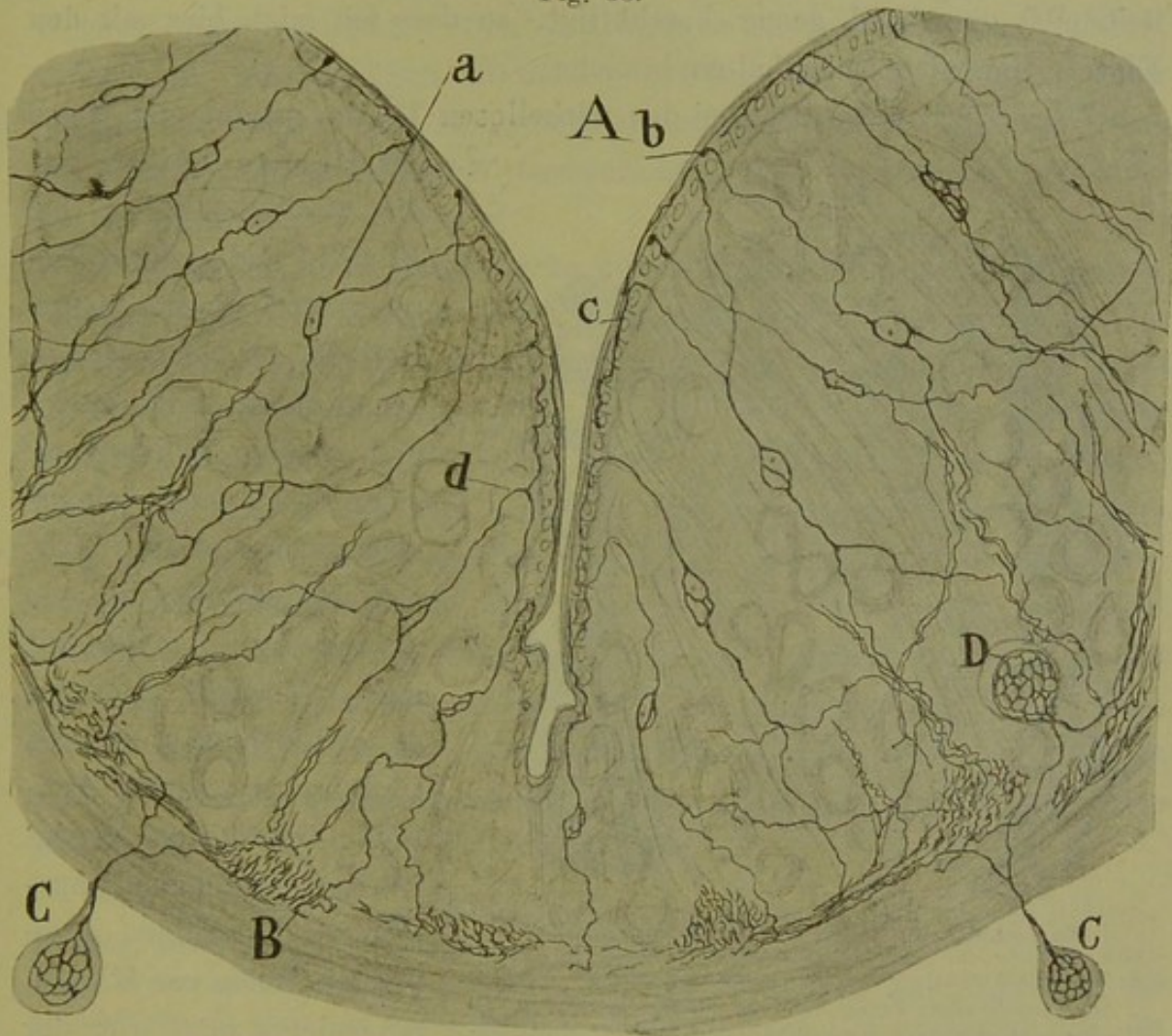
Kleine Sternzelle der Molekularschicht des ausgewachsenen Hundes.

a, sehr zarter Anfangsteil, *b*, verdickter Teil des Axenzylinders; *d*, *c*, Nervenkolateralen; *e*, Dendriten.

Neurofibrillenverminderung nicht von einer erheblichen Abnahme der nicht färbbaren oder neuroplasmatischen Substanz begleitet ist. Wenn wir also, der Logik Bethes folgend, aus der Tatsache der Verminderung der interfilären Flüssigkeit auf die Leitunfähigkeit derselben schliessen, so müssen wir mit demselben Recht die Leitunfähigkeit der Neurofibrillen aus der nicht weniger sichern Tatsache der Verschmälerung und Reduktion der letzteren deduzieren.

Lassen wir jedoch die Frage des Verhaltens der Neurofibrillen im Niveau der Einschnürungen beiseite, so existieren zahlreiche Fälle, welche uns zwingen, das Leitvermögen der interfilären Substanz anzunehmen. Es wird genügen, in dieser Beziehung an alle die unzähligen

Fig. 38.



Stück eines Querschnitts des Oesophagus von *Hirudo medicinalis*.

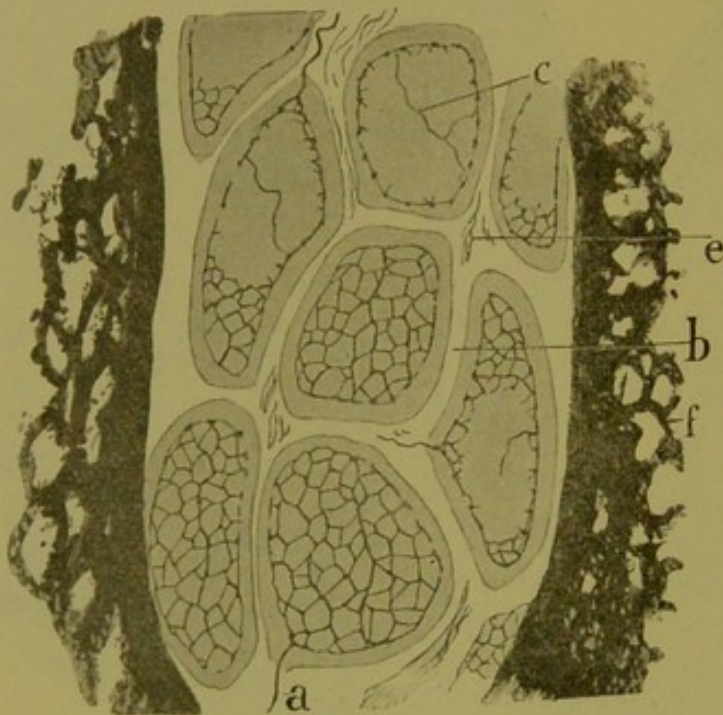
a, sensitive, bipolare Zelle; *d*, Neurofibrille, unter dem Epithel verzweigt; *b*, Endknopf; *C, D*, monopolare sympathische Zellen; *B*, Plexus von Nervenfasern, in welchen Neurofibrillen der sensitiven Zellen treten.

Einrichtungen der interzellulären Kontaktverbindung (perizelluläre Nester der Nervenzentren, motorische Plaques, sensible Verzweigungen usw.) zu erinnern, bei welchen notgedrungen die Nervenwelle, um von einer Zelle zur anderen zu gelangen, das Neuroplasma zu durchkreuzen hat, welches die Nervenverzweigung und die Zellmembran umgiebt, worüber,

abgesehen von dem interstitiellen Kitt, Übereinstimmung herrscht. Indes mit diesen in Wahrheit entschieden gegen die Theorie Bethes sprechenden Tatsachen, die nicht nur durch die Methoden der Plasmafärbung, sondern auch mit der Neurofibrillenmethode (der meinigen und der von Bielschowsky) bestätigt sind, habe ich mich in meinen neuesten Arbeiten¹¹⁴⁾ eingehend genug beschäftigt, so dass ich mich hier mit den Einzelheiten nicht aufzuhalten brauche.

Was die von Apathy (bei den wirbellosen Tieren) behaupteten Netze

Fig. 39.

Längsschnitt der Retina von *Hirudo medicinalis*.

Das Neurofibrillennetz der Zellen kommuniziert nicht mit dem der benachbarten Zellen, wie es Apathy behauptet. Es setzt sich in einen Axenfaden (a) fort. — f, Pigment; e, interstitielle Neurofibrillenbündel.

der Punktsubstanz und die von demselben bei *Hirudo* und anderen Tieren gefundenen peripheren Reticula der Nervenfasern (motorische Endplatten und sensible Endigungen) anlangt, so muss ich erklären, dass es mir nicht möglich gewesen ist, sie zu bestätigen, weder mit meiner Methode, noch mit dem Goldchlorürverfahren (Nachgoldung von Apathy). Ich besitze gegenwärtig vortreffliche Präparate der sensiblen Ösophagus-Zellen von *Hirudo*, bei welchen man, trotz der Kompliziertheit der Neurofibrillen-Verzweigungen, nur mehr oder weniger faserreiche Geflechte sieht, aber niemals Anastomosen. Man studiere, um sich davon zu vergewissern, die Fig. 38, in der ich mit grosser Genauigkeit eine Anzahl sensibler Zellen mit dem Verlauf und der Endigung der zentralen und peripheren Neurofibrillen kopiere. Ganz ebensowenig wie Nageotte¹¹⁷⁾, der sehr gut die Zellen der Retina von *Hirudo* gefärbt hat, habe auch ich bei einwandfreien Präparaten die von dem ungarischen Gelehrten

der Punktsubstanz und die von demselben bei *Hirudo* und anderen Tieren gefundenen peripheren Reticula der Nervenfasern (motorische Endplatten und sensible Endigungen) anlangt, so muss ich erklären, dass es mir nicht möglich gewesen ist, sie zu bestätigen, weder mit meiner Methode, noch mit dem Goldchlorürverfahren (Nachgoldung von Apathy). Ich besitze gegenwärtig vortreffliche Präparate der sensiblen Ösophagus-Zellen von *Hirudo*, bei welchen man, trotz der Kompliziertheit der Neuro-

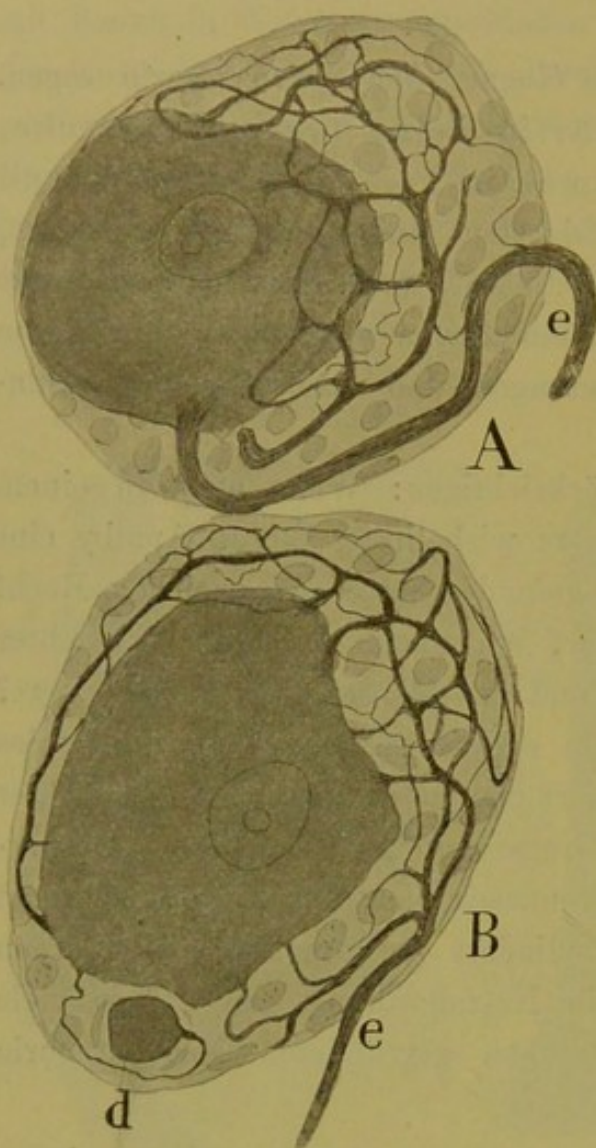
bei diesen sensorischen Zellen angegebenen interzellulären Neurofibrillen entdecken können (Fig. 39).

In Wirklichkeit und mögen die Gegner der Neurontheorie sagen, was sie wollen, existiert gegenwärtig keine einzige Tatsache, die für interzelluläre Anastomosen bei Wirbeltieren und wirbellosen spricht. Den deutlichsten und schlüssigen Bildern, welche die plasmatischen Methoden liefern, und den nicht weniger bestimmten Bildern der Neurofibrillenmethoden stellen Apathy, Bethe und Nissl nichts anderes als Vermutungen und theoretische Spekulationen gegenüber.

Aber es ist noch mehr zu berücksichtigen: Wenn auch in einem seltenen Falle, bei diesem oder jenem wirbellosen Tiere, Apathy eine interzelluläre Kontinuitätsverbindung gefunden hätte, mit welchem Recht wird ein vereinzelter ausnahmsweiser, bei niederen Tieren gemachter Befund auf die höheren Wirbeltiere und den Menschen verallgemeinert? Und selbst gesetzt den Fall, dass ein echtes peripheres oder zentrales Netz gesehen worden ist, wer garantiert den interzellulären Charakter dieser Verbindungsbrücken? Diese Netze von Neurofibrillen, die vermutungsweise aus verschiedenen Nervenfasern kommen, könnten sie nicht aus den Ästen eines einzigen Axenzylinders hervorgehen? Und wenn dies so wäre, wie könnte eine solche Netzanordnung der auf so viele und so bestimmte Beobachtungstatsachen gegründeten Neurontheorie widersprechen?*)

*) Andere Einwände gegen die Neuronlehre, welche den kürzlich von Büngner, Wieting, Bethe, Balance, Modena usw. an dem peripheren Stumpf der durchschnittenen Nerven gemachten Beobachtungen entnommen wurden, sind nicht mehr begründet, als die eben von mir geprüften. Meine neuesten Untersuchungen über die Nervenregeneration beweisen, dass es keine Autoregeneration der peripheren Stränge gibt, und dass der Prozess der behaupteten Differenzierung der Schwannschen Zellen, welche diskontinuierliche Neurofibrillen und Axenzylinder erzeugen sollen, nichts als das Produkt einer der Unvollkommenheit der Methoden zuzuschreibenden Illusion ist. Ich hatte das Glück, das Eindringen der aus der Narbe kommenden Fasern in den peripheren Stumpf zu beobachten, welche sich im spitzen Winkel im Innern der Protoplasmastränge selbst (Bandzellen von Büngner) verzweigen und dort zuweilen mit freien Wachstumskeulen enden. Diese Fasern, welche absolut kontinuierlich sind und sich wunderbar von den proliferierten Schwannschen Zellen detachieren, setzen sich quer durch die Narbe bis zu dem Axenzylinder des zentralen Stumpfs fort. Siehe: Trabajos del Laborat. de Invest. biol., Heft 3, Band IV, 1905.

Fig. 40.



Eigentümliche Abspaltung der Neurofibrillenbündel aus der Rindenschicht der sensitiven Zellen des Schafs.

Bei A ist der Axenzylinder fast unabhängig von diesem System aus dem Protoplasma losgelöster Schlingen. Bei B laufen diese Schlingen im Axenzylinder e zusammen (Rückenmarksganglion).

Bei meinen um 20 Jahre zurückreichenden neurologischen Untersuchungen, in denen ich sehr viele Tausende von mit verschiedenen Methoden hergestellten Präparaten studierte, habe ich nur im Nervensystem der Wirbeltiere eine positive Tatsache der Anastomose gesehen; aber diese Anastomose ist intrazellulär, nicht interzellulär.*) Ich verweise auf die gefensterten Zellen, die ich¹³⁴⁾ kürzlich in den sensiblen Rückenmarks- und Gehirnganglien der grossen, ausgewachsenen Säugetiere entdeckt habe. Wie aus Fig. 40 ersichtlich, zeigt sich der Ursprungsbezirk des Axenzylinders häufig aufgelöst in eine Menge von zu retikulierten Schlingen angeordneten Neurofibrillensträngen, die von einem Punkte des Protoplasmas zum andern ziehen und deren ein Teil zum Hauptfortsatz konvergiert.

Einen gleichen Zustand intrazellulärer Netze (jedoch ohne Protoplasmaalöcher) besitzen die von mir¹²⁷⁾ in den verdickten Endästen der motorischen Plaques, von Dogiel¹²⁸⁾ in der Endscheibe der

*) Vor vielen Jahren habe ich ebenfalls interprotoplasmatische Anastomosen bei kleinen Sternzellen der Nervengeflechte der Tunica muscularis des Darms und im Drüsengewebe beschrieben. Jedoch seit in der Retina die Neurofibrillenmethoden die scheinbaren Anastomosen der Methylenblaupräparate nicht bestätigt haben, zweifle ich sehr an der Realität dieser in Schnitten nach der Ehrlichschen Methode nicht mehr vorgefundenen Verbindungen.

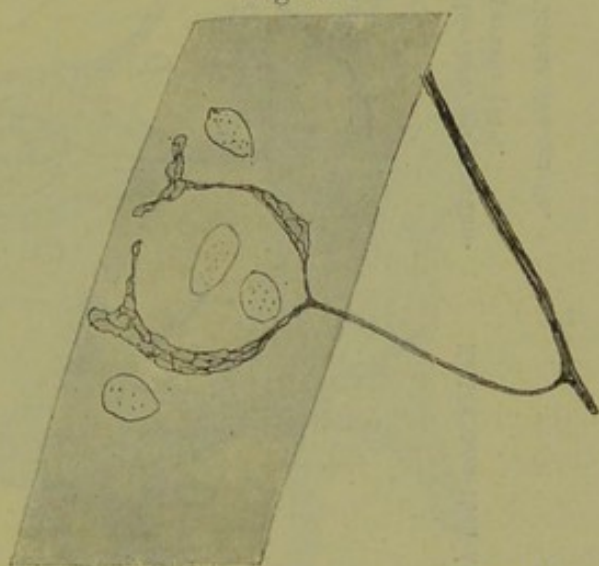
Grandry'schen Körperchen der Vögel und von Tello¹²⁹) in den scheibenförmigen und olivenartigen Erweiterungen der sensiblen Endigungen der Haut und der Tasthaare gefundenen Netze. Wie Retzius gegenüber Dogiel, der ebenfalls zur Annahme einer Endigung mittelst Netze neigt, bemerkt hat, sind diese intraprotoplasmatisch und beweisen nichts weiter, als dass die Neurofibrillen in den verdickten Teilen der Neuronenden sich ebenso verhalten wie im Zellkörper. Denselben Charakter dürften, wenn sie sicher wären (was sie nicht sind), die von Held⁹³) und Auerbach¹³⁵) bei meinen Nervenendkörcben angenommenen Anastomosen haben. Andererseits dürfte, wie ich in einer anderen Arbeit⁹¹) auseinandergesetzt habe, die zufällige Verschmelzung zweier oder mehrerer Nervenäste einer Verzweigung eine bedeutungslose Erscheinung darstellen, welche in keiner Beziehung das Wesen der Neuronlehre schmälern oder die Grundlage unserer Vorstellungen von dem Lauf der Ströme in der Nervenzelle ändern könnte.

Zusammenfassung: Aus der Summe der positiven Beobachtungen über die Struktur der

Neurone folgt, dass alle Bestandteile des Nervenprotoplasmas Leitvermögen besitzen, und dass kein Grund vorliegt zu der Annahme, dass die Nervenwelle innerhalb des Protoplasmas so viel selbständige Wege durchläuft, als Neurofibrillen existieren.

Physiologische und pathologische Veränderungen der Neurofibrillen. — Bei den Hypothesen von Apathy und Bethe wird die normale Beständigkeit und Unveränderlichkeit des Neurofibrillenapparats vorausgesetzt; in Wirklichkeit verhält sich dies aber nicht so. Wie meine^{136, 137}) Beobachtungen und die von Tello⁹²) erwiesen haben, variiert die Zahl, Form und Dicke der Neurofibrillen enorm in gewissen

Fig. 41.



Motorische Platte eines einige Tage alten Vogels (Augapfelmuskel).

Die Neurofibrillen sind unterhalb der Endäste netzförmig angeordnet.

physiologischen und pathologischen Zuständen. Ich will kurz erörtern, worin diese Modifikationen bestehen, deren Studium für die Erklärung der intimsten Physiologie des Neurons unbestreitbar von Wichtigkeit ist.

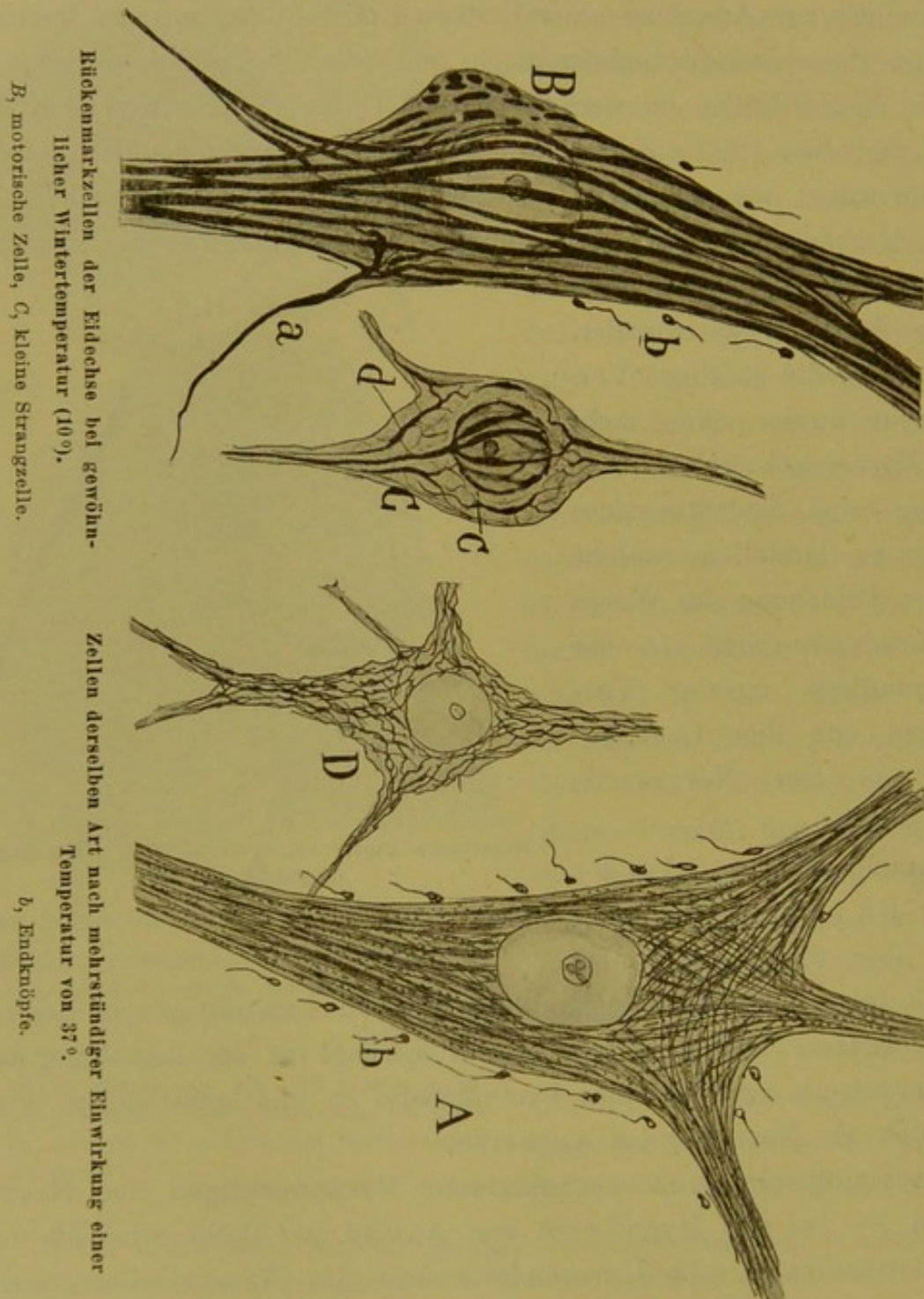
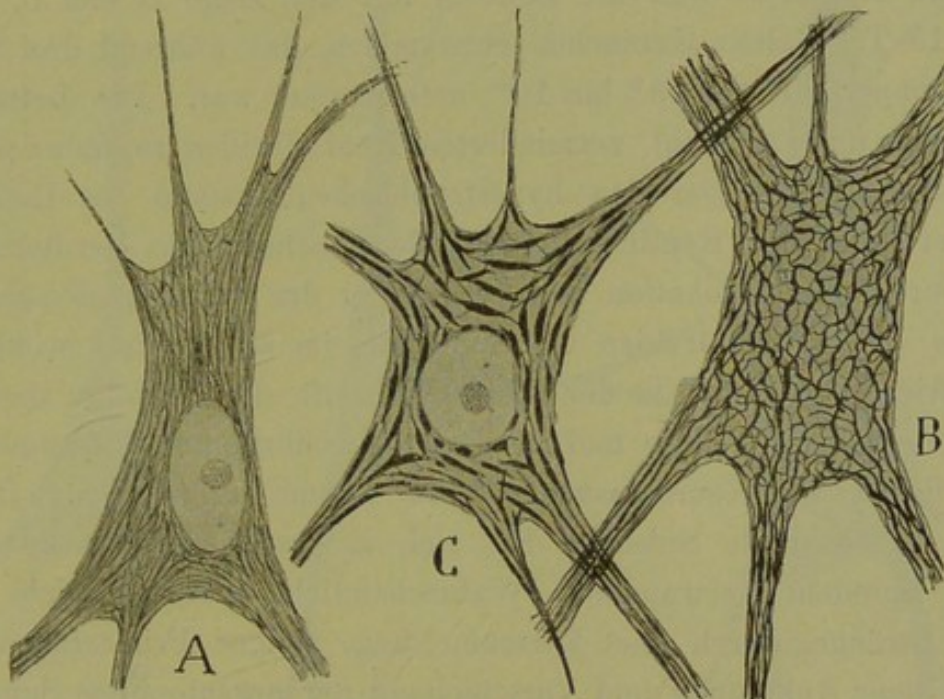


Fig. 42.

a) Veränderungen im Winterzustand der Reptilien. Man vergleiche die Zellen *A* und *D* der Fig. 42 mit den Zellen *B* und *C* der-

selben. Der Unterschied ist sehr erheblich: im aktiven Zustand (Wirkung der Ofenwärme, der Frühlingstemperatur) sind die Neurofibrillen sehr dünn, selbständig und füllen fast das ganze Protoplasma, während sie im winterlichen Ruhezustand (Temperatur von 10° C.) zu kolossalen Strängen verschmolzen sind und zwischen diesen weite, helle, von Neurofibrillen freie Zwischenräume entstehen. An die Stelle der unzähligen und etwas granulierten Fäden der aktiven Phase sind einige, vorwiegend im Sinne der grösseren Neuronaxe gerichtete Stränge getreten, welche unter

Fig. 43.



Rückenmarkszellen des mehrtägigen Kaninchens.

A, Zellen von einem erwärmten Kaninchen; B, C, Zellen von einem abgekühlten Kaninchen.

spitzen Winkeln anastomosieren. Im Niveau des Axenzylinders und der Dendriten scheinen zwei oder mehr solcher Stränge (manchmal gibt es nur einen) zu einem homogenen Schaft zu verschmelzen. Ausserhalb des Zellkörpers scheinen Axenzylinder und Dendriten wenig verändert.

Bei den kleinen Zellen scheint das Phänomen der Hypertrophie nicht durch Verschmelzung von Primitivfäden zustande zu kommen, sondern durch Dislozierung und Verdickung der argentophilen Substanz, d. h. jener spezifischen Substanz, welche bei den Neurofibrillenmethoden die Farbe festhält, an gewissen Stellen der Neurofibrillen.

b) Neurofibrillenveränderungen, die bei den Säugetieren durch die Einwirkung von Wärme und Kälte entstehen. In Fig. 43, *A* stelle ich eine Zelle aus dem Rückenmark eines 15 Tage alten Kaninchens dar, das während drei Stunden einer Temperatur von 30°C ausgesetzt war. Man beachte die extreme Feinheit und Blässe und die beträchtliche Menge der Neurofibrillen, deren argentophile Substanz beträchtlich vermindert ist. Der Körper der Zelle selbst erscheint verschmälert und verlängert, wie wenn ein grosser Teil des Neuroplasmas geschwunden wäre.

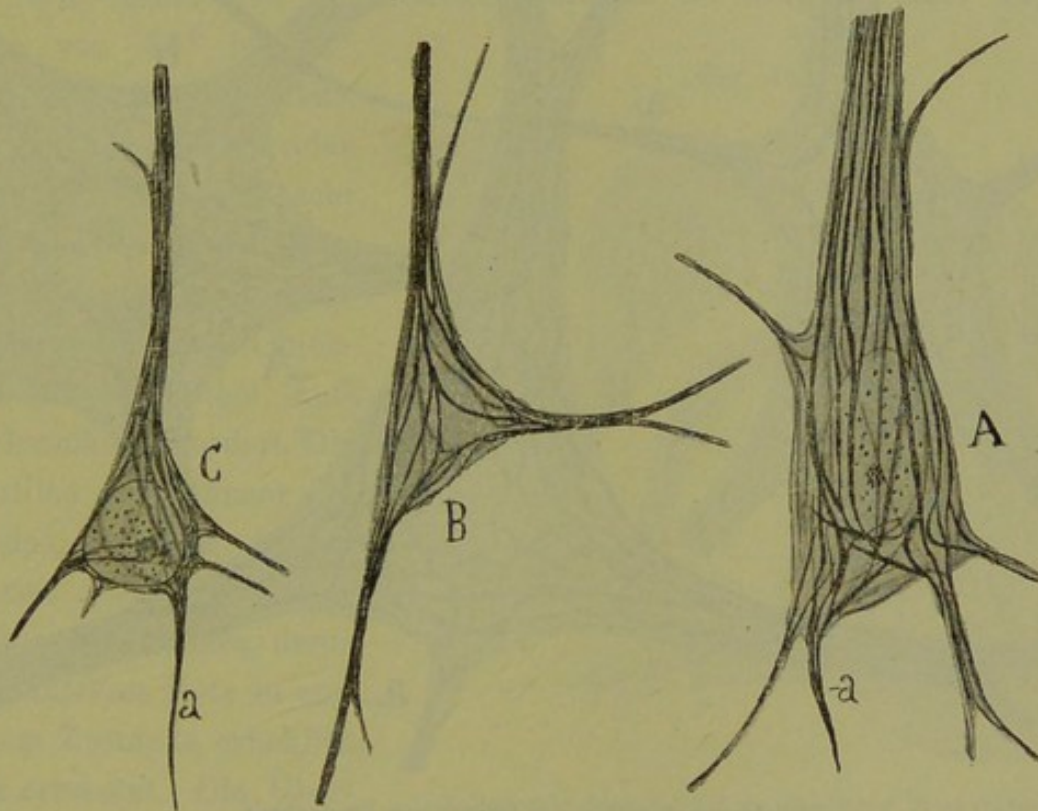
Man vergleiche nun die Zelle *A* mit der Zelle *B* und *C*, welche einem 15 Tage alten Kaninchen entstammen, das während drei Stunden einer Temperatur von 9° bis 10° unterworfen war. Die beträchtlich verdickten und an Zahl verminderten Neurofibrillen reproduzieren mit geringen Abweichungen den hypertrophischen Zustand des Reticulums der überwinternden Reptilien. Bei Zelle *B* scheint die Verdickung bedingt durch die Dislokation und Verdickung der argentophilen Substanz, die aus den Sekundärfäden verschwindet, um sich in den primären zu konzentrieren. Jedoch in der Zelle *C* greift die Störung tiefer und sind zahlreiche sekundäre und primäre Neurofibrillen verschwunden und weite, lichte, mit Neuroplasma gefüllte Räume aufgetreten. Die dislozierte argentophile Substanz hat sich in starke, rötlichschokoladenfarbige Spindeln verwandelt. Wahrscheinlich entstehen viele dieser dicken Stränge durch die Verschmelzung einiger Primärfäden unter gleichzeitiger Anhäufung und Verschiebung der argentophilen Substanz.*)

c) Ausgewachsenes, durch Erfrieren gestorbenes Kaninchen. Die erwähnten Metamorphosen beobachtet man auch, obschon weniger scharf, bei ausgewachsenen Tieren. Ein Kaninchen, das während einer Nacht der Einwirkung eines Wasserstrahls von 10° unter einer Glasglocke ausgesetzt war, zeigte an seinen Rückenmarksneuronen

*) Diese thermische Veränderung des Reticulums tritt so früh ein, dass man sie schon beim Embryo des Huhns am vierten Tage nach der Incubation konstatiert. Um sie zum Vorschein zu bringen, hat man nur eine oder zwei Stunden vor der Extraktion des Embryos das Ei abzukühlen. Jede Zelle des Rückenmarks und verlängerten Marks der neugeborenen Tiere oder der terminalen Föten reagiert auf die Kälte auf etwas besondere Art.

eine oberflächliche Strangbildung des Reticulums mit gleichzeitiger Entstehung grosser, lichter Zwischenräume. Die Mehrzahl der scheinbar intakten und selbständigen Neurofibrillen ist dicker als normal, infolge Überwiegens der argentophilen Substanz. Jedoch reicht die Veränderung nicht bis zur Bildung massiver Stränge, wie bei den wenige Tage alten Tieren, die abgekühlt waren; stets ist in diesen oberflächlichen Bändern oder Strängen eine längsgerichtete Streifung zu bemerken, aus

Fig. 44.



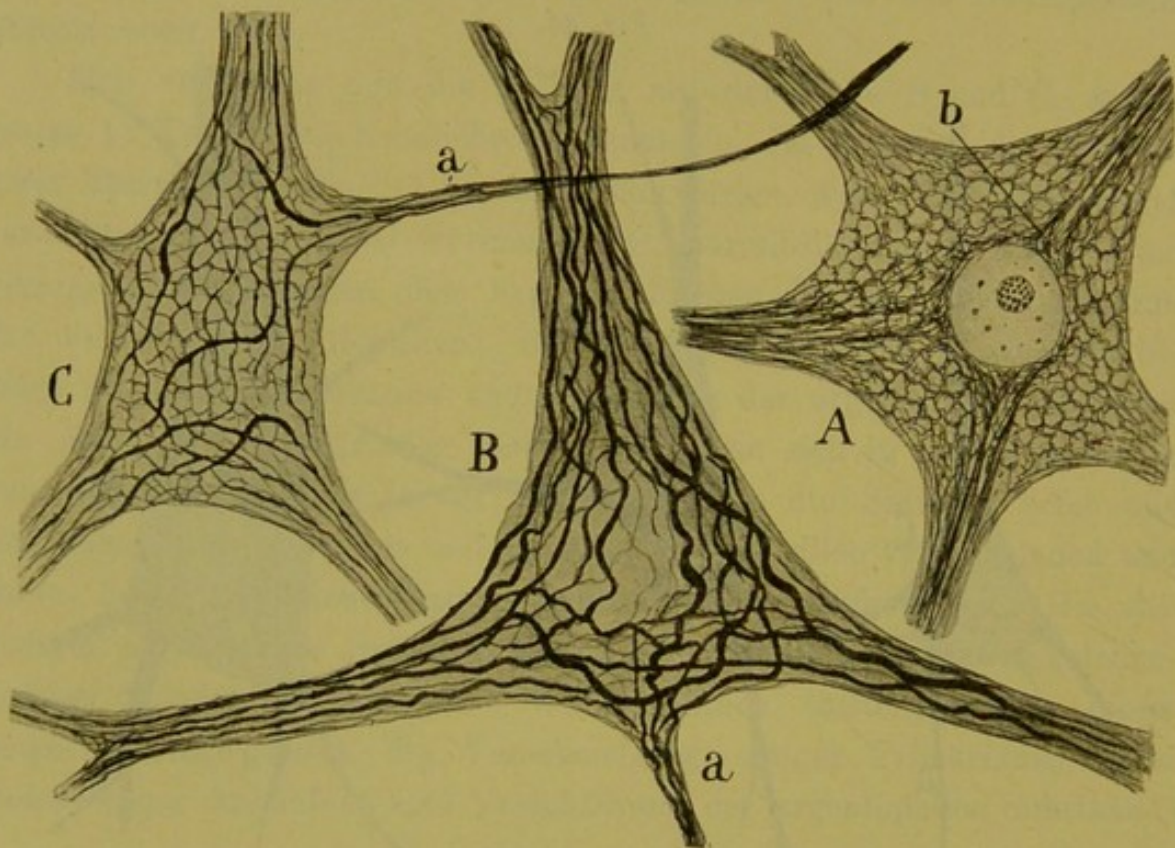
Band- und Lückenbildungen in den Zellen des Gehirns eines tollwütigen Kaninchens.

der zu entnehmen ist, dass ein jeder derselben durch Zusammentritt und innige Adhäsion von normalerweise getrennten Fasern entsteht.

d) Umgestaltung des Reticulums unter pathologischen Verhältnissen. Unter der Wirkung der Toxine des noch unbekanntes Keims der Tollwut erleidet das Reticulum der Nervenzellen des Gehirns, Kleinhirns, verlängerten Marks, Rückenmarks und der Ganglien eine Umformung, die mit der eben bei abgekühlten Tieren beschriebenen gänzlich vergleichbar ist. Hier kann der Prozess, der verschiedene

Phasen durchläuft, bis zur Bildung einiger kollossaler, geflechtartig angeordneter und absolut homogener Stränge führen. Wie ich in Fig. 45 C zeige, scheint bei den kleinen Zellen der Prozess mit einer Dislozierung der argentophilen Substanz zu beginnen, welche von den sekundären und einigen primären Fäden zu einer kleinen Zahl von allmählich verdickten Fäden führt. Bei den grossen Strangzellen exi-

Fig. 45.



Rückenmarkszellen des tollwütigen Kaninchens.

A, grosse, normale Strangzelle; B, Zelle derselben Art mit Riesensträngen; C, mittelgrosse Strangzelle mit beginnender Neurofibrillenhypertrophie.

tiert wahrscheinlich ebenfalls eine Verschmelzung von Neurofibrillen (Fig. 45, B). Zum Vergleich habe ich in der Fig. 45 eine grosse normale Strangzelle reproduziert.

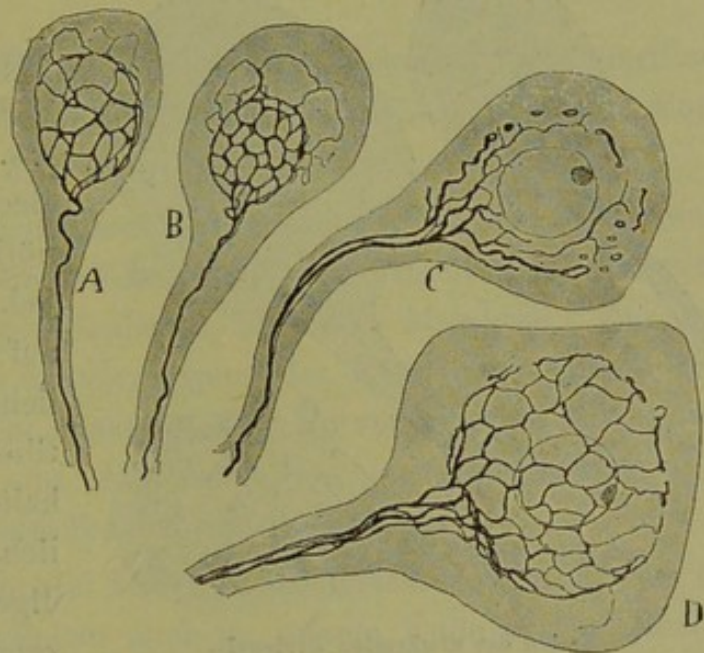
Dieselben wesentlichen Veränderungen erscheinen an den Gehirnpyramiden des tollwütigen Kaninchens und Hundes, wie man bei Prüfung der Fig. 44 finden wird, wo ich eine Riesenzelle (A) und zwei Zellen der Schicht der polymorphen Zellen zeichnete. Diese eigentüm-

lichen, sehr leicht zu untersuchenden Veränderungen sind von Marinnesco¹⁴⁰⁾ und Franca¹⁴¹⁾ bestätigt worden.

e) Physiologische Veränderungen an den Neurofibrillen von *Hirudo medicinalis*. In Fig. 46 zeige ich mehrere Zellen aus den Ganglien des Blutegels in normalem Zustande (Temperatur von 10°); man bemerkt, dass die Neurofibrillen mässig verdickt erscheinen, sowohl in den kleinen wie in den grossen Ganglienzelltypen. Das Silbernitrat pflegt sie schwarz oder kaffeebraun zu färben.

Wir setzen nun die Blutegel während 24 Stunden einer Temperatur von 30° bis 35° aus. Die Neurofibrillennetze der überlebenden Tiere (Fig. 47) sind sehr zart und so blass, dass ihre Beobachtung ein gutes apochromatisches Objektiv und sorgfältige Aufmerksamkeit erfordert. Die Fibrillen sind dünner geworden, nicht nur in den grossen Zellen, sondern auch in den kleinen, deren perinukleäres Netz in normalem Zustande erheblich dick erscheint. Die Überernährung scheint dieselbe

Fig. 46.



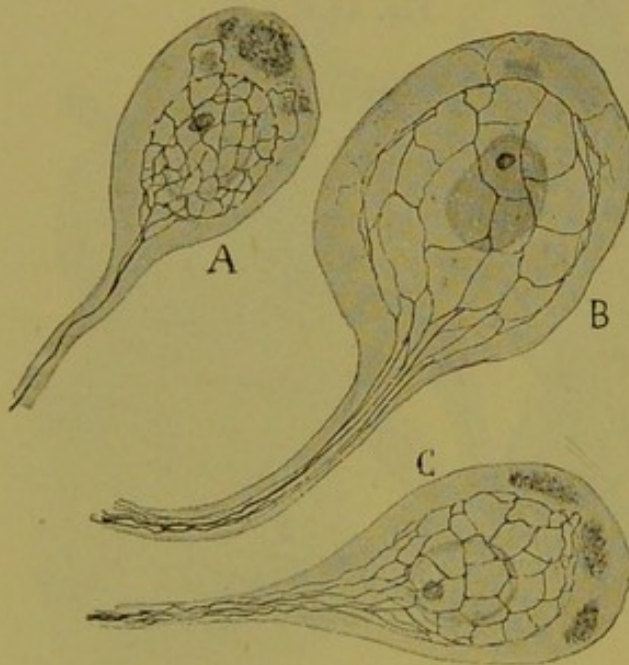
Zellen vom Blutegel bei gewöhnlicher Temperatur.

Wirkung zu haben wie die Wärme, sie erzeugt die Hyperaktivität der Zellen und vermindert das Kaliber der Neurofibrillen.

Ich füge noch hinzu, dass schon im normalen Zustand die Neurofibrillen des Blutegels ein sehr verschiedenes Aussehen haben, was, weil ohne bestimmte Regel und inkonstant bei jedem Nervenzelltypus auftretend, auf verschiedene physiologische Zustände zurückzuführen ist. Die bemerkenswerteren Phasen sind: Phase des grossen oder hypertrophischen Reticulums; Phase des sehr dünnen und blassen Reticulums; gemischte Phase, d. h. mit einem hypertrophischen und einem normalen

Teil des Reticulums (letzterer ist fast immer der obere); endlich Phase der partiellen Destruktion der Neurofibrillen. Diese letzte Phase ist stark vertreten bei den Blutegeln, welche hinreichend lange ohne Nahrung geblieben sind, und besteht in dem Zerfall des supranukleären Teils des Reticulums, dessen Reste in Form von kaffeebraunen Stäbchen oder Kugeln in der entsprechenden Gegend des Protoplasmas zerstreut sind. Unterhalb des Kerns bestehen die Neurofibrillen, gewöhnlich verdickt und retrahiert, fort und zeigen an den Bruchenden bald birnenförmige Verdickungen, bald enge Schlingen (Fig. 46).

Fig. 47.



Zellen des erwärmten Blutegels.

(In der Figur sind die Neurofibrillen nicht so dünn wie im Präparat.)

funktioniert hatten, während die hypertrophischen und retrahierten Reticula mit wenig aktiven oder solchen Neuronen koinzidieren, welche mehrere Stunden in Ruhe verharren.

Um dieses Kapitel nicht zu weit auszudehnen, will ich hier schliessen und unser gegenwärtiges Wissen über das Protoplasmareticulum in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Neurofibrillen bilden ein System von Fäden, die auf das Innere des Neuronprotoplasmas beschränkt sind, ohne jemals die Grenzen,

Fig. 46).

Es ist nicht leicht, alle diese Transformationen des Reticulums physiologisch zu deuten. Dazu sind noch weitere Beobachtungen und Experimente nötig. Nach der Analogie dessen jedoch zu urteilen, was bei den auf natürlichem oder künstlichem Wege abgekühlten Reptilien und Säugetieren statthat, halte ich es für wahrscheinlich, dass die feinen, vollständigen und blassen Netzformen ermüdeten Neuronen oder solchen entsprechen, welche eben mit einer gewissen Intensität

welche die Methoden von Golgi und Ehrlich uns am Zellkörper und den Zellfortsätzen zeigen, zu überschreiten.

2. Die von Bethe beschriebenen interstitiellen und perizellulären Neurofibrillennetze sowie die von Apathy in der Punktsubstanz und den sensiblen und sensorischen Endigungen der wirbellosen Tiere vermuteten sind blosse Phantasiegebilde, die weder durch die Methode dieser Forscher, noch durch die neuesten Methoden bestätigt werden.

3. Der zufällige Befund eines Falles neurofibrillärer Anastomose bei den wirbellosen Tieren kann, selbst wenn er mit Sicherheit sich nachweisen liesse, nicht zu der Annahme berechtigen, dass das Gleiche bei den Säugetieren statthat.

4. Bis jetzt sind die einzigen deutlich beobachteten Neurofibrillennetze intrazelluläre, d. h. innerhalb des Zellkörpers oder der Fortsätze, niemals zwischen den Neuronen gelegene.

5. Falls das Neurofibrillennetz Leitvermögen besitzt (was nicht bewiesen ist), so teilt es diese Eigenschaft mit den übrigen Zellteilen, dem Neuroplasma, dem Spongionplasma und der Membran. Zur Annahme des ausschliesslichen Leitvermögens des Reticulums müsste man sich korrekterweise vorstellen, dass für den Nervenstrom im Niveau der interneuronalen Kontakte eine Art Induktion par distance und eine Leitung quer durch die Neurofibrillen stattfindet.

6. Der Neurofibrillenapparat bildet — wenigstens soweit es sich um den Zellkörper handelt (vielleicht auch an seinem Ende in den Nerven und Dendriten) — kein festes System, sondern ist im physiologischen Zustande wichtigen Veränderungen unterworfen, vermöge deren das Zellkörpernetz seinen Bau umgestaltet, seine Bälkchen vereinfacht oder kompliziert usw.

7. Während dieser Veränderungen erfährt die Menge der argentophilen Substanz eine Zunahme oder Abnahme. Gewöhnlich verbindet sich der Zustand der Hyperaktivität mit der Abnahme dieser Substanz und mit der Verfeinerung und Vermehrung der Zellkörperneurofibrillen, während der Zustand der Ruhe, der Erstarrung durch Kälte- usw. Einwirkung sich durch die Vereinfachung der Trabekel des Netzes und die Vermehrung der argentophilen Substanz zu erkennen gibt.

Wir wissen nicht, mittelst welchen Mechanismus die Neurofibrillenhypertrophie die Bahnung des Protoplasmas vermindert, oder auf welche Weise sie die funktionelle Tätigkeit abstumpft. Das einzige, was sich vermuten lässt, ist, dass diese Metamorphosen von einer voraufgehenden physischen Bedingung abhängen: von der Wärme. Eine Verminderung der Temperatur aus innerer oder äusserer Ursache ändert die Architektur des Reticulums und schafft Widerstände für den Durchgang der Nervenströme. Vielleicht stellt bei den höheren Tieren die Wärme selbst einen blossen Effekt der funktionellen Erregung dar, und die Kälte ist eine Folge der Ruhe. Jedenfalls erfordert dieser Punkt eingehendere und genauere Untersuchungen als die, welche ich habe ausführen können.

Literatur.

¹⁾ S. Ramón Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, & Paris, 1894, p. 52.

²⁾ S. Ramón Cajal, Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, tom. VII, 1891.

³⁾ Cl. Sala y Pons: La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.

⁴⁾ L. Edinger, Sur l'Anatomie comparée du corps strié (cerveau des oiseaux).
Siehe besonders:

⁵⁾ Edinger, Wallenberg u. Holmes, Das Vorderhirn der Vögel. Abhandl. der Senckenbergischen Naturforsch. Gesellschaft. Bd. XX. 1903.

⁶⁾ Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. — 1. Das Vorderhirn. Abhandl. der Senckenbergischen Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt a. M., 1888.

— Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Frankfurt a. M., 1896.

⁷⁾ P. Ramón, El encéfalo de los reptiles. Barcelona, 1891.

— Estructura del encéfalo del camaleón. Rev. trim. microgr. Tom. I, 1896.

⁸⁾ S. Ramón Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, &, 1891.

⁹⁾ Neumayer, Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, 1895.

¹⁰⁾ A. Meyer, Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anzeiger, Bd. X.

¹¹⁾ Stieda, Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXV.

¹²⁾ Rabl-Rückhardt, Das Centralystem des Alligators. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXX.

¹³⁾ Spitzka, Journal of nervous and mental Diseases. 1880.

¹⁴⁾ Edinger, Riechapparat und Ammonshorn. Anat. Anzeiger, Bd. VIII, Nr. 10, 1893.

¹⁵⁾ A. Meyer, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 55, Siehe auch: Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anz., Bd. X, Nr. 15.

¹⁶⁾ E. Smith, Die Fascia Dentata. Anat. Anzeiger, Bd. XII, Nr. 4 u. 5, 1896.

¹⁷⁾ Oyarzum, Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 35, 1890.

¹⁸⁾ S. R. Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etcétera. II. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles, y aves. Agosto, 1891, Barcelona.

¹⁹⁾ C. Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

²⁰⁾ Berder, La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hemisphères de la grenouille. Thèse. Lausanne, 1893.

²¹⁾ P. Ramón, Investigaciones micrográficas en el encéfalo de batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

— L'encephale des amphibiens. Bibliographie anatomique, num. 6, 1896.

— Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. Rev. trim. microg. t. V, 1900.

²²⁾ Stieda, Studien über das Central-Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig, 1870.

²³⁾ Osborn, A contribution to the internal structure of the amphibian brain, 1888.

²⁴⁾ Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn, 1888.

²⁵⁾ Köppen, Zur Anat. des Froschgehirns. Arch. für Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1896.

²⁶⁾ F. G. Studnicka: Zur Geschichte des Cortex cerebri. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft, Versamml. in Strassburg vom 13. bis 16. Mai 1894.

²⁷⁾ Nakagaba, Journ. of Morphol., 1891.

²⁸⁾ Kölliker, Embryologie, etc. (Trad. franc.), pag. 585. Paris, 1882.

— Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. II, 1896.

²⁹⁾ W. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente.

— Verhandl. d. X. internation. mediz. Kongress. Bd. II, 1891.

— Siehe auch: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns etc. Leipzig, 1904.

³⁰⁾ W. His, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns etc. Leipzig, 1904.

³¹⁾ Wignal, Recherches sur le developpement de la substance corticale du cerveau et du cervelet. Arch. de physiol. nor. et pathol.

³²⁾ S. R. Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. Tom. VII, 1891.

³³⁾ G. Retzius, Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren. Biol. Forering Forhandl., 1891.

— Die Cajalschen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. Biol. Miters. N. F. Bd. V, 1893.

³⁴⁾ Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre, Bd. II, 6. Aufl., 1896.

³⁵⁾ Stefanowska, Evolution des cellules nerveuses chez la souris après la naissance. Bruxelles, 1898.

³⁶⁾ Berkley, The intracerebral nerve-fibre terminal apparatus etc. John Hopkins Hospit. Reports, vol. VI, 1896.

³⁷⁾ André Thomas, Contribution à l'étude du développement des cellules de l'écorce cérébrale par la méthode de Golgi. Compt rend. des séances de la Société de Biologie. Séance du 27 janvier, 1894.

³⁸⁾ Magini, Sur la neuroglie et les cellules nerveuses cérébrales chez les foetus. Arch. ital. de Biol, tomo IX.

³⁹⁾ S. Ramón Cajal, Un sencillo método de coloración selectiva del reticulo protoplásmico y sus efectos en los diversos órganos nerviosos. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. II, 1903.

⁴⁰⁾ S. R. Cajal, Les nouvelles idées sur la Structure du système nerveux etc. Paris, 1894.

⁴¹⁾ Flechsig, Gehirn und Seele. Leipzig, (Rektoratsrede), 1894. Siehe auch Neurol. Centralbl., 1895.

⁴²⁾ Van Gehuchten, Structure du Telencéphale (Centres de projection et centres d'Association). Conférence faite à l'assemblée générale de la 66^e session de la Société scientifique de Bruxelles, tenue à Malines. Le 29 Octobre, 1896.

⁴³⁾ J. Soury, Système nerveux central. Structure et Fonctions, Paris, 1899.

⁴⁴⁾ Monakow, Arch. f. Psychiatrie, vol. 27.

— Siehe besonders:

Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Grosshirn. Ergebn. d. Physiol. 1. Jahrg, Wiesbaden, 1902.

⁴⁵⁾ Déjerine, Sur les fibres de projection et d'association des hémisphères cérébraux. Société de Biol.

⁴⁶⁾ Ferrier et Tourner, An experimental research upon cerebro-cortical afferent and efferent tracts. Proc. of the Royal Soc., vol. 57. Neurol. Centralblatt, 1898.

⁴⁷⁾ Rutishauser, Experimenteller Beitrag zur Stabkranzfaserung im Frontalhirn des Affen. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. V, 1899.

⁴⁸⁾ Siemerling, Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Lokalisation. Versamml. des Vereins der deutsch. Irrenärzte zu Bonn am 17. Sept. 1898, Vortrag.

⁴⁹⁾ O. Vogt, Flechsig's Associations-Centrenlehre, ihre Anhänger und Gegner. Zeitschr. f. Hypnotismus, etc., Bd. V, Heft 6.

⁵⁰⁾ Mahaim, Centres de projection et centres d'association, etc., Liège, 1897.

⁵¹⁾ Flechsig, Neue Untersuchungen über die Markbildung in den menschlichen Grosshirnlappen. Neurol. Centralbl., 1 November 1898.

⁵²⁾ S. R. Cajal, Die Bewegungsrinde. Diese Studien. Heft 1. 1900. (Spanisch, 1899).

⁵³⁾ Tanzi, Una teoria dell' allucinazione. Riv. di Patol. ner. e mentale, vol. VI, fasc. 12, 1901.

⁵⁴⁾ S. R. Cajal, Estructura del quiasma óptico y teoria general de los entrecruzamientos de las vías nerviosas. Rev. trim. microgr., tom. III, 1898. Deutsche Übersetzung (Struktur des Chiasma opticum nebst einer allgemeinen Theorie der Kreuzung der Nervenbahnen). Leipzig, J. A. Barth, 1899.

⁵⁵⁾ Rabl-Rückhard, Sind die Ganglienzellen amöboid? etc. Neurol. Centralbl. Nr. 7, 1890.

⁵⁶⁾ M. Duval, Hypothèses sur la physiologie des Centres nerveux; théorie histologique du sommeil. C. R. de la Soc. de biol. 2 febr. 1895.

Siehe besonders: Les neurones, l'amöboidisme nerveux et la theorie histologique du sommeil. Revue de l'École d'Anthropologie de Paris. Tomo X, fasc. II, 1900.

⁵⁷⁾ Wiedersheim: Anat. Anzeiger. D., 1890.

⁵⁸⁾ Demoor, La Plasticité morphologique des neurones cerebraux. Travail fait à l'Institut Salvy, Arch. de biol. de Bruxelles. Tom. XIV, 1896.

⁵⁹⁾ Stephanowska, Les appendices terminaux des dendrites cerebraux et leurs différentes états physiologiques. Trav. du Lab. de l'Institut Salvy. Bruxelles, 1897.

⁶⁰⁾ Odier, Recherches experimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la moelle epinière. Genève, 1898.

⁶¹⁾ Querton, Le sommeil hibernal et les modifications des neurones cérébraux. Trav. de Lab. de l'Institut Salvy. Tom. II, Bruxelles, 1898.

⁶²⁾ J. Havet, L'état moniliforme des neurones chez les invertébrés et quelques remarques sur les vertébrés. La Cellule. Tom. 21, 1899.

⁶³⁾ Kölliker, Kritik der Hypothesen von Rabl-Rückhard und Duval über amöboide Bewegungen der Neurodendriten. Aus d. Sitzungsber. d. Würzburg. Phys.-med. Gesellschaft, 1895. Sitz. 9. März, 1895.

⁶⁴⁾ Azoulay, Psychologie histologique et texture du système nerveux. L'Année psychologique, 1896.

⁶⁵⁾ Soukhanoff, Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. La Cellule, tom. 14, 1898.

— Siehe auch: Journal de Neurologie, 1898; und

— L'anatomie pathologique de la Cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variqueuse des dendrites de l'écorce cérébrale. La Cellule, 1898.

⁶⁶⁾ Lugaro, Sulle modificazione morfologiche funzionali dei dendriti delle cellule nervose. Riv. de patol. nerv. e mentale, 1898.

⁶⁷⁾ Reusz, Ueber Brauchbarkeit der Golgi'schen Methode in der Physiol. u. Pathol. der Nervenzelle. Magyar sevoin Archivum III., 1902.

⁶⁸⁾ Lugaro, Sulle modificazione delle cellule nervose, etc., 1895.

⁶⁹⁾ Narbut, Zur Frage des histologischen Schlafes. Obosrenige Psych., Nr. 3, 1901.

⁷⁰⁾ Van Gehuchten, Anatomie du système nerveux. 3^a Edit., 1900, tom. I, pag. 279.

- 71) Renaut, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. Bull. de l'Acad. de Med., Paris, 1895.
- 72) Tanzi, I fatti e le induzioni nell'odierna istologia del sistema nervoso. Riv. sperim. di fren. e di med. leg. Tom. XIX, 1893.
- 73) E. Lugaro, I recenti progressi dell' Anatomia del sistema nervoso in rapporto alla Psicologia et alla Psichiatria. Riv. di pat. ner. e ment. Vol. IV, fasc. 11 et 12, 1899.
- 74) S. Ramón Cajal, Consideraciones sobre la Morfología de la célula nerviosa. Madrid, 1895.
- 75) Cajal, Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lobulo cerebral electrico del torpedo. Rev. trim. de Histol. norm. y patol., Nr. 2, 1888.
- 76) Renaut, Bulletin de l'Acad. de Medicine de Paris. Séance, 5 Mars 1895.
- 77) Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y los vertebrados. Tom. I, pag. 113 u. folg.
— Siehe auch: Journal de l'Anat. et de la Physiol. Vol. 32, 1896.
- 78) Cajal, Las celulas de cilindro-eje corto della capa molecular del cerebro. Rev. trim. microgr. Tom. 11, 1897.
- 79) Golgi, Intorno alla struttura delle cellule nervose. Bollettino della società medico-chirurgica di Pavia. Sed. 19. Aprile 1898.
- 80) Bethe, Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren. Morphol. Arbeit. v. Schwalbe. Bd. 8, H. 7. 1898.
- 81) Cajal, La red superficial de las celulas nerviosas centrales. Rev. trim. microgr. Tom. III, 1898.
- 82) Donaggio, Rivista sperimentale di Freniatria. Vol. 24. 1898—1899. Fasc. 2, 3 u. 4.
- 83) Bethe, Ueber die Neurofibrillenzellen in den Ganglienzellen von Wirbelthieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55, 1900.
- 84) Nissl, Nervenzellen und graue Substanz. Münchener med. Wochenschrift, 1899.
- 85) S. Meyer, Ueber centrale Neuritenendigungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 54, 1899.
- 86) H. Held, Ueber den Bau der grauen und weissen Substanz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil., 1902.
- 87) Donaggio, Sulla presenza di sottile fibrille tra le maglie del reticulo periferico nella cellula nervosa. Bibliogr. anat., fasc. 4, 1901.
- 88) Cajal, Consideraciones criticas sobre la teoria de Bethe acerca de la estructura y conexiones de las celulas nerviosas. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. II, 1903.
- 89) Ruzicka, Zur Geschichte und Kenntnis der feineren Struktur der Nucleolen der centralen Nervenzellen. Anat. Anzeiger, Bd. 16, No. 21—22, 1899.
- 90) Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Aus Bonnet-Merkels anatomischen Heften, Bd. 15, 1900.

- ⁹¹⁾ Cajal, Un sencillo metodo de coloracion selectiva del reticulo protoplasmatico etc. Trab. del Labor. de Investig. biolog. etc., Tom. II, 1903.
- ⁹²⁾ Tello, Las neurofibrillas en los verdebrados inferiores. Trab. del Lab. de Invest. biol., Tom. III, 1904.
- ⁹³⁾ H. Held, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen etc., III. Abteilung. Arch. f. Anat. u. Physiol. etc., 1897.
- ⁹⁴⁾ Levi, Contributo alla fisiologia della celula nervosa. Riv. di patol. nervosa e mentale. Vol. I, fasc. 5, 1896.
- ⁹⁵⁾ Marinesco, Recherches sur les granulations et les corpuscules colorables des cellules du système nerveux etc. Zeitschrift f. allgem. Physiol., III. Bd., 1. Heft, 1903.
- ⁹⁶⁾ Levi, Su alcuni particolarità di struttura del nucleo delle cellule nervose etc. Rivista di patol. nerv. e mentale. Vol. I, fasc. 4, 1896.
- ⁹⁷⁾ v. Lenhossek, Ueber den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. Arch. f. Psychiatrie, Bd. 29, H. 11, 1897.
- ⁹⁸⁾ Cajal, Estructura del protoplasma nervioso. Rev. trim. microgr., Tom. I, 1896.
- ⁹⁹⁾ C. Golgi, Sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. Boll. d. s. Med.-Chirurg. di Pavia, fas. II, 1898.
- ¹⁰⁰⁾ C. Golgi, Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei Gangli spinali. Ibid., 1899.
- ¹⁰¹⁾ Holmgren, Beiträge zur Morphologie der Zelle. Aus den Anat. Heft. Herausg. v. Merkel u. Bonnet. 25. Band, 1904.
- ¹⁰²⁾ Retzius, Ueber Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Ergänzungsheft d. Anat. Anzeiger. Bd. 19, 1901.
- ¹⁰³⁾ Studnicka, Ueber das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen etc. Anat. Anzeiger, Bd. 16, Nr. 15—16, 1899.
- ¹⁰⁴⁾ Kopsch, Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen etc. Sitzungsber. der kgl. preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin. Bd. 49, 1902.
- ¹⁰⁵⁾ Misch, Das Binnennetz der spinalen Ganglien. Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 20, Heft 10—12, 1903.
- ¹⁰⁶⁾ Negri, Di una fina particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. Boll. soc. med. chir. di Pavia, Nr. 1, 1900.
- ¹⁰⁷⁾ Cajal, El aparato tubuliforme del epitelio intestinal de los mamíferos. Trab. d. Lab. de Inv. biol., Tom. 11, 1904.
- ¹⁰⁸⁾ D. Sanchez, Un sistema de finisimos conductos intraprotoplasmicos hallado en las celulas del intestino di algunos isopodos. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.
- ¹⁰⁹⁾ Soukanoff, Sur le réseau endocellulaire de Golgi dans les éléments nerveux de l'écorce cerebrale. Le Neuraxe, Vol. IV, 1903.
- ¹¹⁰⁾ Olmer, Recherches sur les granulations de la cellule nerveuse. Lyon, 1901.

- ¹¹¹⁾ Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. *Mitteil. a. der Zool. Station zu Neapel.* Bd. 12, H. 4, 1897.
- ¹¹²⁾ Lenhossek, Ramón y Cajals Fibrillenmethode. *Neurol. Centralblatt,* Nr. 13, 1904.
- ¹¹³⁾ Donaggio, Il reticolo fibrillare endocellulare etc. *Rivista sperimentale di Freniatria.* Vol. XXX, fasc. 2, 1904.
- ¹¹⁴⁾ Cajal, Das Neurofibrillennetz der Retina. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.,* Bd. XXI, Heft 4—8, 1904. (Spanisch: *Trab. del Lab. de Inv. biol.,* Tom. III, 1904.)
- ¹¹⁵⁾ v. Gehuchten, Considérations sur la structure interne des cellules nerveuses et sur les Connexions anatomiques des neurones. *Le Neuraxe,* Vol. VI, 1904.
- ¹¹⁶⁾ Retzius, Punktsubstanz, „nervöses Grau“ und Neuronenlehre, etc. *Biolog. Untersuch. N. Folge,* Bd. XII, Nr. 1 u. 2, 1905.
- ¹¹⁷⁾ Nageotte, La structure fine du système nerveux. *Revue des idées.* Paris, 1905.
- ¹¹⁸⁾ Lugaro, Sullo stato attuale della teoria del neurone. *Arch. di Anat. e di Embriologia.* Vol. III, fasc. 2, 1904.
— Siehe auch die allgemeine Übersicht in: *Riv. di patol. nerv. e mentale.* Vol. IX, 1904.
- ¹¹⁹⁾ H. Held, Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüsse und der Struktur der Sehzellen. *Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* Nr. 11. Leipzig, 1904.
- ¹²⁰⁾ Bielschowsky, Die Silberimprägnation der Neurofibrillen. *Neurolog. Centralbl.* Nr. 21, 1903.
- ¹²¹⁾ Rossi, L'intima struttura delle cellule nervose umane. *Manicomio. Prov. di Milano in Mombello.* *Le Neuraxe,* Vol. VI, fasc. 3, 1904.
- ¹²²⁾ Michotte, Contribution à l'étude de l'histologie fine de la cellule nerveuse. *Le Neuraxe.* Vol. VI, fasc. 3, 1904.
- ¹²³⁾ Joris; A propos d'une nouvelle méthode de coloration des neurofibrilles. *Bull. de l'Acad. Royale de Médecine de Belgique.* Tom. XVIII, 1904.
- ¹²⁴⁾ Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, 1903.
- ¹²⁵⁾ Cajal, Las células estrelladas de la capa molecular del cerebelo. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tom. IV, fasc. I, 1905.
- ¹²⁶⁾ Bielschowski u. Wolff, Zur Histologie der Kleinhirnrinde. *Journ. f. Physiologie u. Neurologie,* Bd. IV, 1904.
- ¹²⁷⁾ Cajal, Contribucion al estudio de la estructura de las placas motrices. *Trab. del Lab. de Inv. biol.* Tom. III, fasc. 2 y 3, 1904.
- ¹²⁸⁾ Dogiel, Ueber die Nervenendigungen in den Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen etc. *Anat. Anzeiger,* Bd. 25, 1904.

¹²⁹⁾ Tello, Estructura de las Terminaciones en los pelos comunes y tactiles de los mamiferos y en las pestañas del hombre. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. IV, 1905.

¹³⁰⁾ Donaggio, Le fibrille nelle cellula nervosa dei mammiferi. Bibliogr. anat., fasc. 5, Tom. XII.

¹³¹⁾ Cajal, Asociacion del metodo del nitrato de plata con el embrionario etc. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.

— Siehe auch: Bibliographie anatomique, 1904.

¹³²⁾ Lugaro, Sul valore respectivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma delle cellule nervose. Rivist. di Patol. nerv. e mentale. Januar, 1896.

¹³³⁾ Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tom. 1, 1897. Siehe die Fig. 41, pag. 127.

¹³⁴⁾ Cajal, Tipos celulares de los ganglios sensitivos del hombre y mamiferos. Revist. de la Real. Acad. de Ciencias de Madrid. Tom. II, No. 2, März 1905.

¹³⁵⁾ Auerbach, Neurologisches Centralblatt, No. 10, 1897.

¹³⁶⁾ Cajal, Variaciones morfologicas normales y patologicas del reticulo neurofibrillar. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.

¹³⁷⁾ Cajal, Variaciones morfologicas del reticulo nervioso de invertebrados y vertebrados sometidos á la accion de condiciones naturales. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. III, 1905.

¹³⁸⁾ Marinesco, Nouvelles recherches sur les neurofibrilles. Revue neurologique, No. 15, 1904.

¹³⁹⁾ C. Franca, La rage chez les Muridae. Comp. rend. des séances de la Société de Biologie. März, 1905.

¹⁴⁰⁾ Cajal y D. Garcia, Las lesiones del reticulo de las celulas nerviosas en la rabia. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. V, 1904.

¹⁴¹⁾ Simarro, Nuevo metodo histologico de impregnacion por las sales fotograficas de plata. Rev. trim. microgr., Tom. V, 1900.

Sach- und Namenregister zu Heft 1 bis 5.

SACHREGISTER.

- A**ccessorische Körper V, 88.
Alveare sphenio-ammonische Bahn IV, 155.
Ammonshorn II, 45, 67; IV, 33, 40, 42, 125, 126, 131.
— rudimentäres, der Reptilien V, 21.
Amöboidismus der Nervenzelle V, 68.
Amygdala IV, 192.
Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn V, 41.
Anastomosen, interzelluläre V, 123.
Anpassung, histologische Hypothese V, 67.
Assoziation, histologische Hypothese V, 67, 76.
Assoziationszentra I, 66, 74; II, 2, 90, 94, 95; V, 42; bei kleinen Säugetieren V, 8; bei Reptilien V, 19.
Assoziationsfasern I, 65, 70, 72; II, 32, 104; III, 10; IV, 60, 80, 94; V, 6, 76.
Assoziative sensorisch-kommemorative und interkommemorative Bahnen V, 59, 76.
Autoregeneration der Nervenfasern V, 123.
Axenzylinder I, 14, 19, 23, 27, 32, 37, 40, 46, 51, 52, 56, 57, 59, 68; II, 23, 28, 30, 31, 43, 51, 56, 60, 63, 73, 101, 105, 107; III, 7, 29, 34, 51, 61, 62, 67; IV, 25, 30, 49, 54, 58, 60, 66, 79, 101, 174.
Balkenfasern II, 98; V, 55, 65.
Bechterewscher Streif I, 7; II, 23.
Bedeutung der Rindenforschung I, 1.
Bewegungsrinde II; Charakteristikum II, 81; Funktion II, 87, 93; allgemeine und spezifische Faktoren II, 109.
Bewusstsein V, 61.
Bipolare Phase der Nervenzellen V, 32.
— Zellen II, 33.
Birnenförmige Zellen I, 16; II, 19, 34; III, 6.
Bulbärrinde IV, 28.
Bulbus olfactorius IV, 3; äussere Wurzel des — IV, 26.
Cajalsche Fasern I, 6, 66; II, 80, 88.
— Zellen I, 12; II, 22, 28; IV, 13, 49.
Capsula extrema III, 60.
Centralwindung, hintere II, 11, 75, 97.
— vordere II, 14, 61.
Centrifugale Fasern des Bulbus olfactorius IV, 17.
Centripetale Fasern, Bildung V, 34; II, 93, 97.
Centrum angulare s. sphenio-occipitale IV, 99, 110, 137.
Chromatinspindeln II, 57; V, 90.
Cingulum IV, 160, 164, 171, 173.
Claustrum III, 61.
Collateralen I, 14, 17, 19, 32, 37, 46, 67; II, 26, 31, 43, 44, 45, 56, 101, 105; III, 10, 19, 29, 34, 43; IV, 15, 26, 49, 55, 56, 66, 86, 92, 99, 164, 165; V, 33.
Commissur, vordere, IV, 19, 22, 80; V, 21, 65.

- Corpus callosum II, 98; IV, 177, 183; V, 55.
- Corpus striatum II, 92; III, 63, 65; V, 14.
- Cuneus I, 6.
- D**endriten I, 17, 21, 23, 25, 31, 33, 49, 57, 69; II, 24, 26, 28, 46, 51, 73; IV, 5, 9, 13, 54, 60, 99; Auftreten der — V, 33.
- Doppeltgebüschelte Zellen I, 73; II, 47, 61, 71; III, 13, 14, 15, 22, 33, 47, 49, 52, 56, 59.
- Dreieckige Zellen V, 113; der Sehrinde I, 57; der Bewegungsrinde II, 18, 33, 40, 41, 75, der Hörrinde III, 23, 24, 49, 50; der Riechrinde IV, 30, 60, 78, 104; der Regio interhemisphaerica IV, 165.
- Dualität der Hirnrinde II, 96.
- E**inheit der räumlichen und akustischen Empfindung V, 64.
- Elementargitter V, 119.
- Emotion V, 75.
- Endogene Fasern II, 105.
- Epitheliale Schicht des Bulbus olfactor. IV, 23.
- Epithelialzone bei Vögeln V, 13; bei Batrachiern V, 23, bei Fischen V, 26; bei Nagetieren V, 28; beim menschlichen Fötus V, 29.
- Ermüdung, histologische Hypothese V, 67.
- Ersparnis an Raum und Protoplasma V, 67; II, 41; III, 59.
- Exogene Fasern I, 65; II, 80; III, 37, 41; IV, 130 (des Ammonshorn und der Fascia dentata).
- F**ascia dentata II, 45, 67; IV, 129, 131.
- Fasciola cinerea IV, 189.
- Fibrilläre Schicht der Bulbarrinde IV, 28.
- Fissura calcarina I, 9, 71.
- limbica s. rhinalis IV, 38, 43.
- Flechsigs Theorie V, 41.
- Fornix longus II, 94.
- Fronto-sphenoidale Fasern IV, 84, 85.
- G**anglion arcuatum IV, 168.
- präcallosum IV, 167.
- Gedächtnis, histologische Hypothese V, 67.
- Gennarischer Streif I, 61, 63, 65; II, 86.
- Glomeruli des Bulbus olfactorius IV, 4.
- Golgische Zellen I, 57; III, 25; IV, 13.
- Golgi-Holmgrensche Kanäle V, 92.
- Gyrus fornicatus, Längsfasern II, 94; VI, 160; weisse Substanz IV, 170.
- hippocampi IV, 33; Unterschied von den übrigen Rindengegenden IV, 65.
- H**istogenese der Hirnrinde V, 28.
- Horizontalzellen I, 6, 12; II, 22, 28, 33; IV, 28, 48, 74, 99.
- Hörrinde III; Mechanismus der Stromverbreitung III, 40.
- I**nselrinde III, 1, 54.
- Instinkt V, 61.
- Intellekt V, 61.
- Intellektueller und emotiver Doppelprozess, Lokalisation V, 75.
- Interneuronale Verbindungen, Entwicklung V, 76.
- Intrazelluläre Netze V, 124.
- K**ern der Nervenzelle V, 86.
- Kompensation, histologische Hypothese V, 67.
- Konzentrische Symmetrie V, 66.
- Korbzellen II, 17.
- Körner I, 74; II, 17, 55; V, 112; der vorderen Zentralwindung II, 61, 69; der Hörrinde III, 15, 22, 36, 47, 52, 56; des Bulbus olfactorius IV, 10, 106; der Fascia dentata IV, 129; der Batrachier V, 24.
- Körner, Nisslsche V, 90.
- Krystalloid der Nervenzelle V, 94.
- L**obulus frontalis IV, 28.
- olfactorius accessorius IV, 23.
- paracentralis II, 14.
- pyriformis IV, 26, 33, 97.

- M**arkfasern I, 7, 57, 61; II, 23, 24, 79, 80; III, 7, 8, 34, 60; IV, 14.
 Martinottische Fasern I, 12; II, 23, 24, 39, 79; III, 7, 8, 34, 47; IV, 49, 99, 165.
 Membran der Nervenzelle II, 67; V, 80.
 Merkzentra, primäre V, 50, 52, 54.
 — sekundäre V, 50, 52.
 Mitralzellen IV, 9, 30, 113.
 Molekularschicht s. Plexiforme Schicht.
 Motorische Rinde s. Bewegungsrinde.
 Monopolare Zellen II, 32.
Nervenkollateralen, Auftreten der V, 33.
 Nervenplexus der Sehrinde I, 59; der Bewegungsrinde II, 13, 16, 79; sensibler II, 80, 82, 83, 93, 97; Hörrinde III, 6, 7, 8, 9, 34 u. ff., 64; des Bulbus olfactorius IV, 3, 14; der Riechrinde IV, 54, 63, 71, 75, 102, 103; der Regio interhemisphaerica IV, 164.
 Nervenzellen, morphologische Differenzierung V, 31; Struktur V, 80.
 Nester, perizelluläre II, 65.
 Neuroplastenphase V, 31; II, 34.
 Neurofibrillen, Bildung V, 34, 91, 97; primäre Fäden V, 100; sekundäre Fäden V, 100; perinucleäre Fibrillen V, 106; physiologische Bedeutung der Neurofibrillen V, 117; physiologische und pathologische Veränderungen V, 125.
 Neuroglia, I, 12; II, 20, 22; III, 6, 59, 60; IV, 7, 49, V, 38 (Entwicklung).
 Neurogliaforme Zellen II, 39, 71; III, 21, 25, 33, 49, 56, 67; IV, 7, 49.
 Neurontheorie V, 123.
 Neuroplasma V, 95.
 Neurospongium V, 93.
 Nissl-Präparate, Vergleich mit Neurofibrillenpräparaten V, 114.
 Nuklein V, 87.
 Nukleolus V, 86.
Obere Olfaktoriuswurzel, Endkern IV, 113.
- Occipitalrinde I, 9.
 Ödematin V, 89.
 Olfaktorius, Endverzweigung IV, 4.
 Olfaktoriussystem IV, 1.
 Optikusfasern d. Sehrinde I, 63.
 Organisationsplan des Gehirns V, 41, 62.
- P**arallelismus der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung III, 52; V, 39.
 Parapygnomorphe Zellen III, 4.
 Perzeptionszentra V, 54.
 Perizelluläre Nester I, 53, 54; II, 65, 84; V, 121.
 — Netze von Golgi V, 82.
 Physiologische Postulate der Gehirnorganisation V, 63.
 Pigment V, 95.
 Plexiforme Schicht V, 3, 9, 15, 17, 25, 109; der Sehrinde I, 11, 72, 73; der Bewegungsrinde II, 16, 20, 85; der Hörrinde III, 6, 45, 55; des Bulbus olfactorius IV, 3, 7, 10, 28; der Riechrinde IV, 47, 66, 72, 74, 98, 104, 127; der Regio interhemisphaerica IV, 163, 166.
 Plexus opticus I, 61.
 Pluralität der Gehirnrinde II, 2.
 Polarisation, dynamische II, 46.
 Polymorphe Riesenzellen IV, 50.
 — Zellen I, 57; IV, 60, 68, 107, 167; bei kleinen Säugetieren V, 6.
 Präsubiculum IV, 40, 72.
 Primäre Phasen der Hirnrinde V, 28.
 Projektionszentren I, 66, 74; II, 3, 90; V, 42.
 Projektionsfasern I, 90; V, 56; der Sphenoidalrinde IV, 80, 88, 92 (Kollateralen), 185.
 Protoplasma der Nervenzelle V, 89.
 Psalterium dorsale IV, 70, 143.
 Psychische Zelle V, 2, 39, 80.
 Punktsubstanz V, 105, 122.
 Pygnomorphe Zellen III, 4.
 Pyramidenbahn II, 109.

- Pyramidenzelle, Struktur V, 12, 14, 17, 80, 109, 110.
- Pyramidenzellen-Endbüschel I, 12; II, 23, 24, 27; III, 6; IV, 49, 163.
- , dislocierte III, 19.
- , grosse V, 110; der Sehrinde I, 48, 54; der Bewegungsrinde II, 17, 18, 49, 59, 71; der Hörrinde III, 15, 50, 56; der Riechrinde IV, 76; der Regio interhemisphaerica IV, 167.
- , kleine, mit aufsteigendem Axenzylinder I, 45, 68, 69.
- , kleine V, 3, 9, 17, 25, 109; der Sehrinde I, 17; der Bewegungsrinde II, 16, 41, 54, 56; der Hörrinde III, 10, 17, 47, 56; der Riechrinde IV, 28, 58, 68, 74.
- , mittelgrosse V, 4, 110; der Sehrinde I, 19, 33; der Bewegungsrinde II, 16, 49, 59, 75; der Hörrinde III, 12, 23, 47, 56; der Riechrinde IV, 28, 58, 68, 76, 102; der Regio interhemisphaerica IV, 167.
- , mittelgrosse, mit bogenförmigem und aufsteigendem Axenzylinder I, 56; IV, 106.
- , umgekehrte III, 51.
- Quastenpyramiden** IV, 56.
- Reflexakt** V, 61.
- Riechrinde IV; Unterschied von der übrigen IV, 65.
- Riechstationen, sekundäre IV, 25; tertiäre IV, 125.
- Rinde, Unterschied zwischen Menschen- und Tierrinde III, 52; Charakteristika der einzelnen Rindengebenden I, 73, 74; Dualität der Rinde II, 96; Sehrinde I; Bewegungsrinde II; I, 73, 74; Hörrinde III; I, 73; Riechrinde IV; I, 73.
- Rindenforschung, Bedeutung I, 1.
- Rolandosche Furche II, 19.
- Schaftbündel von Pyramiden I, 69.
- Schaftkollateralen V, 33.
- Schlaf, histologische Hypothese V, 67.
- Schollen, Nisslsche V, 90.
- Sehrinde I.
- Sensible Fasern II, 66, 80, 82, 86, 87, 93.
- Septum pellucidum IV, 192.
- Sinnessphären I, 73.
- Solitärzellen Meynerts I, 4, 48.
- Spatium perforatum anterior IV, 117.
- Spezialzellen I, 6, 13, 16; II, 22, 28.
- Spezifische Zellen der Hörrinde III, 25.
- Sphenoammonische Bahn IV, 136; gekreuzte 138; perforierende 145.
- Sphenoidalrinde, Bahnen IV, 80, 94 (assoziative).
- Sphenooccipitale Riechrinde IV, 96, 111.
- Spindelzellen V, 113; der Sehrinde I, 38, 57; zweifach gebüschelte I, 25; der motorischen Rinde II, 18, 40; der Hörrinde III, 21, 24, 31, 49, 50, 59, 61, 67; der Riechrinde IV, 30, 60, 74, 77, 102, 104, 106 (horizontale), 107.
- Spinnenförmige Nervenzellen I, 16, 44; II, 39, 61.
- Sternzellen, grosse, der Sehrinde I, 29; der motorischen Rinde II, 33, 41, 58, 63; der Hörrinde III, 49, 51; der Riechrinde IV, 30, 99.
- grosse, mit kurzem Axenzylinder I, 16, 33, 40, 44, 57, 68, 69; V, 12.
- kleine V, 12; der Sehrinde I, 35; mit aufsteigendem Axenzylinder I, 38, 52; der motorischen Rinde II, 41; der Hörrinde III, 21, 49; — IV, 6.
- tiefe III, 61, V, 12.
- Sternzellenschicht der Sehrinde I, 40; der motorischen Rinde II, 54.
- Sternzellen-Kollateralen I, 68.
- Stirnklappen, untere, innere Rinde IV, 28; 183, 189.
- Stirnwindungen II, 14.

Stria cornea IV, 87, 90; Kollateralen 92.
— interna IV, 184.
— lateralis IV, 188.
— supracallosa IV, 183.

Stromschwelligung, Gesetz der I, 65.

Subiculum IV, 34, 38, 65.

Substantia fibrocellularis III, 60.

Tangentialfasern I, 14; II, 22, 23, 28,
30, 32; III, 7, 34, 45; IV, 49, 190.

Temporalrinde III, 1, 3.

Tertiäre Riechzentren IV, 125.

Tigroidsubstanz V, 91.

Tractus sagittalis V, 13.

Tuberculum olfactivum IV, 117.

Thaenia semicircularis IV, 90.

Uebungshyertrophie der Nervenbahnen
V, 74.

Unterschied zwischen Menschen- und
Tierhirn III, 52.

Vakuolen V, 90.

Vergessen, histologische Hypothese V, 67.

Vergleichende Strukturbeschreibung der
Hirnrinde V, 1.

Vicq d'Azyrscher Streif I, 4, 5, 6, 8, 61
(siehe auch Gennarischer Streif).

Weisse Substanz der Sehrinde I, 59;
der Riechrinde IV, 20, 62, 70, 78, 108;
des Gyrus fornicatus IV, 170. — V, 6, 19.

Zellen mit aufsteigendem Axenzylinder
I, 33, 38; II, 41, 60; III, 22, 51.

— mit kurzem Axenzylinder I, 20, 33,
72; II, 35, 46; 54, 59, 61, 70, 75, 78,
107; III, 10, 12, 13, 19, 52, 67; IV,
13, 54, 63, 102, 129; Entwicklung V,
37, 117; doppeltgebüschelte II, 47, 61,
71; III, 13, 14, 15.

Zellinsel IV, 34, 38, 43, 50, 66.

Zwergzellen II, 49, 71; III, 21, 67.

Zwischenhemisphärenrinde IV, 160.

NAMENREGISTER.

Andriezen II, 22.

Apathy V, 97, 107, 113, 115, 119, 122,
123.

Athias II, 34.

Auerbach V, 125.

Azoulay II, 11; V, 71.

Balance V, 123.

Ballet II, 11.

Bechterew II, 11.

Berder V, 23.

Berkley V, 31.

Bethe II, 46, 67; V, 82, 83, 85, 97, 98,
99, 105, 115, 119, 120, 123.

Betz I, 5; II, 6; III, 3, 54; IV, 34.

Bevan Lewis II, 6, 8, 27, 35.

Bevoor IV, 171; V, 48.

Bielschowsky V, 103, 104.

Blanes IV, 3, 6, 12.

Blumenau IV, 184.

Botazzi, I, 7; II, 11; V, 15.

Brissaud IV, 87.

Broca IV, 125, 133.

Bumm V, 13.

Büngner V, 123.

Calleja III, 67; IV, 3, 6, 26, 27, 28;
IV, 36, 50, 56, 115, 122; V, 23, 25.

Catois, IV, 6.

Cramer I, 65.

Déjérine II, 11, 90; III, 2; IV, 35, 87,
90, 144, 172, 184; V, 45, 53.

Demoor V, 69.

Dogiel V, 124, 125.

Donaggio V, 82, 83, 84, 106, 119.

Dotto II, 11.

Duval IV, 19; V, 68.

Edingen II, 10, 80, 87, 125, 132, 171;
V, 1, 13, 14, 15, 19, 21, 23.

Exner II, 22.

- Faure** II, 11.
Ferrier V, 42, 45.
Flechsig II, 11, 90; V, 41, 47, 48, 49, 62.
Franca V, 131.
- Ganser** IV, 23, 26, 80, 84, 117, 125, 133, 143, 170.
Gesuchten, van, II, 11, 46; IV, 3, 14, 26, 33; V, 44, 71, 98, 100, 119.
Giacomini IV, 183.
Giese V, 46.
Golgi I, 5; II, 6, 27; IV, 3, 4, 6, 10, 26, 28, 183; V, 82, 83, 92.
Gudden IV, 26, 80.
- Hammarberg** I, 6; II, 9; III, 3, 55; IV, 35, 160.
Havet V, 70.
Held I, 53; V, 83, 84, 89, 125.
Henle IV, 87; IV, 183.
Herrick V, 14.
Hill II, 26, IV, 12.
His V, 28, 32.
Hitzig V, 42
Holmes V, 13.
Holmgren V, 88, 92, 93, 94.
Honegger IV, 90, 125, 133, 144, 183.
- Jastrowitz** IV, 183.
Joris V, 100, 104, 106.
- Kaes** II, 11.
Kirchhoff V, 44.
Köllicker I, 8; II, 9, 22, 24, 43, 88, 101; IV, 3, 7, 14, 21, 23, 26, 27, 36, 56, 82, 85, 87, 90, 125, 132, 171, 186; V, 28, 38, 70.
Köppen V, 23.
Kopsch V, 93.
Kupfer V, 44.
- Lancisius** IV, 183.
Lavilla I, 53.
Lépine V, 28.
Lenhossek V, 86, 91, 94, 119.
- Levi** V, 86, 89.
Löwenthal IV, 22, 26, 80, 133.
Lugaro II, 14; V, 71, 75, 114, 119.
- Magini** V, 32, 38.
Mahaim II, 90; V, 45.
Mann V, 94.
Manouelian IV, 19, V, 69.
Marchi III, 67.
Marinesco II, 11; V, 89, 95, 100, 115, 131.
Martin IV, 3.
Martinotti II, 23.
Meyer II, 67; V, 15, 21, 82, 83, 84, 85.
Meynert I, 4; II, 5; III, 54, 61, 80, 87.
Michotte V, 100, 104, 119.
Misch V, 93.
Modena V, 123.
Monakow I, 69; III, 2; V, 43, 44, 46, 47.
Mondino III, 54.
Munk III, 1; V, 42.
- Nageotte** V, 119, 122.
Nakagaba V, 27.
Narbut V, 71.
Neumayer V, 15.
Nissl II, 11, 53, 67; V, 83, 90, 123.
- Obersteiner** III, 55; IV, 34.
Odier V, 70.
Olmer V, 95.
Osborne V, 23.
Oyartzum V, 23, 25.
- Pergens** V, 69.
Probst IV, 23, 80.
Pusaterri II, 11.
- Querton** V, 70.
- Rabl-Rückhard** V, 5, 15, 68.
Ramón y Cajal, S., I, 6, 7, 13, 27, 53, 59, 65, 66; II, 7, 8, 22, 24, 28, 34, 35, 67, 68, 69, 80, 89, 98, 99, 100, 101, 107; III, 47, 59, 63, 67; IV, 1, 2, 3,

- 6, 23, 27, 34, 36, 62, 107, 132, 163, 164, 168, 170, 185; V, 1, 5, 15, 23, 31, 34, 39, 63, 76, 80, 81, 82, 84, 88, 93, 94, 98, 102, 106, 107, 114, 115, 124, 125.
- Ramón y Cayal, P., I, 25; III, 67; IV, 3, 6, 14; V, 15, 16, 17, 19, 23, 25.
- Ranvier V, 89.
- Reinke V, 89.
- Renaut V, 72, 80.
- Retzius I, 13; II, 8, 24, 30, 48; IV, 3, 26; V, 31, 38, 93, 102, 119, 125.
- Reuss V, 71.
- Righetti II, 11; V, 46.
- Rossi V, 100.
- Rutishauser V, 45.
- Ruzika V, 88.
- S**ala I, 25; III, 67; V, 9.
- Sanchez V, 93.
- Sax II, 11.
- Schaffer I, 17; II, 8, 35, 44.
- Schaper II, 34.
- Schlapp I, 8; II, 10; III, 4.
- Schultze V, 97.
- Schwalbe I, 5.
- Siemerling II, 11, 90; V, 45, 46.
- Simarro V, 119.
- Smith IV, 80, 133, 172; V, 21.
- Soukhanoff V, 71, 94.
- Soury V, 44.
- Spitzka V, 21.
- Stephanowska V 31, 34, 69.
- Stieda V, 15, 23.
- Studnicka V, 27, 93.
- T**anzi V, 54, 59, 74.
- Tello V, 88, 103, 107, 113, 119, 125.
- Terrazza II, 34.
- Thomas I, 31, 32.
- Trepinski V, 46.
- Turner IV, 133; V, 45.
- Turner und Hunter II, 68.
- Tuczek II, 11.
- V**atentin IV, 183.
- Veratti I, 13; II, 8.
- Viale IV, 6.
- Vogt IV, 186; V, 45, 46, 49.
- Vulpinus II, 11.
- W**allenberg V, 13.
- Wernicke III, 2.
- Westphal V, 46.
- Wiedersheim V, 69.
- Wieting V, 123.
- Wignal V, 31, 32, 38.
- Wolff V, 103.
- Z**acher II, 11.
- Zuckerkindl IV, 125, 133, 183.



Mit dem vorliegenden Hefte werden

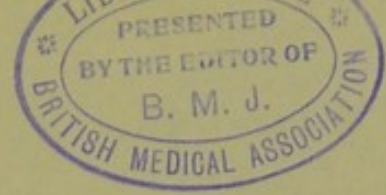
Ramón y Cajal's

Studien über die Hirnrinde des Menschen

vorläufig abgeschlossen. Es enthält das

1. Heft. **Die Schrinde.** [IV, 77 S. mit 24 Abb.] 1900. M. 3.—.
2. Heft. **Die Bewegungsrinde.** [IV, 113 S. mit 31 Abb.] 1900. M. 4.50.
3. Heft. **Die Hörrinde.** [IV, 68 S. mit 21 Abb.] 1902. M. 3.—.
4. Heft. **Die Riechrinde beim Menschen und Säugetier.** [IV, 195 S. mit 84 Abb.] 1903. M. 7.50.
5. Heft. **Vergleichende Strukturbeschreibung und Histogenese der Hirnrinde. Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn. Struktur der Nervenzellen des Gehirns.** Mit Sach- und Namenregister zu Heft 1—5. [IV, 149 S. mit 47 Abb. und dem Bildnis des Verfassers.] 1906. M. 6.—.

Schmidt's Jahrbücher: Über die wichtigen Arbeiten C.'s ist früher bereits berichtet worden. Es muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass das neue Buch des Autors zweifellos die vollkommenste Darstellung der Hirnrinde bringt, die wir bisher erhalten haben.



DIE
STRUCTUR DES CHIASMA OPTICUM
NEBST
EINER ALLGEMEINEN THEORIE DER KREUZUNG
DER NERVENBAHNEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT

VON

DR. J. BRESLER

OBERARZT DER PROV.-HEIL- UND PFLEGE-ANSTALT FREIBURG I. SCHL.

MIT EINEM VORWORT VON

DR. P. FLECHSIG

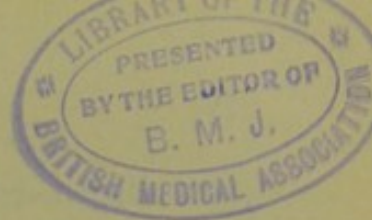
GEH. MED. RATH UND PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

MIT 12 ABBILDUNGEN.



LEIPZIG,
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH.
1899.

Alle Rechte vorbehalten.



Vorwort.

Die Verdienste, welche sich Ramón y Cajal um die feinere Anatomie des Nervensystems erworben hat, verbürgen von vornherein jeder neuen Abhandlung desselben das lebhafteste Interesse der Fachgenossen. Man darf an ihre Lectüre mit der sicheren Erwartung herantreten, irgend eine wichtige neue Thatsache oder Idee darin zu finden. Ist doch die Zahl der Einzelentdeckungen des berühmten Spaniers so gross, dass man Mühe hat, sie aufzuzählen; sie repräsentiren einen guten Theil unseres gesicherten Wissens über den feineren Bau der nervösen Centralorgane überhaupt.

Auch in der vorliegenden Abhandlung fehlt es nicht an wichtigen thatsächlichen Fortschritten. Die durch von Kölliker's Autorität ins Wanken gebrachte Lehre von der partiellen Kreuzung der Sehnerven des Menschen und höherer Thiere wird von Ramón y Cajal wieder auf sichere Fundamente gestellt und durch den Befund ungekreuzter Collateralen an den im Chiasma sich kreuzenden Opticus-Fasern in über-raschender Weise erweitert. So wichtig diese concreten Mittheilungen sind, so werden sie doch der Ausdehnung nach übertroffen von den all-gemeinen Betrachtungen, welche der ideenreiche Forscher über die Be-deutung gewisser Einrichtungen, besonders der Faserkreuzungen im Centralnervensystem anstellt — wobei er auch das psychische Gebiet vielfach streift.

Man ist bekanntlich recht verschiedener Meinung darüber, inwieweit es gestattet ist, anatomische Befunde psychologisch zu verwerthen. Während es noch für streng wissenschaftlich gilt, bei psychophysischen Speculationen die Atome und Molecüle der Hirnsubstanz in ausgiebigster Weise in Rechnung zu stellen, hält man die Zurückbeziehung seelischer Vorgänge auf Ganglienzellen und Nervenfasern vielfach für ein Zeichen unklarer, ja principiell falscher Vorstellungen vom Psychischen. Und selbst in Kreisen, welche dem Banne der Metaphysik entwachsen sind, neigt man zu einer weitgehenden Resignation. Hat doch jüngst ein Physiolog, wie von Kries, in einer überaus feinsinnigen Abhandlung Zweifel ausgesprochen, ob uns überhaupt die Hirn-Anatomie für die Entwicklung der Funktionenlehre des Gehirns so wichtig sei. Dieser Autor wendet sich (Univers.-Progr. Freiburg i. B. 1898 „Ueber die materiellen

Grundlagen der Bewusstseinserscheinungen“) u. a. auch gegen den von mir ausgesprochenen Satz, „es sei eine wahrhaft naive Voraussetzung, dass man die Funktionenlehre eines Organs wie das Gehirn entwickeln könne, ohne das Organ selbst zu kennen“. Indem er betont, diesen Standpunkt „nicht ganz“ theilen zu können, verweist er darauf, dass z. B. bei den Muskeln und Speicheldrüsen eine „gewisse“ Kenntniss der Funktionen der anatomischen Detailkenntniss vorausgegangen ist. Ich erkenne dies rückhaltslos an; der Einwand trifft aber nicht das Wesentliche meiner Aufstellung. Ich habe durch den Ausdruck, „eines Organs wie das Gehirn“ eben darauf hinweisen wollen, dass dieses eine Sonderstellung einnimmt. Man kann das Gehirn überhaupt nicht mit einem Organ, wie ein Muskel oder eine Drüse, vergleichen. Es steht dem Gesamtkörper gegenüber, welchen es in allen seinen Theilen repräsentirt. Man kann einen Muskel wohl mit einem Nerven, einem Spinalganglion u. dergl. vergleichen, nicht aber mit einem so äusserst complexen Organ-System wie das Gehirn. Es gehen, wie sich mehr und mehr herausstellt, in die Zusammensetzung eines Stückes, wie die Grosshirnlappen, eine ganze Anzahl Unterorgane ein, deren jedes schon recht respectable makroskopische Dimensionen darbietet. Von dem besonderen Antheil eines jeden derselben an den psychischen Gesamtleistungen wissen wir ohne Berücksichtigung der anatomischen bezw. experimentellen und klinischen Erfahrungen überhaupt nichts. von Kries weist, um die Unzulänglichkeit der gegenwärtig herrschenden anatomischen Anschauungen, insbesondere der „Leitungslehre“, darzuthun, auch auf gewisse psychische Phänomene höchsten Ranges hin, wie die Urtheilsbildung u. dergl. Ich würde jeden Anatomen, welcher glaubt, hierzu den anatomischen Schlüssel bereits gefunden zu haben bezw. welcher das „Leitungsprincip“ zur Erklärung für ausreichend hält, für einen Schwärmer halten. Vorläufig hat ja die wissenschaftliche Hirnlehre überhaupt ganz andere Probleme zu lösen, insbesondere die Frage, inwiefern eine Funktion überhaupt theilweise oder ganz an diesen oder jenen meist gröberen Hirntheil gebunden ist. Es handelt sich thatsächlich um eine anatomische Zergliederung der Seele, welche sich naturgemäss zwar noch in den Anfängen befindet, bereits aber so viele kräftige Keime zu Tage gefördert hat, dass das kommende Jahrhundert allem Anschein nach unter dem Zeichen der topographischen Psychologie stehen wird.

Gerade die vorliegende Abhandlung zeigt, wie zahlreich die Gesichtspunkte sind, welche die anatomischen Befunde der Funktionenlehre

des Hirns zu Gebote stellen. Man muss ja ohne Weiteres zugestehen, dass Ramón y Cajal hier vielfach auf Voraussetzungen fusst, deren Richtigkeit erst noch streng zu erweisen ist. Seine schematischen Abbildungen „geistiger Projectionen“ mit ihrer Uebertragung psychischer Vorgänge in das Räumliche werden vielleicht nicht nur bei philosophischen Psychologen Befremden erregen; man mag es auch für gewagt halten, Fragen wie das stereoskopische Sehen, die Wahrnehmung des Reliefs im Vorübergehen und ohne gründliche Detaillirung unter einem neuen Gesichtspunkt zu behandeln. — Wer sich die Mühe nimmt, tiefer in Ramóns Ideengang einzudringen, wird eine Fülle entwicklungsfähiger Gedanken finden. Die Deutung des plastischen Sehens unter Zuhilfenahme des Sinnengedächtnisses erscheint mir um so sympathischer, als pathologische Erfahrungen nöthigen, auch bei den stereognostischen Wahrnehmungen mittelst der Tastorgane gewissen transitorischen Gedächtnisspuren innerhalb der Centralwindungen eine wesentliche Bedeutung zuzuschreiben — weshalb durch periphere Läsionen bedingte Anästhesien weit schwerer so erhebliche Störungen des stereognostischen Sinnes mit sich bringen wie Rindenverletzungen.

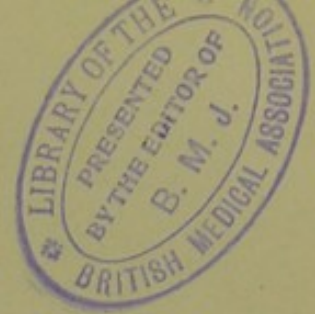
Die vier hauptsächlichsten allgemeinen Principien, welche Ramón zur Geltung zu bringen sucht, sind nicht von gleicher Tragweite; die Principien der concentrischen Symmetrie (S. 33) und der Stromschwellung (S. 35) treten an Fruchtbarkeit zurück hinter die Ableitung sämtlicher Kreuzungen im Gehirn aus der Kreuzung der Sehnerven, der phylogenetisch ältesten, welche ihrerseits bedingt wurde durch das Auftreten der Sammellinse im Bulbus. Der weitere Uebergang des panoramischen Sehens der Thiere mit völlig gekreuztem Sehnerv in das binoculare stereoskopische Sehen wird durch Bildung eines direkten ungekreuzten Sehnervenbündels vermittelt.

Den zweiten grossen allgemeinen Gesichtspunkt bildet das Princip der Einheit der Empfindung. Jedes Empfindungselement einer Wahrnehmung entspricht einer einseitigen Erregung der Grosshirnrinde, kein Theil einer Wahrnehmung wird durch correspondirende Abschnitte beider Hemisphären vermittelt. Indem Ramón aus diesem Princip u. a. die Annahme ableitet, dass die Hörnerven sich total kreuzen und dass überdies jede Hemisphäre nur einen Theil der Tonreihe in sich aufnimmt, übersieht er nicht, dass hier manché Bedenken anatomischer wie pathologischer Provenienz vorliegen, welche ich in der That für beachtlich halten möchte. Das Princip der Einheit der Em-

pfindung wird hierdurch keineswegs hinfällig; es bedarf nur gewisser Correcturen, auf welche im Text schon hingedeutet wird.

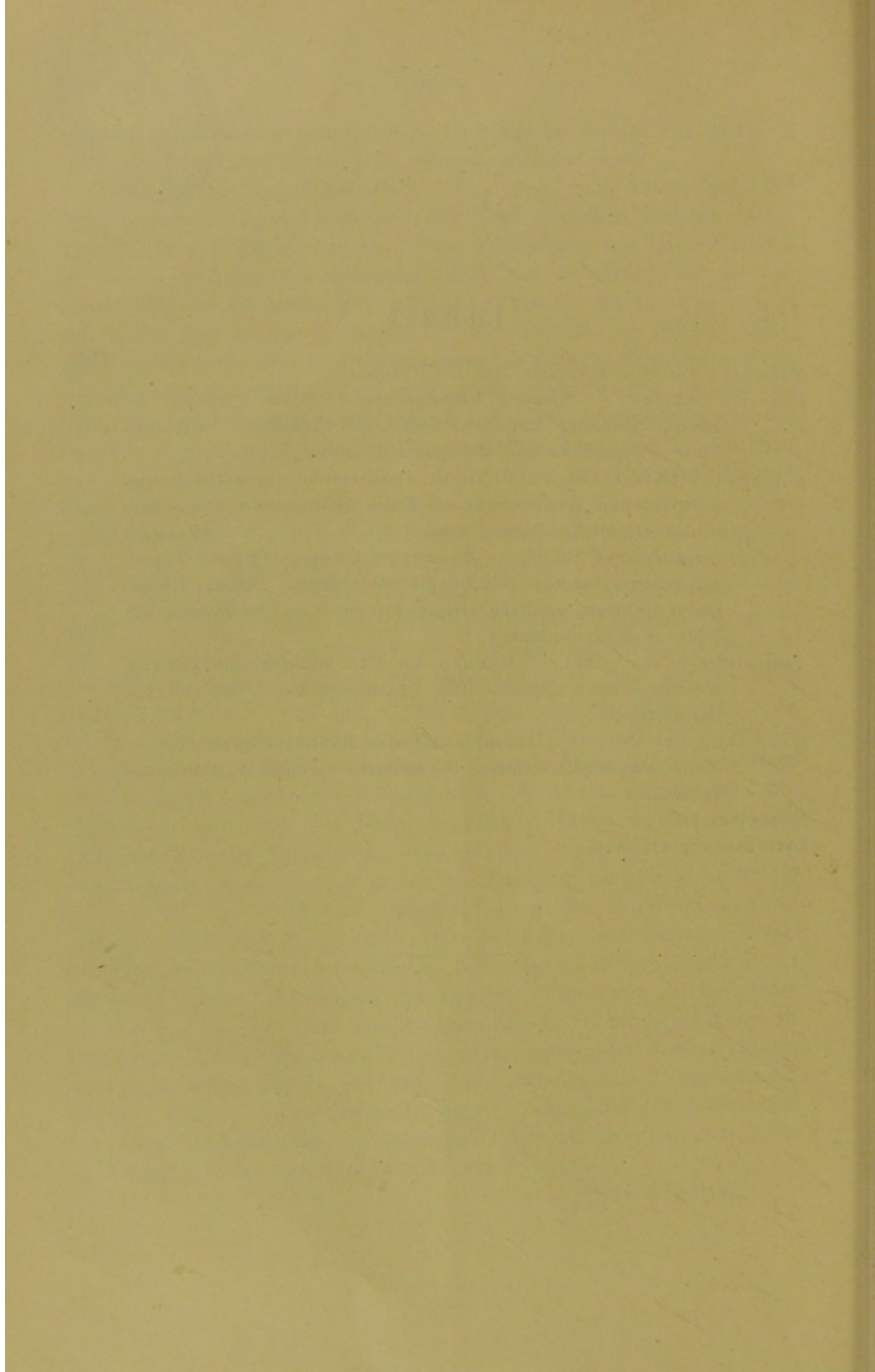
Den Schluss der Abhandlung bildet eine neue Eintheilung der Associationssysteme einschliesslich des dazu gehörigen Balkens. Dass sich Ramón y Cajal hierbei auf meine Eintheilung der Hirnoberfläche in Sinnes- und Associationscentren stützt und die Gründe für die Annahme letzterer als „zwingend“ erklärt, möchte ich bei einem so ernsten und tiefen Kenner des Hirnbaues für selbstverständlich halten. Dementsprechend theilt er die Associationssysteme in mehrere Hauptgruppen ein, welche er als iconoideale (Fasern zwischen Sinnescentren und Associations- (Vorstellungs-)centren), interideale (Fasern zwischen verschiedenen Associationscentren) und icono- bzw. ideokinetische (Fasern zwischen Sinnescentren und den zugeordneten motorischen Zellen bzw. den Centralwindungen) bezeichnet. In Bezug auf die letzteren scheint mir eine gewisse Zurückhaltung geboten. Dass innerhalb einer Sinnessphäre z. B. der Sehsphäre Erregungen in den sensiblen Endverzweigungen auf die motorischen Zellen übergehen, ist kaum zweifelhaft; ob aber z. B. von der Sehsphäre aus eine Erregung der Ursprungszellen der Pyramidenbahnen in den Centralwindungen durch directe Associationsfasern ausgelöst wird, bedarf noch weiterer Beweise. Ich habe bereits an einer anderen Stelle darauf hingewiesen, dass die Uebertragung optischer Erregungen z. B. auf die motorischen Leitungen der Hand möglicherweise unter Vermittlung des Thalamus opticus zu Stande kommt. Thatsache ist, dass aus der Sehsphäre corticofugale Leitungen in den Thalamus gelangen. Sie verzweigen sich hier zum Theil dicht nach innen von den mit den Centralwindungen verbundenen Zellgruppen (ventro-laterale, dorso-laterale Kerne etc.), in welchen wir die Endigung zahlreicher Leitungen der spinalen Hinterstränge zu suchen haben, welche also allem Anschein nach kinästhetischer Natur sind. Dass Erregungen der ersteren Faserkategorie auf Neurone der letzteren überspringen, ist noch nicht sicher erweisbar. Ist es thatsächlich der Fall, so würden von der Sehsphäre aus die kinästhetischen Projectionsfasern der Centralwindungen zur Regulirung der Handbewegungen in Erregung versetzt werden können, eine Hypothese, welche uns zahlreiche pathologische Beobachtungen erklären würde, wie die Thatsache, dass bei der Taxis der Bewegungen das Auge vicariirend für die erkrankten Hinterstränge eintreten kann, die Hemiataxie bei Sehhügelerkrankungen u. a. m.

Paul Flechsig.



Inhalt.

	Seite
Vorwort. Von Geh. Med.-Rath Prof. Dr. Flechsig.	
Chiasma opticum. — Kritische Vorbemerkungen. Chiasma opticum der Fische, Batrachier, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Gekreuzte Fasern. Direkte Fasern. Bifurkationen. Neuroglia	1
Allgemeine Betrachtungen über die sensorischen, sensiblen und motorischen Kreuzungen. — Erstes Auftreten der Decussation in den sensorischen Bahnen, speciell der optischen. Optische Bahn der niederen Wirbelthiere. Panoramisches Sehen. Optische Bahnen und geistiges optisches Bild bei den Säugethieren. Direktes Bündel. Gesetz der Stromschwellung. Geistige Projection beim stereoskopischen Bilde. Reliefwahrnehmung	18
Anpassungen der übrigen Bahnen an die Sehnervenkreuzung. Motorische Bahn. Sensible Bahn. Acustische Bahn. Geruchs- und Geschmacksbahn	43
Bedeutung des Corpus callosum und der Associationsfasern. — Flechsigs Associationscentren. Die Einheit der Empfindung. Corticale Polarisation	55
Recapitulation	62
Literaturverzeichniss	65



DAS CHIASMA OPTICUM.

Seit den klassischen Untersuchungen von Gudden¹⁾, Ganser²⁾, Tartuferi³⁾, Singer und Münzer⁴⁾, Henschen⁵⁾, Monakow⁶⁾ u. s. w. schien die Frage nach der Zusammensetzung des Chiasma opticum endgültig erledigt zu sein. Dieselben hatten uns gelehrt, dass in jedem Tractus opticus existiren: direkte Opticusfasern, welche aus der temporalen Seite der homolateralen Retina stammen, und gekreuzte, welche aus dem nasalen Theil der Retina der anderen Seite entspringen. Innerhalb dieser Faserzüge würden noch zu unterscheiden sein die Pupillarfasern, welche aus der Retina kommen und speciell zur Erzeugung des Pupillarreflexes bestimmt sind (durch Verbindung mit dem gemeinsamen Oculomotoriuscentrum), ferner centrifugale Fasern (Cajal, Dogiel), welche in den optischen Centren entspringen und dazu dienen, auf das Auge irgend einen, vielleicht für die leitende Function der Retina notwendigen Einfluss auszuüben, und endlich das Maculabündel, ebenfalls in ein gekreuztes und ein direktes getheilt, und in der Macula lutea entspringend, d. h. in dem Theil der Sehmembran, welcher das grösste Differenzirungsvermögen besitzt.

Da indess ein grosser Theil dieser Resultate durch nicht immer leicht zu interpretirende anatomisch-pathologische Methoden (von Gudden und von Marchi) gewonnen sind, so haben einige Autoren, wie Michel⁷⁾ und Kölliker⁸⁾, den Gegenstand einer Revision unterzogen, indem sie dazu den Prüfstein der reinen anatomischen Methoden, d. h. die direkte Beobachtung der nach Weigert-Pal an normalen Präparaten gefärbten Fasern des Chiasma verwendeten. Ganz gegen jede Vermuthung haben die genannten Forscher auf Grund des Studiums von sorgfältigen

Schnittserien der Retina von Thieren und vom Menschen die Existenz des direkten oder homolateralen Opticusbündels leugnen zu können geglaubt. Die aus der Retina kommenden und das Chiasma bildenden Fasern sollten daher, mit Ausnahme der Gudden'schen Commissur, gekreuzte optische Fasern darstellen, und es würde sich daher beim Menschen, beim Hunde und bei der Katze die Chiasmaanordnung der niederen Säuger und Wirbelthiere (Nager, Vögel, Reptilien, Batrachier und Fische) erhalten. Wenn die Marchi'sche Methode oder die anatomisch-pathologische Beobachtung die Existenz direkter Fasern nachweisen sollten, so würden dieselben, nach Kölliker, eine im Vergleich zu den gekreuzten so geringe Zahl erreichen, dass es unmöglich wäre, ihnen eine für den binocularen Sehaact irgendwie wichtige Rolle zuzuschreiben.

Schliesslich sollten die Hemianopsie und überhaupt alle jene optischen centralen Störungen, welche die Existenz eines direkten Bündels zu fordern scheinen, ihre Erklärung in jenseits des Chiasma gelegenen Verhältnissen finden, vielleicht in theilweiser Auflösung der Kreuzung im Gehirn bezw. den primären optischen Centren.

Gegen einen direkten und streng durchgeführten anatomischen Beweis giebt es keinen Einwand. Es ist aber die Frage, ob ein solcher auch wirklich erbracht worden ist. Wenn man sich übrigens erinnert, dass die Existenz des direkten optischen Bündels beim Menschen und bei den höheren Säugethieren auf Grund des Mechanismus des binocularen Sehens (Reliefwahrnehmung und gemeinsames Sehfeld in beiden Augen) angenommen wird, dass die Beobachtungen von Munk, welche von Monakow und anderen bestätigt wurden, zeigen, dass jeder Occipitallappen des Gehirns mit beiden Netzhäuten in Verbindung steht (die rechte Sehregion mit den rechten Theilen beider Netzhäute, die linke mit den linken), wenn man überlegt, dass es gänzlich dem Geiste der weisen und minutiösen Sparsamkeit, welcher den organischen Aufbau beherrscht, widerspricht, eine totale Kreuzung zu schaffen, um sie bald nachher zum Theil wieder aufzuheben; wenn man schliesslich berücksichtigt, dass die Marchi'sche Methode nicht nur bei den Säugethieren mit gemeinsamem Sehfeld, sondern sogar bei den Nagern, deren Augen nur theilweise übereinanderliegende Bilder liefern, constant direkte

optische Fasern erkennen lässt, wie denn auch wir selbst⁹⁾ mittelst dieser Methode nachgewiesen haben, dass bei der Ratte und dem Meer-schweinchen, Thieren, die gewöhnlich für mit totaler Kreuzung behaftet gelten, nach experimenteller Exstirpation eines Auges partielle Degeneration im Tractus opticus und Corpus geniculatum externum der lädirten Seite zu Tage tritt, so muss man gestehen, dass die Schlüsse, zu denen Michel und Kölliker gelangt sind, im höchsten Grade Befremden hervorrufen und man kann nur annehmen, dass die Genannten trotz der angewandten Vorsicht in einen unvorgesehenen Irrthum, in der Methode wie in der Beobachtung, verfallen sind. Diesen Eindruck hat kürzlich auch Bechterew¹⁰⁾ gehabt, welcher, mit der Marchi'schen Methode beim Hunde arbeitend, die landläufige Meinung betreffs der doppelten Bahn des Chiasma bestätigte, desgleichen Cramer¹¹⁾, der auch beim Menschen mit der Methode der Atrophie und der Weigert-Pal'schen Färbung die Existenz eines starken direkten Bündels, das, etwas schwächer als das gekreuzte, in bestimmten Regionen der primären Opticuscentren endigt, demonstriert hat.

Man kann indess die Discussion fortsetzen, auch ohne dass sich die wirkliche Anordnung der Chiasmafasern auf absolute Weise und mittelst direkter Beobachtung feststellen lässt. Die Methode von Michel und Kölliker ist weit davon entfernt, für den vorliegenden Fall diejenige Sicherheit zu gewähren, welche ihr die Genannten zuschreiben. In der That gestattet die Durchsicht dünner, nach Weigert gefärbter Schnittserien, wegen der unvermeidlichen Verstümmelung der Fasern, wie sie in jedem dünnen durchsichtigen Schnitt statthat, nicht die Verfolgung derselben in ihrem ganzen Verlauf, besonders wenn, wie es gerade im Chiasma der Fall, die Opticusfasern einen sehr mannigfaltigen Weg einschlagen und viele Krümmungen machen. Wir glauben, dass die Frage nach der Existenz direkter Bahnen, sowie nach ihrer Ungeheiltheit während der Kreuzung im Chiasma nur durch die Ehrlich'sche und Golgi'sche Methode eine definitive Lösung finden wird, welche in diesem Fall den doppelten Vorzug haben, die Beobachtung dicker Schnitte zu ermöglichen, in denen jede Markfaser über weite Strecken sich verfolgen lässt, und die Theilung des Axencylinders correct zu färben. Obgleich zwar die Existenz intrachiasmatischer Bifurkationen

der Opticusfasern wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, da die Function des Sehorgans wesentlich eine analytische ist, so kann man sie doch ohne kategorische Beweise nicht ausschliessen, um so weniger, als von der Retina einige Fasern, nämlich die Pupillarfasern, ausgehen, deren monoculäre Erregung bekanntlich übereinstimmende bilaterale Reactionen zur Folge hat, und deren reflectorisch-motorische Thätigkeit nicht mit Nothwendigkeit, wie dies bei der Uebertragung optischer Eindrücke auf das Gehirn der Fall, eine vollkommene Individualisirung ihres Verlaufs und ihrer Endigungen involvirt.

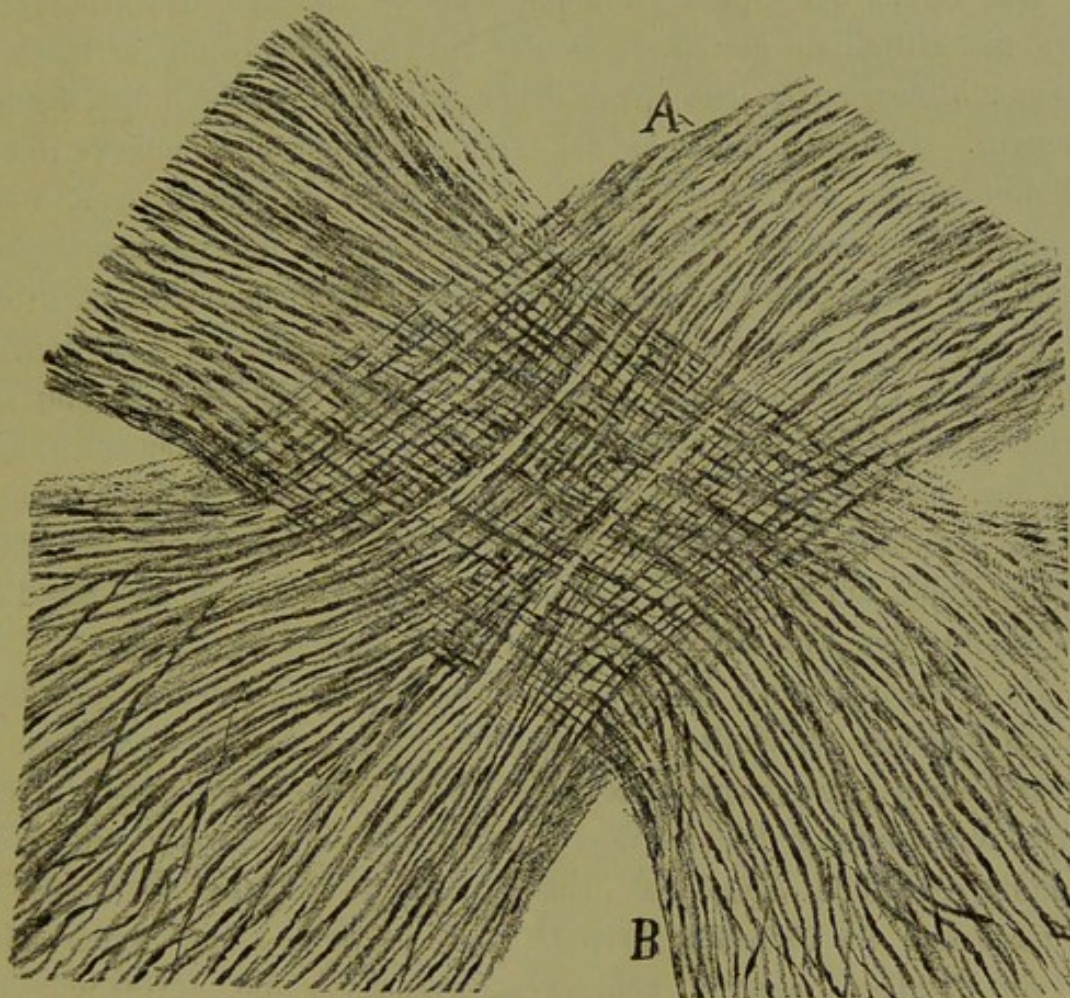
Die vorstehenden Erwägungen haben uns veranlasst, an diesen Gegenstand heranzutreten und die Golgi'sche und Ehrlich'sche Methode als die besten Untersuchungsmittel dabei zu verwenden. Dazu kam noch ein anderer Umstand. Häufige Betrachtungen, welche wir über die Ursache der Kreuzungen der Nervenbahnen angestellt haben, führten uns schliesslich zu der Ansicht, dass alle oder fast alle totalen oder vorwiegenden Decussationen nur Anpassungen an jene ursprüngliche, in Wahrheit fundamentale Kreuzung repräsentiren, welche die *Nervi optici* der niederen Wirbelthiere bieten. Um unserer Theorie jedoch eine solide Stütze zu geben, war es nothwendig, von Grund aus die Opticuskreuzung bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere zu studiren und uns auf diese Weise von ihrem eigentlichen Charakter zu vergewissern, d. h. davon, ob sie eine totale oder partielle, ob im Chiasma Bifurkationen existiren oder Collateralen, welche die Verbindung jeder Retina, und dadurch jeden Bildes, mit beiden Sehcentren involviren.

Im Folgenden seien kurz die im Chiasma verschiedener Wirbelthiere gefundenen Resultate mitgetheilt.

Fische. Die Untersuchungen wurden mittelst der Methylenblau-methode bei Teleostern gemacht (*Cyprinus carpio*, *Barbus fluviatilis*, *Salmo fario* etc.) und die Ergebnisse bestätigen vollauf die klassische Ansicht betreffs der totalen Kreuzung. Bei den Teleostern vollzieht sich dieselbe im spitzen Winkel in einiger Entfernung von den *Lobulis opticis* und im Niveau des Chiasmas bewahrt jeder Nerv seine Individualität. Man sieht deutlich die Einschnürungen der Nervenfasern; es fehlen jedoch die Theilungen. Nach ihrem Durchmesser lassen sich

feine, ausserordentlich zahlreiche Fasern unterscheiden, welche wahrscheinlich aus den kleinen Ganglienzellen der Retina kommen, und grobe, weniger zahlreiche, die vielleicht die Fortsetzung der Riesenneurone der Netzhaut bilden. Im Niveau einer jeden Einschnürung zeigt der Axencylinder gewöhnlich eine beträchtliche, mit Methylenblau färbbare Verdickung.

Fig. 1.



Chiasma opticum des Frosches, mit der Ehrlich'schen Methode gefärbt.

A, Nervus opticus; B, Tractus opticus. Die Einschnürungen erscheinen intensiv gefärbt.

Batrachier. Wir untersuchten *Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* ausschliesslich mit der Ehrlich'schen Methode. Das Methylenblau färbt das Chiasma, die Nervi und Tractus optici dieser Thiere sehr gut, wenn man die Luft zwei bis zwei und eine halbe Stunde lang einwirken lässt. Der Axencylinder zeigt eine dunkelblaue Farbe, welche an den Einschnürungen erheblich intensiver wird. (Fig. 1.)

Die Kreuzung der Nervi optici ist eine totale, die Fasern lassen sich sehr leicht in ihrem ganzen Verlauf verfolgen, d. h. vom Nervus opticus bis zum Tractus der entgegengesetzten Seite. Keine einzige Faser erreicht beide Netzhäute, ebensowenig ist es möglich, eine direkte Faser oder die geringste Andeutung einer Bifurkation im Chiasma zu beobachten.

Das Kreuz der Optici ist stumpfwinklig: sie sind fast transversal gegen die Mittellinie gerichtet, an der sie ein bogenförmig verlängertes Chiasma bilden, an welches jeder Nerv mit einer leichten Erhabenheit herantritt. Trotzdem findet an der Kreuzung nicht eine einfache Ueber-einanderlagerung der Nerven statt wie bei den Teleosteern, sondern eine successive Decussation von Bündeln, so dass in die interfasciculären Fugen des einen Nerven die Bündel des entgegengesetzten sich einschieben, — eine Anordnung, die sonst bei den Anatomen wohl bekannt und in der „vergleichenden Anatomie“ von Wiedersheim¹²⁾ klar beschrieben ist. Ueberdies richtet sich die Oeffnung des Kreuzungswinkels nach der Entfernung der Augäpfel von einander und von den Lobulis opticus. Sowohl dieser Winkel wie die erwähnte Anordnung der interstitiellen oder durch Bündel getrennten Kreuze folgt einem Nützlichkeitsprincip: der Ersparniss des leitenden Protoplasmas.

Im Allgemeinen ist im Tractus opticus die Lage der Fasern eines jeden Sehnerven beibehalten: die inneren Fasern desselben nehmen im Chiasma einen relativ vorn gelegenen Platz ein und setzen sich in diejenigen des vorderen Randes des Chiasma fort, die äusseren erscheinen im hinteren Theile desselben. Einige Bündel scheinen allerdings bei der Kreuzung im Chiasma ihren Ort zu wechseln, doch ändert sich, wie wir glauben, dadurch keineswegs wesentlich die Vertheilung der Fasern in der Rinde des Lobulus opticus, in welcher höchstwahrscheinlich eine wirkliche Projection der Netzhautoberfläche existirt.

Untersucht man mit apochromatischen Objectiven die Markfasern des Chiasmas, des Tractus und der Nervi optici, so trifft man Einschnürungen, welche sich von denen der gewöhnlichen Nerven dadurch unterscheiden, dass sie sehr nahe aneinander liegen und keine deutlich sichtbare Löthscheibe bieten. Es existirt gleichwohl hier wie in allen Nervenfasern der Centren eine ziemlich lange Einlage von Kitt-

substanz, welche dem erwähnten Discus entspricht und an welcher der Axencylinder stark eingeschnürt ist. Uebrigens variirt die Vertheilung der Einschnürung des Axencylinders um etwas bei den einzelnen Markfasern des Chiasmas; bei den gröbereren ist die Einschnürung kurz und scharf, entsprechend dem Umfang des Axencylinders; bei den feineren zeigt sie zuweilen statt der Einsäumung eine spindelförmige, stark mit Methylenblau gefärbte Verdickung. Diese Formen variiren schliesslich auch je nach der Phase der Färbung, während welcher die Fixirung mittelst pikrinsaurem oder molybdänsaurem Ammoniak vor sich ging, und zwar sieht man dann nicht selten die centrale Partie der Axencylindereinschnürung gänzlich ungefärbt. Der Raum zwischen den Einschnürungen ist um so grösser, je stärker die Markfasern der optischen Bahnen, eine Erscheinung, welche auch für die letzteren das von Ranvier für die eigentlichen Nerven aufgestellte Gesetz bestätigt. Wir haben diese Anordnung auch in den Markfasern des Gehirns und des Rückenmarks der Säugethiere nachgewiesen.¹³⁾

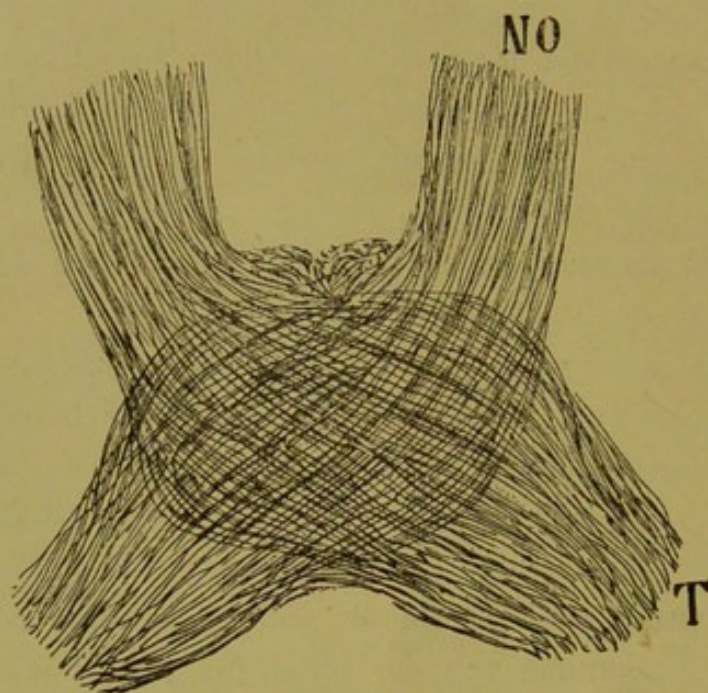
Reptilien. Untersucht wurden mit der Ehrlich'schen Methode *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis* und *Culebra*. Die Resultate bestätigen vollständig die Beschreibung, welche wir von dem Chiasma des Frosches gegeben haben. Die Kreuzung ist eine totale, eine Bifurkation nicht zu sehen. Die Sehnerven treten an das Chiasma in mehr oder weniger spitzem Winkel und kreuzen sich, indem sie sich in einzelne Bündel auflösen.

In einiger Entfernung von der Kreuzung senden die *Tractus optici* eine grosse Zahl von Bifurkationen und *Collateralen* aus; diese Theilungen entsprechen der Gegend des *Corpus geniculatum*, wo sie übrigens von meinem Bruder und Edinger an Golgipräparaten verschiedener Wirbelthiere genau beschrieben wurden.

Vögel. Gegenstand der Untersuchung waren Huhn, Taube, Rebhuhn und Schwalbe. Die Markfasern sind viel zahlreicher als bei den Reptilien und es ist zu bemerken, dass sie eine desto erheblichere Zartheit erreichen, je kleiner das Thier ist. So ist z. B. der grösste Theil der Fasern der Schwalbe um mehr als ein Drittel dünner als diejenigen des Huhns. Dies ist insofern von Interesse, als es uns lehrt, dass die Seh- und Differenzirungsschärfe gleich oder fast gleich sein können bei ganz verschieden grossen Netzhäuten.

Der Nervus opticus erscheint in Bündel segmentirt, welche sich im rechten oder stumpfen Winkel treffen, um das Chiasma zu bilden und sich einander durchflechten, indem die der einen Seite durch die Fugen der entgegengesetzten ziehen. Beim Eintritt in den Lobulus opticus gehen die Fasern fächerförmig auseinander; ihre Individualität bewahren sie bis zum Corpus geniculatum, wo sie, wie ich und mein Bruder nachwiesen, Collateralen aussenden. In Methylenblaupräparaten erscheinen diese Zweige sehr gut gefärbt.

Fig. 2.



Chiasma einer Maus, von unten gesehen. Färbung nach der Ehrlich'schen Methode.
NO, Nervus opticus; *T*, Tractus opticus.

Bei den von uns untersuchten Vögeln scheint weder eine direkte Bahn, noch Bifurkationen, noch eine interretinäre Commissur zu bestehen. Letztere könnte man sehr wohl vermuthen, weil der spitze Winkel am vorderen Rande des Chiasma sanft abgeflacht ist. — Wie bei den Reptilien, Batrachiern und Fischen zeigt das Methylenblau zarte, mittlere und grobe Fasern.

In einigen Präparaten bot der vordere Theil des Chiasma, eingeschlossen zwischen oberflächlichen Bündeln, längliche, spindelförmige, mit grossen bifurkirtten und varikösen Dendriten versehene Nervenzellen.

In einem einzigen Schnitt zählten wir fünf solcher Zellen. Da wir den Axencylinder nicht weit genug verfolgen konnten, vermögen wir uns über die Bedeutung dieser Zellen nicht zu äussern; wir fanden sie auch verschiedene Male beim Kaninchen und bei der Katze. Ihre Aehnlichkeit indess mit denen des Tuber cinereum legt den Gedanken nahe, dass sie dislokirte Zellen dieses Organs oder der Gegend, welche graue Wurzel der Nervi optici genannt wird, darstellen; die Structur letzterer Region scheint uns die gleiche wie die des Tuber cinereum zu sein.

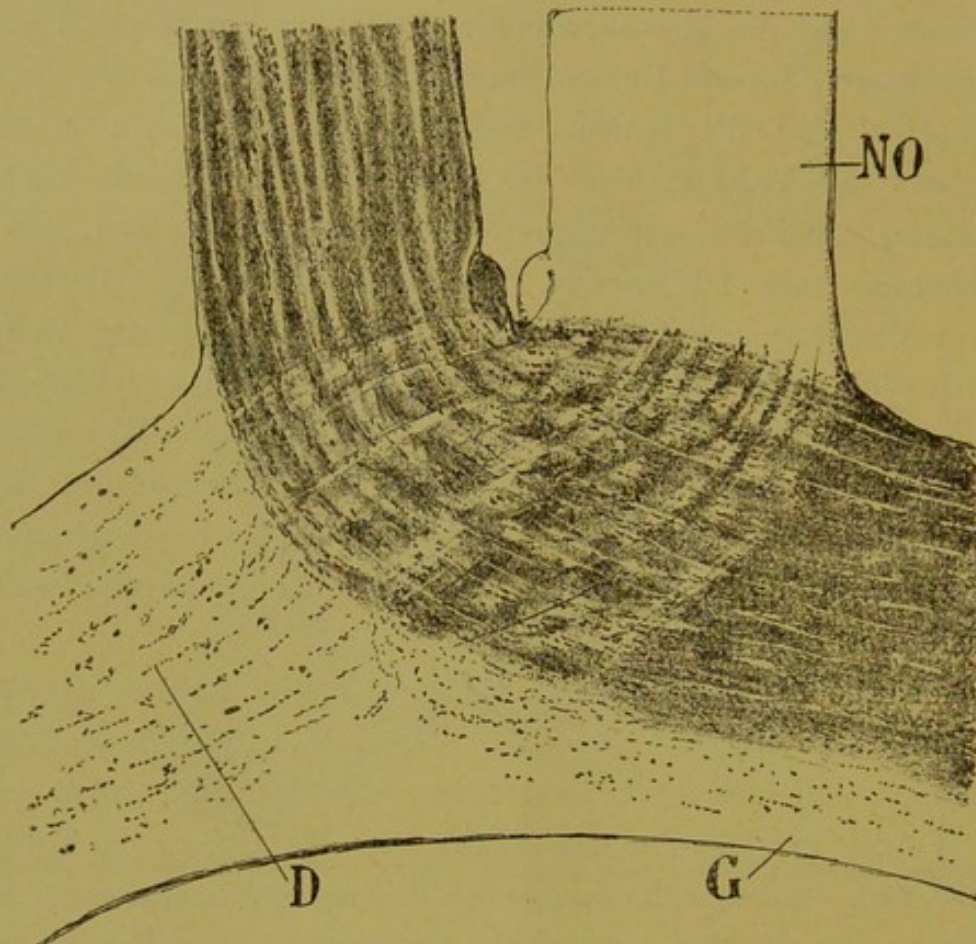
Säugethiere. Unsere Untersuchungen erstreckten sich auf die Maus, das Kaninchen und die Katze. Bei der Maus und dem Kaninchen machten wir mit Vorthail von der Ehrlich'schen Methode Gebrauch, bei der Katze arbeiteten wir ausserdem mit der Golgi'schen, und zwar an neugeborenen oder nur wenige Tage alten Thierchen. Die schwarze Reaction vollzieht sich mit Sicherheit an den Nervenfasern, wenn das Mark noch nicht erschienen ist; soweit sich jedoch dieses bildet (2 oder 3 Tage bevor das Thier die Augen öffnet), setzt sich das Chromsilber nur an den Neurogliazellen ab. Da nun aber das Auftreten des Myelins nicht gleichzeitig in allen Fasern stattfindet, so färben sich auch in solchen Chiasmas, die ganz markhaltig scheinen (bei Katzen von 15 Tagen), einige zarte Fasern mit Chromsilber.

Einmonatige Kaninchen sowie ausgewachsene Mäuse eignen sich sehr gut für die Methylenblaufärbung. Die Nervi optici sind zart, verlaufen fast parallel und sehr dicht neben einander und treten in sehr spitzem Winkel in das Chiasma ein. Die Markfasern sind bei der Maus sehr zart, stärker beim Kaninchen und am stärksten bei der Katze, bei welcher die Axencylinder einen wenigstens doppelt so grossen Durchmesser besitzen wie bei ersterer. Die Fasern der einzelnen Thiere haben meist ein gleich grosses Kaliber; nur hier und da entdeckt man einige stärkere Markfasern, welche zwischen denjenigen von mittlerem Kaliber vereinzelt liegen. An Ehrlich'schen Präparaten bieten die Einschnürungen der Fasern eine grosse Regelmässigkeit; es erschienen die bikonischen Ranvier'schen Verdickungen intensiv blau gefärbt und sogar die Scheiben der Kittsubstanz, ganz wie dies bei den Markfasern des Gehirns und Rückenmarks der Fall.

Gekreuzte Fasern des Chiasmas. Bei der Maus und dem

Kaninchen ist die bei weitem grössere Mehrzahl der mit Methylenblau färbbaren Fasern gekreuzt; weder mittels dieses Reagens noch durch Chromsilber konnten wir eine direkte oder homolaterale Faser zu Tage fördern. Es können trotzdem, wie wir später sehen werden, einige wenige Fasern dieser Art existiren.

Fig. 3.



Chiasma opticum des Kaninchens. Färbung nach Marchi, nach Exstirpation eines Auges. NO, gesunder Nervus opticus; D degenerirte homolaterale Fasern; G, Gudden'sche Commissur mit einigen degenerirten Opticusfasern (das Degenerirte ist durch schwarze Körner gekennzeichnet).

Innerhalb des Tractus opticus und der Sehnerven verlaufen die gekreuzten Fasern parallel; in dem Maasse jedoch, als sie sich dem Chiasma nähern, erfährt ihr Verlauf bedeutende Veränderungen. Die Mehrzahl zieht, wie Michel, Kölliker und Cramer erwähnen, in mehr oder weniger complicirten krummen Linien durch das Chiasma. Bei der Katze und sicherlich auch beim Menschen zeigt die von den Fasern eines jeden der beiden Sehnerven gebildete S-Figur eine stark aus-

geprägte Convexität, mit welcher sie in das entsprechende Stück des entgegengesetzten Nerven eintreten, eine in Chromsilber wie in Marchi-präparaten beachtenswerte Anordnung, die nur für die inneren Fasern der Sehnerven charakteristisch ist; die mittleren und äusseren Fasern verlaufen weniger krummlinig und können sich sogar mit denen der anderen Seite im rechten Winkel schneiden. (Fig. 4- und 5.)

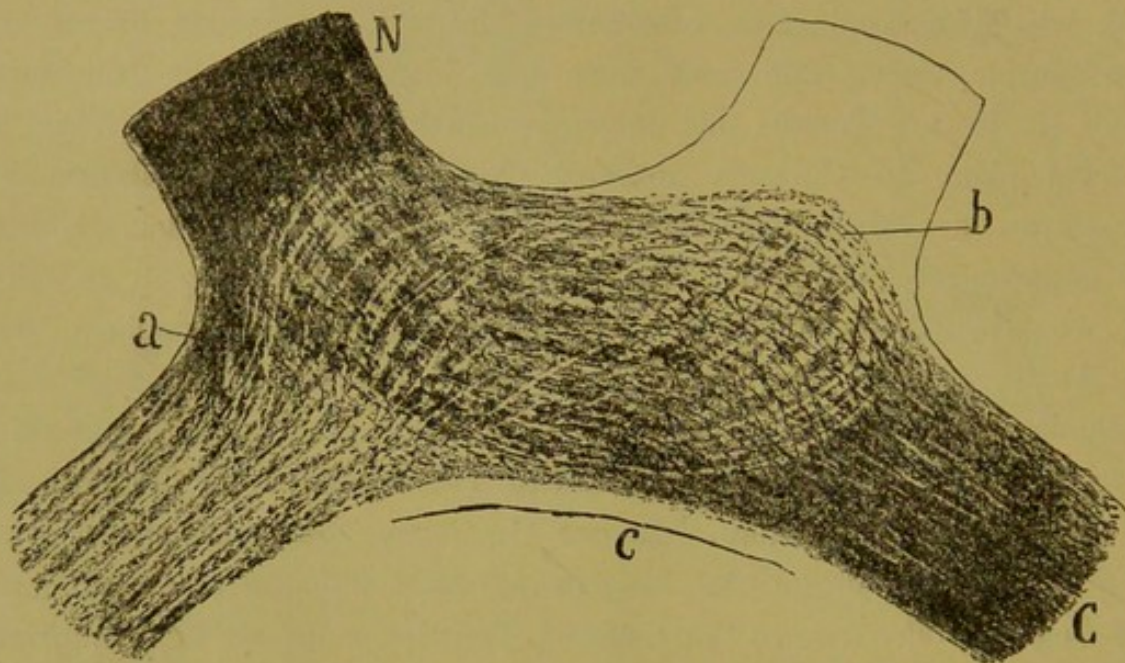
Ueberdies sieht man diese eben erwähnte Anordnung in gekreuzten Schleifen nur bei breiten Chiasmen deutlich, wie z. B. bei der Katze und beim Hunde (Fig. 4); bei Chiasmen, die im Querdurchmesser kurz sind, wie beim Kaninchen, beschreiben die sich kreuzenden Fasern nur eine einzige Curve mit nach vorn und innen gerichteter Concavität, bevor sie in den Tractus der entgegengesetzten Seite eintreten. (Fig. 3.)

Nachdem das Chiasma gekreuzt, bilden die Kreuzungsfasern bei der Ratte, der Maus und dem Kaninchen den ganzen Tractus opticus der entgegengesetzten Seite, was besonders deutlich in Fig. 3 zu sehen ist, wo wir das nach Marchi gefärbte Chiasma eines Kaninchens, dem ein Auge extirpirt worden, wiedergeben. Bei der Katze zeigt diese Methode ebenfalls, dass die gekreuzten Fasern den ganzen contralateralen Tractus einnehmen, doch ist ihre Vertheilung nicht gleichmässig. Allgemein lässt sich sagen, dass das Contingent der gekreuzten Fasern in der äusseren Portion des entgegengesetzten Tractus etwas abnimmt und homolateralen Fasern Platz macht, die hier mehr als in den übrigen Partien concentrirt liegen.

Direkte oder homolaterale Fasern. Bei den Nagethieren lassen sie sich, vielleicht wegen ihrer zu geringen Zahl, weder mit der Ehrlich'schen noch mit der Golgi'schen Methode nachweisen; dagegen bringt sie die Marchi'sche zum Vorschein. Schon Singer und Münzer beobachteten nach Exstirpation eines Auges beim Kaninchen degenerirte Fasern in dem gleichnamigen Tractus. Diese Thatsache wurde von uns beim Meerschweinchen und bei der Ratte bestätigt, kürzlich auch beim Kaninchen (Fig. 3, D). Bei diesem wie auch bei den erstgenannten Thieren nehmen die fettig entarteten Fasern, welche den direkten Bahnen entsprechen, keine bestimmte Stelle im Tractus ein, sondern erstrecken sich über dessen ganze Breite, aus den äusseren, mittleren und inneren Schichten des Sehnerven hervortauchend.

Die Fetttropfen der homolateralen Fasern lassen sich beim Kaninchen, der Ratte und dem Meerschweinchen bis zum Corpus geniculatum externum und zum Pulvinar verfolgen, wo letztere sich wahrscheinlich in der ganzen Ausdehnung dieser Centren verzweigen, wie dies aus der Existenz der schwarzen Streifen in dem ganzen Verbreitungsgebiet der Opticusfasern hervorgeht. Hingegen fehlen sie oder sind sie sehr selten im vorderen Vierhügel. Beim Menschen verbindet sich, wenn man den

Fig. 4.



Chiasma der Katze, nach Marchi gefärbt, 14 Tage nach Exstirpation eines Auges. Die schwarzen Streifen und dunklen Partien bezeichnen die degenerierten Nervenfasern.

N, degenerierter Nervus opticus, entsprechend dem enucleirten Auge; C, Tractus opticus der entgegengesetzten Seite, nach welchem das Gros der degenerierten Fasern (gekreuztes optisches Bündel) zieht; a, homolaterales Bündel; c, Gudden'sche Commissur.

jüngst von Cramer gezogenen Schlüssen glauben darf, jeder Nervus opticus mit beiden vorderen Vierhügeln (Randzone und oberflächliche graue Substanz), mit dem contralateralen durch das gekreuzte stärkere Bündel, mit dem gleichseitigen durch das direkte.

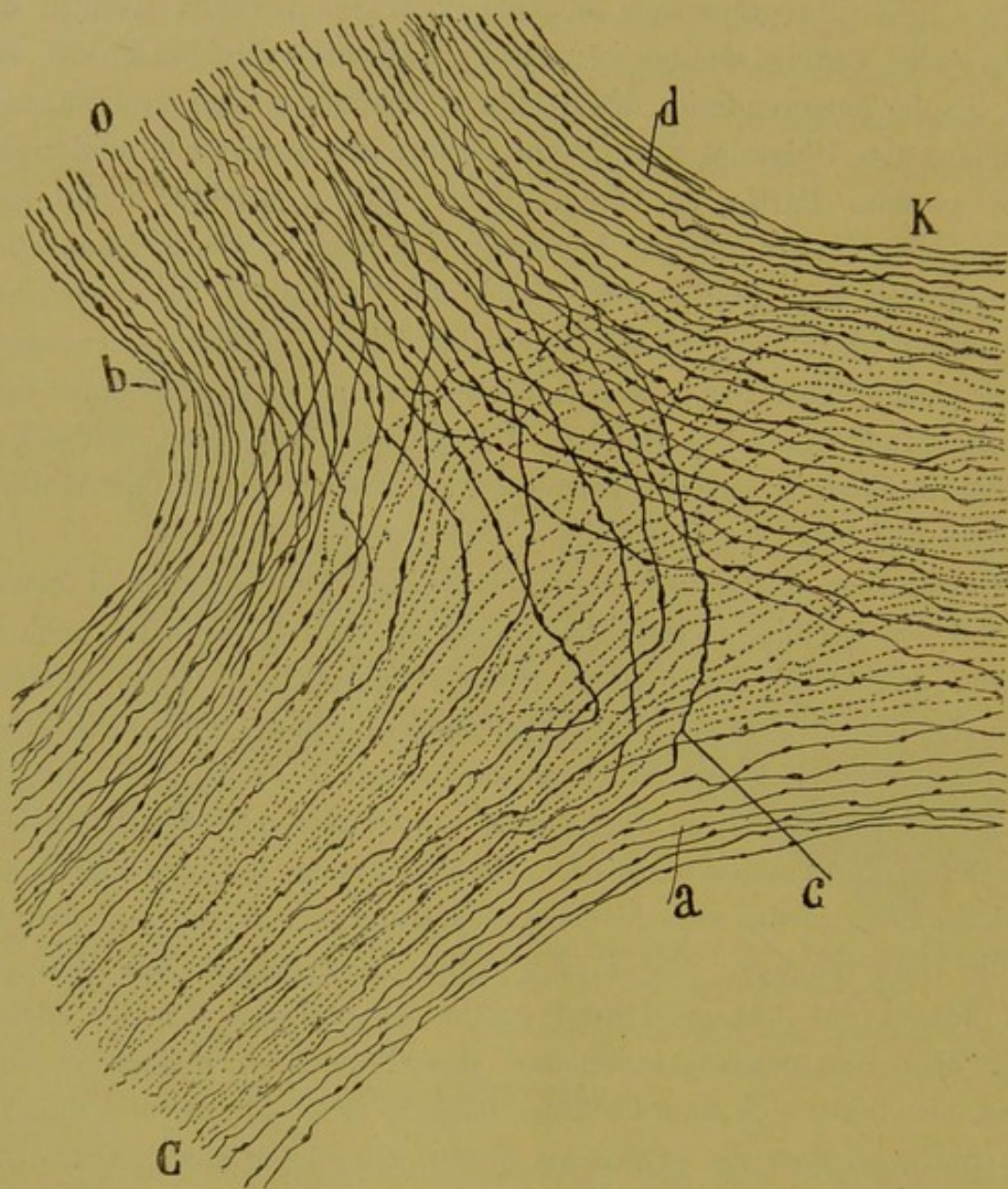
Bei der Katze sind die gleichnamigen Fasern sehr zahlreich und sehr leicht zu demonstrieren, sowohl mit der Golgi'schen wie mit der Ehrlich'schen Methode. Auch die Marchi'sche bringt sie mit voller Klarheit zum Vorschein (Fig. 4, a). Wie Fig. 5 zeigt, die genau nach

einem guten Präparat von einer wenige Tage alten Katze gezeichnet ist, beträgt die Zahl der homolateralen Fasern fast ein Drittel. Wir bemerken, dass sich über ihre Realität nicht streiten lässt, da sie in unseren Chromsilberpräparaten bequem vom Sehnerv bis weit in den Tractus selbst verfolgt werden können. Fast alle diese direkten Fasern verlaufen an der äusseren Seite des Sehnervs, schmiegen sich an die äussere Krümmung des Chiasmas an, dessen Contur sie begrenzen, und treten in die vordere Partie des Tractus ein. Einige direkte, mehr nach innen gelegene Fasern pflegen, bevor sie sich nach aussen wenden, einen grossen Bogen mit nach aussen gerichteter Concavität zu beschreiben, um in einer mehr nach hinten gelegenen Ebene in den gleichseitigen Tractus einzutreten. Nicht wenige schliesslich gelangen erst unter complicirten Windungen an ihren Ort. Diese Unregelmässigkeiten des Verlaufs der direkten Fasern erklären es, warum sich Michel und Kölliker von ihrer Existenz nicht überzeugen konnten (Fig. 5, c).

Die direkten Fasern nehmen vorzugsweise die vordere und äussere Seite des Tractus ein; Cramer hat indess beobachtet, dass sie auch im mittleren und selbst im inneren Drittel nicht fehlen. Diese inneren Fasern findet man besonders in Präparaten, die nach der Marchi'schen Methode gefärbt sind (Markdegeneration 14 bis 15 Tage nach der Exstirpation eines Auges), in denen man Fetttropfen oder Fettstreifen an keiner Stelle des Tractus vermisst. Vergleicht man die Lage der homolateralen Fasern in den verschiedenen Segmenten des Tractus, so gewinnt man die Ueberzeugung, dass in der Nähe des Chiasmas die Mehrzahl dieser Fasern das äussere Drittel einnimmt, während sie sich gleichmässig über die ganze Ausdehnung des Tractus vertheilen in dem Maasse, als dieser sich vom Chiasma entfernt (Fig. 4). Diese Präparate zeigen übrigens, dass die erwähnten Fasern aus sämtlichen Ebenen des Sehnervs ihrer Seite kommen können, was, beiläufig gesagt, voraussetzt, dass auch im Sehnerv kein wirklicher homolateraler, von dem gekreuzten separirter Strang besteht, sondern eine innige Vermischung beider Faserarten, wenn auch die direkten an der äusseren Seite, die gekreuzten an der inneren vorherrschen. Deshalb halten wir es für wahrscheinlich, dass sowohl in der centralen Portion des Tractus wie im Corpus geniculatum externum und im Pulvinar die direkten und gekreuzten Fasern,

welche identischen Punkten beider Netzhäute entsprechen, benachbart und vielleicht vereinigt verlaufen. Diese Paare von Fasern oder iso-

Fig. 5.



Ein Stück des Chiasma opticum einer 8 Tage alten Katze. Golgi'sche Methode.

O, Nervus opticus; *C*, Tractus opticus; *d*, gekreuzte optische Fasern; *b*, äussere, homolaterale Fasern; *c*, hintere homolaterale Fasern; *a*, Fasern der Gudden'schen Commissur; *K*, vordere Partie des Chiasma. Bemerkung: Die punktierten Linien sind gekreuzte optische Fasern des Nervus opticus der entgegengesetzten Seite.

dynamischen Leitern dürften sich in den primären optischen Centren mit verschiedenen, wenn auch benachbarten Zellen verbinden.

Ueberdies haben wir an unseren Marchipräparaten von Katzen auch die Endigung beider Bündel im Corpus geniculatum externum, Pulvinar und vorderen Vierhügel auch bestätigt gefunden, wobei es uns schien, dass die direkten Fasern denselben Vertheilungsbezirk besitzen, wie die gekreuzten.

Bifurkationen. Die grosse Mehrzahl der Fasern des direkten und gekreuzten Bündels bewahrt ihre Individualität im Verlauf durch das Chiasma, was man sowohl an Methylenblau- wie an Chromsilberpräparaten beobachten kann. Beim Kaninchen indess vermochten wir mit Methylenblau constant eine kleine Zahl bifurkirter Fasern (4, 6, sogar 8 Theilungen in jedem Chiasma) zu färben, eine, im Verhältniss zur Menge der das Chiasma bildenden Fasern sehr geringe Zahl, die aber vielleicht derjenigen der wirklich vorhandenen nicht entspricht.

In der That müssen wir uns daran erinnern, dass das Methylenblau nur die oberflächlicheren Zonen des Chiasmas färbt, so dass die meisten centralen Fasern in den besseren Präparaten nicht zum Vorschein kommen. Es könnten mithin in den tieferen Regionen desselben Bifurkationen existiren, welche sich wegen der Unmöglichkeit des Sauerstoffzutritts nicht färben.

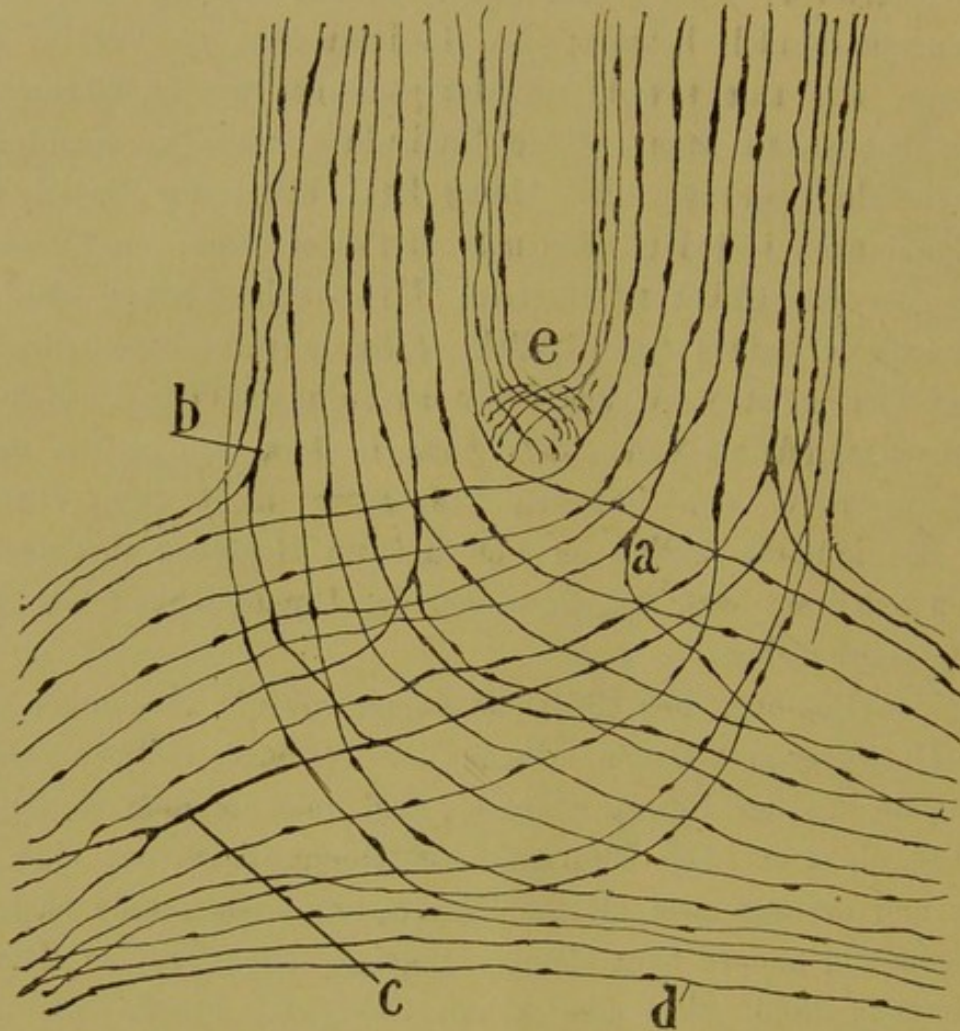
In beiden Regionen des Chiasmas haben wir die Theilungen genau gesehen. Die meisten befinden sich in der vorderen Hälfte desselben, an Fasern, die aus der Retina kommen, und nahe an dem Eintritt des Nerven (Fig. 6, *a, b*). Die Bifurkation geschieht im Niveau einer Einschnürung und erzeugt zwei gleiche Fasern, von denen eine nach dem gleichseitigen, die andere nach dem entgegengesetzten Tractus zieht.

Schliesslich theilt sich eine kleine Zahl von Fasern bei ihrem Eintritt in den Tractus der entgegengesetzten Seite. Es handelt sich hier um gekreuzte Fasern, deren beide Bifurkationsäste in verschiedenen Ebenen eines und desselben Tractus verlaufen. Trotz sorgfältiger Färbungen vermochten wir diese Bifurkationen bei der Katze nicht zu bestätigen; bei dieser würden andererseits die ausserordentliche Zahl nicht bifurkirter Fasern und die Schwierigkeit, die tieferen Regionen mit Methylenblau zu färben, die Demonstration derselben in jedem Falle behindern.

Die Gegenwart der genannten Bifurkationen, deren Zweige in beide

Tractus eintreten, erklärt sofort, warum beim Kaninchen die Exstirpation eines Auges bilaterale Degenerationen zur Folge hat. Gleichwohl ist die Zahl dieser Fasern im Vergleich zu den durch die Marchi'sche

Fig. 6.



Schema des Chiasmas eines Kaninchens. Färbung nach Ehrlich.

a, b, bifurirte optische Fasern; *c*, eine Faser, deren beide Theilungsäste zum Tractus opticus der entgegengesetzten Seite ziehen; *d*, Fasern der Gudden'schen Commissur; *e*, innere Fasern der Sehnerven, welche sich in schrägem und etwas verticalem Verlauf kreuzen und dadurch quer geschnitten scheinen. Man sieht, dass die grosse Mehrzahl der Opticusfasern gekreuzt ist; die homolateralen Fasern erscheinen in dem Methylenblaupräparate nicht deutlich.

Methode in dem homolateralen Tractus zu Tage geförderten zu klein und neigen wir zu der Annahme, dass es auch beim Kaninchen einige nicht bifurcirte, homolaterale oder direkte Fasern giebt.

In unseren mittelst experimenteller Degeneration nach der Marchi-

schen Methode gewonnenen Präparaten, ebenso wie bei gut gelungenen Ehrlich'schen und Golgi'schen Färbungen fehlten constant (bei Katze, Kaninchen, Ratte und Maus) diejenigen Fasern, welche, nach einigen Autoren, den Tractus verlassen und in die Habenula eintreten, sowie die jene von Pagano¹⁴⁾ und Hollendal¹⁵⁾ kürzlich angenommenen interretinären Commissurenfasern.

Wir resumiren: bei den Nagethieren (Ratte, Maus und Kaninchen) überwiegt fast ausschliesslich das gekreuzte Bündel. Die homolateralen und bilateralen oder bifurcirten Fasern bilden eine unbedeutende Minorität.

Dagegen wächst bei der Katze, dem Hunde, dem Affen und noch mehr beim Menschen die direkte oder homolaterale Bahn ganz beträchtlich und steigt bis auf ein Drittel oder noch mehr der gekreuzten Fasern, mit welchen sie sich innig vermengen, sobald sie mit ihnen im terminalen Theile des Tractus und den primären optischen Centren angelangt sind. Die Behauptungen von Michel und Kölliker beruhen auf offenbaren Irrthümern, die der Unzulänglichkeit der Methode dünner Serienschnitte zuzuschreiben sind.

Neuroglia. Sowohl das Chiasma als auch die Sehnerven besitzen zahlreiche Neurogliazellen, wie schon Petrone mittelst der Golgi'schen Methode nachgewiesen hat. Sie sind gross, sternförmig und gehören zum Typus der mit reichlichen Ausläufern versehenen Neurogliazellen.

Diejenigen des Chiasmas lassen sich in oberflächliche und tiefe unterscheiden.

1. Die oberflächlichen sind länglich und haben 2 Büschel von Fäden: ein aufsteigendes und absteigendes, von denen ersteres in der Pia mittelst einer Gruppe konischer Verdickungen endigt, analog dem, was man an einigen Neurogliazellen der Molecularschicht des Gehirns beobachtet. Am vorderen Rande des Chiasmas, woselbst sich ein zarter Ueberzug von grauer Substanz findet, der sich auf das Infundibulum fortsetzt, sind diese Zellen mit doppelter Strahlung am deutlichsten.
2. Die oberflächlichen Zellen des Chiasmas sind in ausgeprägtem Maasse sternförmig und besitzen lange, dünne Fortsätze, die, zwischen den Markfasern sich kreuzend, einen dichten Plexus bilden, in welchem die transversalen Fasern vorzuherrschen scheinen, transversal mit Beziehung auf die Richtung der Nervenfasern.

Beim Studium von neugeborenen oder fötalen Mäusen oder Katzen wird es leicht ersichtlich, dass sämtliche im Vorstehenden erwähnten Neurogliazellen aus dem Epithel des Infundibulums stammen. Alle Uebergänge in Lage und Form (vereinzelteres Auftreten nach der Peripherie zu, Verlängerung des Zellkörpers) zwischen den Epithelzellen und den ausgebildeten Neurogliazellen, die im Gehirn und Kleinhirn beschrieben wurden, sieht man klar und deutlich in diesen Präparaten; ein Beweis dafür, dass das Chiasma eine intracerebrale Bildung ist, d. h. histogenetisch vom Infundibulum und vom Boden des mittleren Ventrikels abstammt.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN UEBER DIE SENSORISCHEN, UND MOTORISCHEN KREUZUNGEN.

Eine der eigenthümlichsten Erscheinungen, welche uns die vergleichende Anatomie der Nervencentren lehrt, ist die Kreuzung der sensorischen und — zum nicht geringen Theil — der sensiblen und motorischen Bahnen.

Diese Kreuzung ist oft eine partielle, indess sind constant die gekreuzten centralen Bahnen wichtiger und stärker als die direkten (Pyramiden-, acustische, optische etc. Bahnen). Schliesslich erscheinen bei den niederen Wirbelthieren (Fischen, Reptilien, Batrachiern und der Mehrzahl der Vögel), ja selbst bei den kleineren Säugethiereu gewisse sensorische Bahnen, z. B. die optische, total gekreuzt. Ein vergleichendes Studium der Nervencentren der Wirbelthiere zeigt, dass in den centralen Bahnen die totale Kreuzung eine entwicklungsgeschichtliche Phase darstellt, die der partiellen voraufgegangen ist, welche letztere nur bei den relativ höher entwickelten Thieren auftritt, und dass ferner die totale Kreuzung gleichzeitig mit der Bildung eines Encephalons, daher mit der Centralisation der sensorischen Eindrücke und der motorischen Impulse sich geltend macht.

In der That, beim Amphioxus, bei den Würmern, bei denjenigen Thieren, bei welchen keine genügende sensorische Centralisation existirt und die Medulla oder die sie vertretende Ganglienkette fast ausschliesslich der Aufnahme der centripetalen Impulse dient, giebt es keine centralen Bahnen im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern nur intra-

ganglionäre Wege, direkte und gekreuzte Reflexe, und zwar vorwiegend direkte, wegen des bei weitem häufigeren Vorkommens der homolateralen motorischen Reactionen. Zum Beweise dessen erinnere man sich an die Anordnung der intraganglionären Bahnen der Würmer, wie sie von Lenhossék und Retzius beschrieben wurde, und an die Organisation der Strang- und Commissurenzellen des Rückenmarks der Wirbelthiere, wie sie durch meine Untersuchungen und diejenigen Lenhossék's, Kölliker's, Retzius', van Gehuchten's und Anderer klargelegt worden ist.

Aus welchen Gründen wird nun beim Erscheinen der centralen Bahnen des Encephalons in der phylogenetischen Reihe dieser Bauplan verlassen? Warum ist, scheinbar dem gesunden Sinne zum Trotz, die Bahn der motorischen und sensorischen Erregungen vorwiegend eine gekreuzte? Welchen Vortheil hat der Organismus von dieser Einrichtung? — Fragen, welchen Physiologen und sogar Philosophen ihre volle Aufmerksamkeit zugewandt haben, ohne dass sie bis jetzt, soweit uns bekannt, in befriedigender Weise beantwortet worden wären. Es handelt sich hier nicht darum, die wirkende Ursache, die geheimen Ressorts physikalisch-chemischer Kräfte zu erforschen, welche diese Anlage geschaffen haben, sondern den Nutzen begreifen zu lernen, den sie dem Organismus bringt, das Motiv, nach welchem die natürliche Auswahl oder andere noch unbestimmte Bedingungen die gekreuzten Nervenbahnen eingerichtet, befestigt und progressiv vermehrt haben.

Das Ueberwiegen der gekreuzten Bahnen ist eine um so seltsamere Erscheinung als die Natur aus Vernunftsgründen und bei ausschliesslich ökonomischen Rücksichten die entgegengesetzte Anordnung hätte treffen müssen. In der That muss jede von einem Punkte der Haut oder eines Sinnesorgans kommende Erregung coordinirte Reflexe und bewusste Reactionen bilateralen Charakters bewirken können; jedoch stehen bei diesem synergetischen Ineinandergreifen von Abwehrhandlungen immer diejenigen im Vordergrund, welche den Muskeln der von dem Reize getroffenen Seite der empfindenden Oberfläche entsprechen, wobei zu bemerken, dass sehr oft die motorische Antwort eine ausschliesslich homolaterale ist.

Inmitten dieser Zweifel scheint uns eins der Discussion nicht weiter zu bedürfen, nämlich dass die Decussation zuerst in den sensorischen Bahnen geschaffen worden ist (optische, sensible etc.,

sämmtlich bei den niederen Wirbelthieren); mit nothwendiger Consequenz ergab sich daraus die Kreuzung im entgegengesetzten Sinne bei den motorischen Bahnen, denn es ist klar, dass, sobald einmal, aus unbekanntem Gründen, gekreuzte, centripetale Leitungen in überwiegender Mehrzahl angelegt waren, dies unmittelbar die Einrichtung centrifugaler Bahnen, welche die Kreuzung aufheben, d. h. absteigende Systeme zur Folge hatte, welche im entgegengesetzten Sinne gekreuzt und dazu bestimmt sind, die willkürliche, motorische Reaction hauptsächlich nach der Seite zu befördern, von wo die Erregung kam.

Diese Erwägung schränkt das Feld unserer Speculationen wesentlich ein. Denn sicherlich beruht die Schwierigkeit des Problems jetzt nur darin, den Nutzen der sensorischen Kreuzungen zu erklären, besonders der optischen, die den übrigen vielleicht voraufging. Nach Erledigung dieses Punktes wird sich das Verständniss für die Anordnung der centralen Associations- und motorischen Bahnen leicht von selbst erschliessen, denn sie stellen nichts Anderes als functionelle und ökonomische Anpassungen an die gekreuzten sensorischen Leitungen dar.

Prüfen wir nun nach einander die sensiblen Kreuzungen und beginnen wir mit der optischen Bahn.

Optische Bahn der niederen Wirbelthiere. Wir sahen bereits, dass die Sehnerven der Fische, Batrachier, Reptilien und Vögel sich vollständig kreuzen; daher werden sich die vom rechten Auge aufgenommenen Bilder auf den linken bzw. entgegengesetzten Lobulus opticus projeciren. Dass der Lobulus opticus bei den niederen Wirbelthieren der Ort des geistigen Sehens ist, beweist einerseits die That- sache, dass die Abtragung der Hirnhemisphären keine Blindheit bewirkt, andererseits das Fehlen centraler oder für das Vorderhirn bestimmter optischer Bahnen, das durch die Forschungen Edinger's und anderer Anatomen festgestellt worden. Die einzigen aus dem Lobulus opticus stammenden Bahnen sind absteigende und müssen als solche reflectorisch-motorischer Natur betrachtet werden (Accommodation der Linse, Bewegungen des Auges, der Iris, des Kopfes und des Halses).

Erst bei den Vögeln, und vielleicht nicht bei allen, beginnt sich eine centrale optische Bahn zu bilden, d. h. eine dritte Serie von Neuronen, die dazu dienen, den Lobulus opticus mit der Hirnrinde zu ver-

binden, in welche sich, nach den physiologischen Beobachtungen von Munk, das Netzhautbild projiciren dürfte.

Aber, abgesehen von einigen Vögeln, besteht bei sämtlichen niederen Wirbelthieren die optische Bahn nur aus zwei Neuronen (die bipolaren der Retina und die die Sehnerven erzeugenden Ganglienzellen), von denen das innere im Lobulus opticus endet und mittelst freier Verzweigungen mit den Protoplasmafortsätzen der Zellen dieses Centrums sich in Contact setzt, eine Anordnung, die zuerst von mir bei den Vögeln entdeckt und später von meinem Bruder bei den Fischen, Reptilien und Batrachiern bestätigt worden ist. Bei allen diesen Thieren muss die erwähnte Verbindung von Protoplasma- und Nervenfortsatz der Gesichtswahrnehmung zum Substrat dienen, sei es, dass sich hier der centripetale Strom in einen centrifugalen oder in einen reflectorisch-motorischen umwandelt.

Welches ist nun aber die Gestalt des in den Lobulus opticus projectirten Bildes? Die folgenden Schemata stellen die centrale optische Projection dar und begründen vollständig die Berechtigung der Sehnervenkreuzung. Bekanntlich besitzen die Augen der niederen Wirbelthiere kein gemeinsames Sehfeld; jedes giebt ein besonderes Bild, nicht superponibel, sondern entsprechend den Objecten, die einen verschiedenen Ort im Raum einnehmen. Diese Form des Bildes, welche wir die panoramische nennen wollen, lässt sich vergleichen mit derjenigen, welche man erhält, wenn man im Panorama 2 Photographien zweier zusammenhängender Flächen einer Landschaft, welche kein Object gemeinsam hat, verbindet. Die niederen Wirbelthiere sehen daher ohne Relief; denn da sie kein gemeinsames Sehfeld haben, so fehlt bei ihnen die Convergenz der Augen und die identischen Netzhautpunkte, unerlässliche Bedingungen des stereoskopischen Sehens. Zum Ersatz dafür jedoch nehmen sie, die Bilder beider Augen summirend, ein sehr ausgedehntes Panorama wahr, entsprechend einem enorm weiten Winkel (der Summe der Winkel der beiden Augenöffnungen), was dem Thiere gestattet, momentan jeden Gegenstand wahrzunehmen, vor dem es fliehen oder gegen den es sich vertheidigen muss. Diese Anordnung ist um so werthvoller, als zufolge des Sparsamkeitsprincips, das die Natur sehr streng bewacht und innehält, mit Rücksicht auf diese bedeutende Aus-

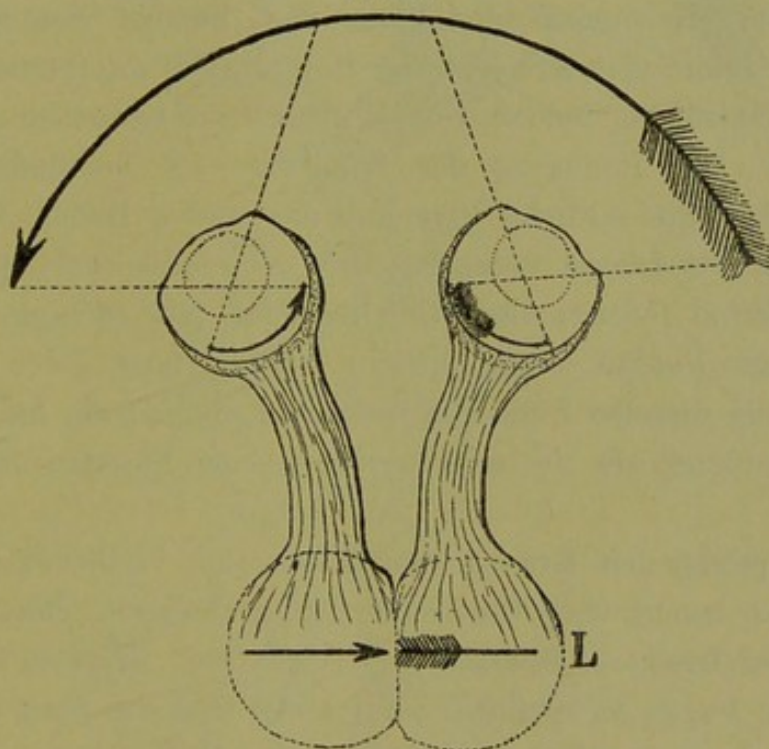
dehnung des Sehfeldes die Bewegungen der Augen und des Kopfes der Fische, Batrachier und Reptilien ziemlich beschränkt sind.

(Die Physiologen und besonders Wundt haben behauptet, dass die Wirbelthiere, welche kein gemeinsames Sehfeld besitzen, abwechselnd mit dem einen und dem anderen Auge sehen. Nach meiner Meinung geschieht das Sehen gleichzeitig. Wäre dem nicht so, so würde die Binocularität vollständig überflüssig sein; ein einziger Augapfel, mit einer ergiebigen Bewegungsfähigkeit ausgestattet und in einem Kopfe befindlich, der in zahlreichen Richtungen bewegt werden kann, würde dasselbe leisten wie zwei. Andererseits habe ich mich durch physiologische Experimente, auf deren Details ich hier nicht näher eingehen kann, vergewissert, dass die Maus, der Sperling und die Reptilien mit beiden Augen sehen. Wäre das Sehen ein abwechselndes, so gäbe es Momente, in welchen ein Object, das rasch von rechts kommt und schnell verschwindet, beim Thier keine Reactionen hervorrufen würde, während gerade das Entgegengesetzte eintritt. Man erinnere sich auch daran, dass man selbst, wenn auch unvollkommener und undeutlicher Weise, das panoramische Sehen, d. h. die doppelte gleichzeitige optische Empfindung an sich erfahren kann, wenn man die Convergenz der Augenaxen stört. Trotzdem ist es uns unter solchen Umständen, selbst wenn wir die Fertigkeit besäßen, die Augen so auseinander zu richten, dass ihre Axen einen solchen Winkel wie bei den niederen Vertebraten bildeten, nicht möglich, zu einem vollständig panoramischen Sehen zu gelangen, weil uns daran die Gegenwart des direkten Bündels und die daraus folgende Präexistenz der identischen Netzhautpunkte hindert. Auf dieser präexistirenden Anordnung beruht die Undeutlichkeit des geistigen Bildes bei Diplopischen, weil beide Copien der Wirklichkeit, auch wenn sie ganz verschieden sind, sich nicht in zwei getrennte cerebrale Felder projiciren, sondern in das einzige existirende, das nicht im Stande, sich weiter auszudehnen. Jedenfalls ist es zweifellos, dass, im Princip, auch der Mensch fähig ist, in einem Moment zwei verschiedene Bilder zu sehen, wozu wir bemerken, dass nach den Behauptungen einiger Physiologen das wirklich panoramische Sehen sich noch in bestimmten Regionen des Retina erhält, die keine identischen Punkte und kein direktes Bündel haben.)

Das Schema 1, Fig. 7, zeigt Gestalt und Richtung des geistigen optischen Bildes unter der Voraussetzung, dass es keine Kreuzung der Sehnerven gäbe. Die Incongruenz beider Bilder tritt deutlich zu Tage: das durch das rechte Auge projecirte passt nicht zu dem linken, und es wäre unmöglich, dass das Thier beide Bilder zu einer zusammenhängenden Vorstellung vereinigen könnte. Der Horizont würde sich präsentieren wie eine panoramische Ansicht, die aus 2 Photographien, einer aufrechten und einer seitlich umgekehrten, gebildet ist.

Prüfen wir nun das geistige Bild, wie es sich nach der Kreuzung

Fig. 7.



Schema zur Demonstration der Incongruenz der geistigen Projection der Bilder beider Augen bei Annahme, dass keine Opticuskreuzung existirt.

L, Lobuli optici.

der Sehnerven gestaltet, nachdem eine solche in den Linsenäugen von der Natur eingerichtet worden ist. Das Schema 2, Fig. 8, zeigt mit grösster Beweiskraft, dass, dank dieser Kreuzung, beide Bilder, das rechte und das linke, einander correspondiren und ein zusammenhängendes Ganzes bilden, während die bei der Voraussetzung des Mangels einer Kreuzung unvermeidliche seitliche Inversion schwindet.

Diese Schemata, sowie diejenigen, welche sich auf die Localisation

anderer Sinnesvorstellungen in der Hirnrinde beziehen, von denen wir später zu sprechen haben, gestatten einige Sätze zu formuliren, die wir uns bei der Interpretation des Mechanismus des Gehirns gegenwärtig halten müssen:

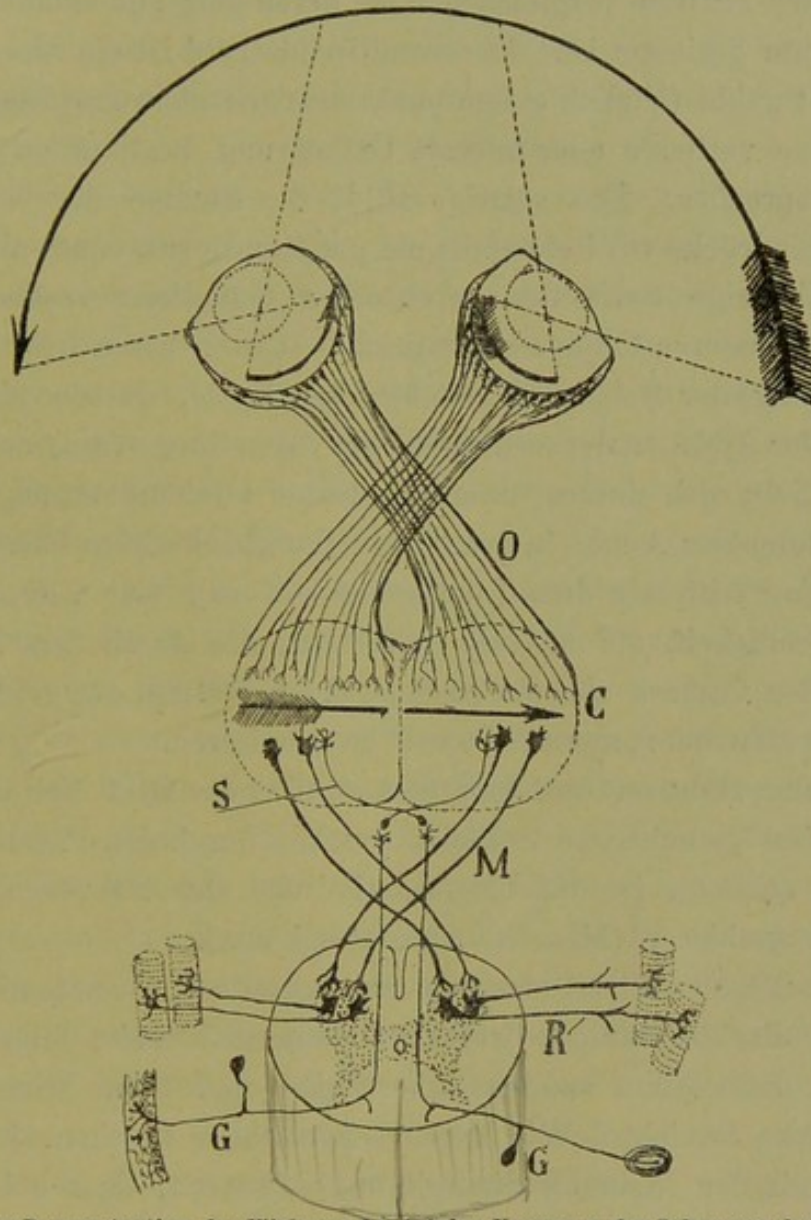
1. Bei den niederen Wirbelthieren übermittelt jedes Auge, und wir könnten sogar sagen jeder Raumsinn, dem Gehirn die auf seiner Seite gesammelten Eindrücke der Objecte, und vermöge der Kreuzungen besteht die sensorische Hirnrinde aus zwei Flächen, einer rechten, welche dem linken Raum, und einer linken, welche dem rechten entspricht. 2. Das geistige Bild ist immer ein einheitliches und entsteht aus der continuirlichen Nebeneinanderstellung der beiden Sinnesprojektionen; so dass das Gehirn eine Art centraler Retina wird, die Summe der beiden peripheren Netzhäute, jedoch vertheilt auf 2 symmetrische und einseitige Flächen. 3. Die Kreuzung der Sehnerven ist begründet durch die Nothwendigkeit die seitliche Inversion der beiden Bilder, welche durch die Wirkung der Linsen veranlasst ist, zu rectificiren. 4. Es existirt im Gehirn keine functionelle Duplicität oder, mit anderen Worten, die symmetrischen Punkte jedes Lobulus opticus oder jeder Hemisphäre, auch wenn sie dieselbe Sinneswahrnehmung empfangen, haben nicht die gleiche Bedeutung, da sie stets verschiedenen Punkten im Raum entsprechen.

Die vorstehenden Erwägungen lassen sich vielleicht auch auf die Function des cerebroiden Ganglions der wirbellosen Thiere anwenden, besonders der Insekten, Spinnen und Mollusken, Thieren, die mit wohl entwickelten Augen ausgestattet sind; leider sind die positiven Beobachtungen, welche wir über den Verlauf der Opticusfasern besitzen, zu dürftig, um darauf bestimmte physiologische Schlüsse aufzubauen. Der Sehnerv, d. h. das zweite optische Neuron, findet sich nach den Untersuchungen von Lenhossék bei den Cephalopoden, nach denen von Kenion bei den Insekten, von Navias bei den Gasteropoden etc., und zwar mitten im Gehirn verborgen, und seine detaillirte Analyse ist ausserordentlich schwierig, weshalb es nicht möglich zu erfahren, ob bei ihnen eine totale Kreuzung besteht wie bei den niederen Wirbelthieren.

Zieht man indess die Art des Sehens bei den wirbellosen Thieren und die Grundsätze, welche wir formulirt haben, in Betracht, so ergibt

Thieren, d. h. solchen, welchen die Gegenstände auf der Netzhaut um sich mit Wahrscheinlichkeit, dass bei den mit Linsenaugen ausgestatteten

Fig. 8.



Schema zur Demonstration der Wirkung der totalen Kreuzung des Sehnerven bei einem niederen Wirbelthier (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel oder Säugethiere mit panoramischem Sehen). Man sieht, dass, zufolge dieser Kreuzung, die beiden geistigen Bilder ein continuirliches Ganzes bilden.

O, gekreuzte Sehnerven; *C*, primäre und secundäre optische Centren; *M*, gekreuzte motorische Bahn; *S*, gekreuzte centrale sensible Bahn; *K*, motorische Wurzeln des Rückenmarks; *G*, Rückenmarksganglien und sensible Wurzeln.

gekehrt erscheinen (Mollusken, gewissen Arachniden) der Sehnerv total gekreuzt ist und dass es bei den Thieren mit Mosaiksehen, wie den In-

sekten und Crustaceen, keine Decussation giebt. Es ist in der That bekannt, dass bei diesen Thieren, wie schon Müller lehrte und Huxley, Lubbock, Plateau, Exner u. a. bestätigten, die Augen sich mit einem Bündel feiner Röhren vergleichen lässt, deren jede auf einen bestimmten Ort im Raum gerichtet ist. Das resultirende Bild ist ein Mosaik dunkler und heller Punkte (ähnlich einem punktförmigen photographischen Bilde), welche, ohne verticale oder laterale Umkehrung, bestimmten Flächen im Raume entsprechen. Das geistige Bild, die Summe der beiderseitigen optischen Eindrücke wird ebenfalls ein panoramisches, continuirliches sein und auf diejenige Seite des cerebralen Ganglions vertheilt werden, welche den äusseren Objecten entspricht. Unter diesen Umständen wäre eine Kreuzung der Sehnerven höchst nachtheilig, da sie eine seitliche Inversion der Hälften der centralen Sehvorstellung verursachen würde.

Es ergibt sich daraus, dass die totale Opticuskreuzung keine mit der Schöpfung des Auges in der Thierreihe gleichzeitige Erscheinung ist; die Kreuzung tritt mit dem Linsenauge auf und war veranlasst durch die Nothwendigkeit, die laterale Inversion, die durch den Mechanismus der doppelten Camera obscura an den beiden Hälften des geistigen Bildes der Vertebraten hervorgerufen wird, zu corrigiren.

Optische Bahnen und geistiges optisches Bild bei den Säugethieren. Das gemeinsame Sehfeld, welches durch den Parallelismus der Augenaxen entsteht, ist das Charakteristische des Sehvorgangs bei den höheren Säugethieren (Mensch, Affe, Hund etc.).

Dieser Parallelismus erzeugte als begleitendes anatomisches Phänomen das direkte Bündel, welches bekanntlich beim Hund, bei der Katze und dem Affen umfangreicher wird und beim Menschen seine grösste Stärke erreicht. Wir haben schon früher gesehen, in Uebereinstimmung mit der Meinung Singer's und Münzer's, dass bei der Ratte, der Maus, dem Meerschweinchen und Kaninchen, die grosse Mehrzahl der Opticusfasern sich kreuzt, was mit dem Mangel eines gemeinsamen Sehfeldes wohl harmonirt, und folglich auch mit dem Fehlen identischer Punkte in der Netzhaut dieser Thiere. Es ist sehr wahrscheinlich, dass zwischen dem Sehen mit gemeinsamem Sehfeld beim Menschen und dem panoramischen Sehen beim Kaninchen Uebergänge existiren; so glauben wir, dass das Rind, der Esel, die Ziege und das Pferd mit einem ge-

mischten Sehfeld ausgestattet sind, einem panoramischen oder speciellen in fast der ganzen Ausdehnung der Netzhaut und einem gemeinsamen und mit identischen Punkten in der äusseren Partie derselben, oder an der Stelle, wohin sich das Bild der vor der mittleren Ebene gelegenen Objecte projicirt. Kürzlich hat Dexler¹⁶⁾ das Chiasma des Pferdes studirt und dabei ebenfalls das Vorhandensein gekreuzter und direkter Fasern beobachtet; letztere sollen nur den achten Theil der gekreuzten bilden. Selbst beim Menschen bleibt ein Rest des panoramischen Sehens.

Wenn die Natur auf einen so positiven Vortheil, wie ihn eine bedeutende Ausdehnung des Sehfeldes bietet, verzichtet, so wird dies nicht ohne entsprechende Entschädigung geschehen, ohne andere Mechanismen zu adoptiren, welche noch die Qualität der Vorstellung der Aussenwelt zu verbessern gestatten. In der That functioniren mittelst des Parallelismus der Augenaxen die beiden Augen wie ein einziges, vorausgesetzt, dass sie gleichzeitig dasselbe Object copiren; jedoch wurde diese Reduction des Sehfeldes von einem neuen Phänomen begleitet, von der Perception der Tiefe oder der dritten Dimension, eine Wahrnehmung, welche bei den unteren Gliedern der Thierwelt und selbst bei der Mehrzahl der Säugethiere noch unbekannt ist. Ausserdem wächst zum Ersatz für diesen Verlust die Beweglichkeit der Augen, des Kopfes und Rumpfes ganz beträchtlich.

Das, dank den geistreichen Arbeiten von Wheatstone und den ergänzenden Forschungen von Brewster, Brücke, Le Conte u. A. heute wohl bekannte eigenthümliche stereoskopische Phänomen entsteht, wie man weiss, aus der (in Folge Convergenz der Sehaxen) successiven Projection der verschiedenen Ebenen eines Gegenstandes auf die identischen Punkte beider Netzhäute. Beim einfachen binoculären Sehen, d. h. wenn die Objecte in der Unendlichkeit oder in einer und derselben Ebene gelegen sind (Zeichnungen, Photographien etc.), verharret das Auge, sobald die Convergenz hergestellt ist, in Ruhe; wenn es sich jedoch um die Wahrnehmung des Reliefs eines sehr nahen Gegenstandes handelt, wobei die Bilder rechts und links ungleich sind, so bleibt, um die verschiedenen Ebenen beider Bilder in correspondirende Sectoren der beiden Netzhäute zu bringen, kein anderer Ausweg übrig, als alternirende Bewegungen der Convergenz zu vollführen, und zwar um so genauere, je enger umgrenzt das betrachtete Object ist.

In Folge dessen findet beim binoculären stereoskopischen Sehen eine Muskelthätigkeit statt, deren Anstrengung, vermittelt durch das Gehirn, nach einigen Autoren, die subjective Erscheinung der Wahrnehmung des Reliefs ist. Vor einiger Zeit haben Hillebrand, Greef und Andere versucht, die Bedeutung, welche das Bewusstsein der Muskelanstrengung bei der Convergenz der Augen für die Wahrnehmung hat, zu leugnen; jedoch behaupten March, Javal und Bourdon¹⁷⁾, dass die Convergenz für diese Perception unerlässlich ist, und meinen, dass der Grad derselben mit gewisser Genauigkeit die Entfernung angiebt, in welcher sich ein Object befindet, und dadurch die Wahrnehmung seiner Tiefe im Raum.

Es liegt hier nicht in unserer Absicht, den Mechanismus des binoculären und stereoskopischen Sehens zu studiren. Wir werden später einige besondere Bemerkungen darüber machen. Für den augenblicklichen Zweck genügt es, die Aufmerksamkeit auf die interessante, von den Gelehrten und besonders von Edinger bereits beobachtete Thatsache zu lenken, dass in dem Maasse, als sich das gemeinsame Sehfeld etablirt, das direkte Bündel vermöge einer anatomisch-physiologischen Anpassung sich entwickelt. Diese ausserordentliche Erscheinung der Anpassung ist ohne Zweifel einer der schwierigsten Punkte, der sich der landläufigen Lehre von der natürlichen Auswahl entgegenstellen kann. In Wirklichkeit würde man sich, in Uebereinstimmung mit den Grundlehren des Darwinismus, ein Säugethier mit panoramischem Sehen vorzustellen haben, welches, vermöge Variation, die Beweglichkeit seiner Augen bis zu dem Punkte zu steigern vermocht hätte, dass ein Theil des Sehfeldes superponirt wird; da jedoch diese Veränderung, ohne begleitende Bildung eines direkten Bündels, die Diplopie, d. h. eine grobe Sehstörung verursacht hätte, so versteht man nicht, wie die natürliche Auswahl eine Anordnung, die für das damit behaftete Thier notorisch nachtheilig, treffen und allmählich steigern konnte. Dazu, dass die Selection in diesem Falle wirken könnte, müsste man annehmen, dass mit dem Erscheinen des gemeinsamen Sehfeldes die Kreuzung bei einem Theile der gekreuzten Fasern des Sehnerven unmittelbar aufgehoben wurde, speciell diejenigen, welche den äusseren oder temporalen Sektoren beider mit gleichen Bildern bedeckten Netzhäute entsprechen, weil nur unter

dieser Bedingung die erwähnte Aenderung der Sehaxe von Nutzen wäre. Man muss jedoch gestehen, dass diese augenblickliche, ohne Uebergänge stattfindende anatomische Anpassung absolut unbegreiflich wäre. Die Schwierigkeit wächst noch, wenn wir überlegen, dass die Netzhautpunkte eines gemeinsamen Bildes nicht nur die erwähnte Aufhebung der Kreuzung veranlassen müssten, sondern auch den Eintritt der direkten Fasern gerade an derselben Stelle der optischen Ganglien (und mittelst neuer Neurone im selben Punkte des Gehirns), wo sich die gekreuzten Opticusfasern der entgegengesetzten Seite verzweigen, d. h. diejenigen, welche in der Hirnrinde das gleiche Stück des optischen Bildes darzustellen haben, und dies Alles ohne intermediäre Maassnahmen, da ja die erwähnte Anordnung nur nützlich sein kann, wenn sie in allen ihren Theilen fertig war.

Verlassen wir jedoch für jetzt diesen Punkt und untersuchen wir die Art der optischen Projection im Gehirn.

Bei den Säugethieren besitzen die Sehbahnen ein Neuron mehr; aus den primären optischen Centren, dem Endpunkt der Sehnerven (vorderer Vierhügel, Corpus geniculatum externum und Pulvinar) entspringt ein neuer, ausschliesslich direkter Weg, welcher, ins Gehirn hinaufsteigend, in der Occipitalgegend desselben endet. Die terminale Verbindung von Axencylinder und Protoplasmafortsatz, jene Verbindung, in welcher sich der centripetale optische Strom in einen centrifugalen umwandelt und an welcher wahrscheinlich die Empfindung entsteht, ist bei den Säugethieren weiter gewandert, der Production der visuellen Reflexe nichts weiter als den vorderen Vierhügel oder den reducirten Lobulus opticus übrig lassend. Den Ort und die Gestalt des centralen optischen Bildes kennt man heute ziemlich genau, dank den ausgezeichneten Forschungen von Munk¹⁸⁾, die durch klinische Beobachtungen wie durch das Thierexperiment bestätigt worden sind (Steiner¹⁹⁾, Monakow²⁰⁾, Henschen²¹⁾, Sachs²²⁾, Gillet und Vialet²³⁾ und Andere). Diese Gelehrten haben es ausser Zweifel gestellt, dass beim Menschen für das geistige Sehen eine mehr oder weniger ausgedehnte Zone an der inneren Fläche der Occipitallappen existirt, nämlich die Fissura calcarina, der Cuneus und die Nachbarschaft, Zonen, in denen eine wirkliche Projection der Retina stattfindet. Nach Munk, Henschen und Vialet wird

jeder Netzhautquadrant, sowie die Macula von verschiedenen Flächen des erwähnten Rindengebietes repräsentirt.

Die wichtigste der von Munk gefundenen Thatsachen ist jedoch die, dass jede Hemisphäre sich in ihrer Sehrinde ausschliesslich mit den homologen Flächen beider Netzhäute verbindet, d. h. das rechte Gehirn die optischen Fasern und demzufolge das Bild der rechten Hälften der beiden Netzhäute empfängt, während sich das linke mit den Fasern der linken Hälften verbindet und deshalb die Projection der entsprechenden Hälfte des Bildes aufnimmt. Dass diese Verbindung wirklich besteht, lehren auch die Kliniker, da man in den Fällen homonymer Hemianopsie (Blindheit der beiden rechten oder linken Hälften der Netzhäute) eine monolaterale Läsion der Sehsphäre der Rinde oder der tiefer gelegenen optischen Bahnen der gleichen Seite findet. Das Schema in Fig. 9 zeigt, in Uebereinstimmung mit diesen Angaben, die Form der optischen Projection im Gehirn. Das Bild ist in Beziehung auf das Object seitlich invertirt; jedoch bildet jede Hälfte desselben, auf eine Hemisphäre projicirt, ein continuirliches Ganzes, wie dies auch bei den niederen Wirbelthieren der Fall.

Der grösseren Klarheit wegen zeigt das Schema das Bild geradlinig und wie wenn es von oben betrachtet würde. Es versteht sich von selbst, dass, da die Rinde gefaltet und ausserdem die Sehregion durch den Hemisphärenspalt getheilt ist, die wirkliche Projection des geistigen Bildes viel complicirter sein und ebenso viele Krümmungen haben muss wie die Windungen der entsprechenden Sphäre. Für den Effect des deutlichen Sehens und einer naturgetreuen Projection machen diese Unregelmässigkeiten und Fehler der Continuität wenig aus, da das, was dieser Projection oder der Verlegung des optischen Eindrucks nach aussen Form giebt, nicht die Gestalt des cerebralen Feldes ist, sondern die der Zapfen- und Stabschicht der Retina. Wir glauben indess, dass sich im geistigen Bilde alle Punkte des Objects in derselben Reihenfolge dargestellt finden, in welcher sie auf die Retina projicirt sind; die cerebrale Retina lässt sich in dieser Beziehung mit einer wohl gelungenen Photographie vergleichen, deren Papier oder Ueberzug gerunzelt ist.

Die Duplicität der Empfindung, welche, a priori, bei dem Vorhandensein eines gemeinsamen Sehfeldes unvermeidlich scheint, ist in sinn-

reicher Weise umgangen worden dadurch, dass die homolateralen und von entgegengesetzter Seite kommenden optischen Fasern, welche gemeinsamen Punkten der Retina entsprechen und deshalb Träger desselben Stückes des Bildes sind, in derselben Gruppe von Pyramidenzellen zusammenlaufen.

Deshalb setzt das Auftreten des direkten Bündels keinen Verzicht auf die Vortheile der Kreuzung voraus. Diese bestehen fort, weil nach Kreuzung der Hauptbahn des Sehnerven immer das in das rechte Gehirn projicirte Bild sich in das in das linke gezeichnete fortsetzt. Ueberdies ist nach Vertheilung der Vorstellung auf zwei Gehirne (das linke, wo die auf unserer rechten Seite gelegenen Objecte projicirt sind und das rechte, wo sich die der linken Seite abspiegeln) die Kreuzung der willkürlichen motorischen Hauptbahn ebenfalls unerlässlich, weil beim Menschen wie bei den Vertebraten mit panoramischem Sehen es ebenso nothwendig war, die Kreuzung der sensorischen Erregung aufzuheben, um mit dem der Seite der Objecte entsprechenden Muskelapparat wirken zu können.

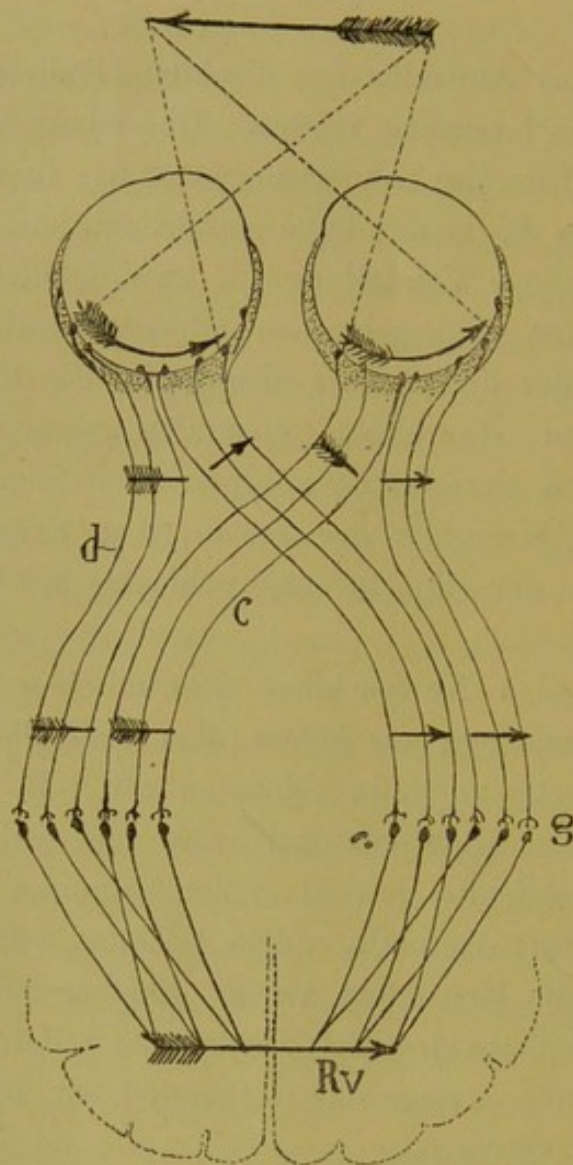
Man kann sich den Nutzen einer anatomischen Einrichtung nicht besser verständlich machen, als indem man sich dieselbe durch verschiedene andere ersetzt vorstellt. Nehmen wir z. B. an, dass der Sehnerv des Menschen gänzlich gekreuzt wäre und jede theilweise Aufhebung der Kreuzung fehlte, sowohl in den primären optischen Centren wie bei den cerebralen; das nothwendige Resultat würde sein, einerseits die Diplopie, d. h. die Erzeugung zweier gleicher Bilder, deren jedes ganz auf eine Hemisphäre projicirt würde, und andererseits der Mangel der Reliefwahrnehmung wegen der Unmöglichkeit beide Netzhautprojectionen in eine zu vereinen.

Stellen wir uns vor, dass die Sehnerven keine gekreuzten Bahnen besäßen und dass der homolaterale Charakter sich bis ins Gehirn erhielte; die natürliche Consequenz wäre ebenfalls die Diplopie, d. h. die Bildung zweier gleich gerichteter geistiger Bilder, jedes in einer Hemisphäre, ohne dass die Verdoppelung des Bildes compensirt würde, sowie andere bedeutende Nachtheile.

Denken wir uns noch, dass die direkten optischen Bündel im Gehirn nicht zu denselben Punkten ziehen, wo die gekreuzten Fasern, welche

dasselbe Stück des Bildes befördern, enden; die nothwendige Folge wäre ebenfalls die Verdoppelung der Wahrnehmung in der Weise, wie es der

Fig. 9.



Schema zur Demonstration des beim Menschen und den mit gemeinsamem Sehfeld ausgestatteten Säugethieren durch Synthese der beiden vom Sehnervenpaar übermittelten Objectvorstellungen gebildeten geistigen Bildes.

d, homolaterales optisches Bündel; *c*, gekreuztes Bündel; *g*, Corpus geniculatum externum und Pulvinar; *Rv*, Sehspähre des Gehirns mit der Gestalt der geistigen Projection.

Fall, wenn durch künstliche Ablenkung der Augenaxen und Verhinderung der Convergenz das Bild sich nicht in identischen Punkten beider Netzhäute projecirt.

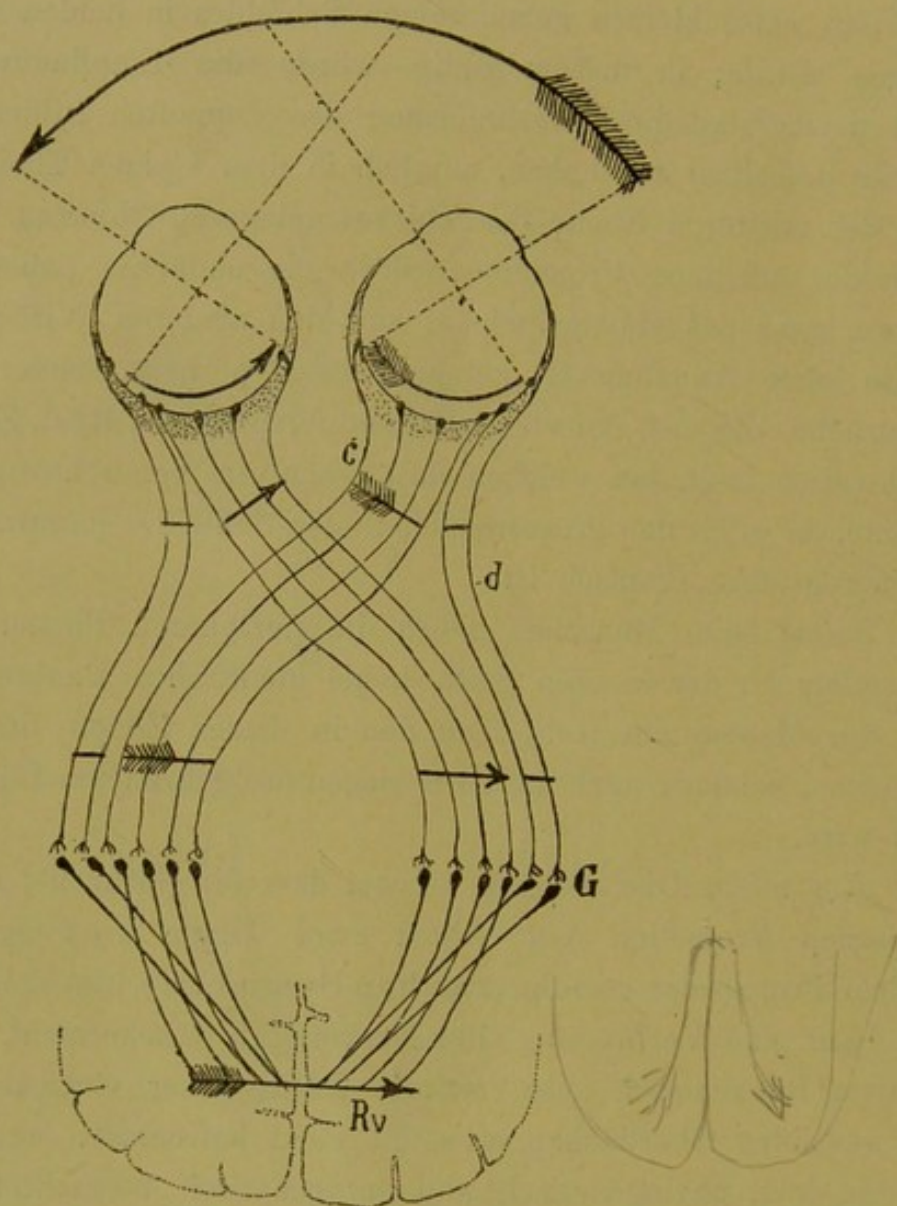
Nehmen wir schliesslich an, Fig. 10, dass das direkte Bündel im Vergleich zum gekreuzten sehr klein wäre, eine Einrichtung, welche, wie wir früher sagten, eine gewisse Schrägheit der Augenaxen und die Existenz eines kleinen gemeinsamen Sehfeldes in beiden Netzhäuten bedingen würde; in diesem Falle würde die Empfindung des Reliefs und demzufolge die Verschmelzung des doppelten Bildes nur in einem Theile desselben statthaben, nämlich in dem kleinen Theil, welcher den vor der mittleren Ebene des Thieres gelegenen Objecten entspricht; der Rest der geistigen Projection würde ein einfaches panoramisches Bild liefern, ganz das gleiche, wie es sich den niederen Wirbelthieren bietet. Diese letzte Annahme ist keine blosser Hypothese, sondern eine positive Thatsache, die sich bei vielen Säugethieren (Pferd, Rind, Ziege, Esel etc.) nachweisen lässt, bei welchen das Sehen ein gemischtes genannt werden könnte, da es für den grösseren Theil des Sehfeldes panoramisch, für den kleineren stereoskopisch ist.

Selbst beim Menschen haben die peripheren Partien der Netzhaut, besonders an der inneren Seite, keine identischen Punkte, woraus nicht nur der Mangel des Reliefs an den in diesen Zonen sich projecirenden Objecten, sondern auch das Überwiegen des gekreuzten Bündels verständlich wird.

Aus allem Diesem geht hervor, dass die Natur bei der Anlage der optischen Projection vor Allem zwei Dinge vorweggenommen hat: 1. dem Princip der concentrischen Symmetrie treu zu bleiben, welches die Lage und Verbindung aller Nervencentren beherrscht. So entspricht in dem Rückenmark jede verticale Hälfte einer verticalen Hälfte auch der sensiblen Oberflächen, was uns nicht befremdet, wenn wir uns erinnern, dass, phylogenetisch und ontogenetisch betrachtet, die Cerebrospinalaxe nichts weiter ist, als eine fortgewanderte und in einem engen Futteral concentrirte Hautfläche. In diesem Futteral, das von einer ektodermatischen Einstülpung gebildet wird, entsteht die rechte Wand aus dem rechten Ektoderm, die linke aus dem linken. 2. Das zweite Princip, welchem die Natur huldigt, ist die Einheit der Empfindung; um diese zu erzielen, hat sie das direkte Bündel geschaffen und hat sie ausserdem einen grossen Theil des Gehirns in eine riesige Retina verwandelt, die in 2, auf je eine Hemisphäre localisirte Hälften getheilt

ist, deren eine die zu unserer Rechten gesehenen Objecte, die andere die zur linken repräsentirt.

Fig. 10.



Schema des Chiasmas, der optischen Bahnen und der optischen Projectionⁿ im Gehirn eines Säugethiers mit halbpanoramischem Sehen.

c, gekreuztes optisches Bündel; *d*, homolaterales optisches Bündel; *G*, primäre optische Centren; *Rv*, Sehosphäre der Rinde mit der geistigen Projection des Objects.

Eine Frage erhebt sich bei der Beobachtung der Differenz der Ausdehnung der centralen und peripheren Retinae. Warum ist die Region des geistigen Sehens ausgedehnter als die Fläche des der Projection entsprechenden Retina?

Schon in einer anderen Arbeit haben wir von dieser eigenthümlichen Einrichtung gesprochen, die von der von uns sogenannten Stromschwellung oder von der fortschreitenden Diffusion abhängt, die bei der Uebertragung der optischen Erregung vom Auge auf das Gehirn stattfindet. Sicher erklärt diese progressive Vermehrung der Zellen und Leitungen jene Thatsache zur Genüge und würde sie noch besser erklären wenn alle Nervenfasern, sowohl in den primären wie in den secundären optischen Centren, in einer einzigen Ebene endeten; in Wirklichkeit jedoch stammen diese Endigungen aus verschiedenen Schichten der grauen Substanz der genannten Centren, und müssen durch die ganze Dichte derselben vertheilte Zellen daran Theil nehmen. Dies erklärt jene Reduction des Volums des vorderen Vierhügels und des Corpus geniculatum externum im Vergleich zu den Flächen der Retinae; doch wird diese Reduction begleitet von einer positiven Vermehrung der Leitungen, von denen jede sich mit einer bedeutenden Gruppe von Pyramidenzellen verbindet.

Denkt man über den Vortheil dieser im Verlauf des sensorischen Reizes wachsenden Zahl der Leitungen nach, so kann man ihn nur in der Nothwendigkeit suchen, die Associationen zu erleichtern, und vielleicht auch in dem Zweck, mit der Betheiligung vieler Neurone die Intensität des centripetalen Stroms zu steigern.

Die Stromschwellung und die sich hinzugesellende wachsende Vielfältigkeit der Verbindungen vermag vielleicht zum besseren Verständniss eines noch wenig aufgeklärten Phänomens beizutragen: nämlich der Eigenthümlichkeit des Gehirns, beim stereoskopischen Sehen Bilder, die etwas ungleich sind und von identischen Punkten der Netzhäute kommen, zu verschmelzen.

Man wird sich erinnern, dass die landläufige Lehre von den identischen Punkten, die man auf Grund des binoculären und stereoskopischen Sehens ersonnen, nicht ganz befriedigt. Auch haben die Autoren sie bereits zu modificiren versucht, indem sie an Stelle des ursprünglichen identischen Punktes der beiden Netzhäute die übereinstimmenden Kreise (Panum) oder die correspondirenden Zonen (Wundt) setzten, mit welchen Bezeichnungen man zu verstehen giebt, dass, damit das Gehirn zwei Bilder zu einem verschmelze, es nicht absolut noth-

wendig ist, dass die Bilder der gleichen Punkte des Objects sich genau auf dasselbe Stäbchen oder denselben Zapfen der beiden Retinae projeciren, sondern auf eine mehr oder weniger ausgedehnte Fläche, deren Ueberschreitung jede Synthese unmöglich macht. Vermöge der wohl befestigten Thatsache der Stromschwellung wird der von einem oder mehreren Zapfen aufgenommene elementare Eindruck die Thätigkeit einer speciellen Plejade oder eines functionellen Systems von Pyramidenzellen der Sehsphäre des Gehirns (isodynamische Gruppen) wachrufen; aber da die Endverzweigung der die Erregungen benachbarter Zapfen leitenden optischen Fasern sich zum Theil auch mit der erwähnten isodynamischen Gruppe von Pyramiden verbinden wird, so wird daraus folgen, dass diese zur selben Zeit zwei optische Erregungen empfangen wird: eine hauptsächlichere, von dem Zapfen oder den Zapfen herrührend, deren Repräsentant sie ist, und eine accessorische, weniger energische, von dem benachbarten Zapfen kommend. Auf diese Weise werden die von benachbarten, wenn auch nicht identischen Punkten der beiden Netzhäute kommenden Wellen sich zu einer Resultirenden verschmelzen und wird eine einheitliche Empfindung zu Stande kommen.

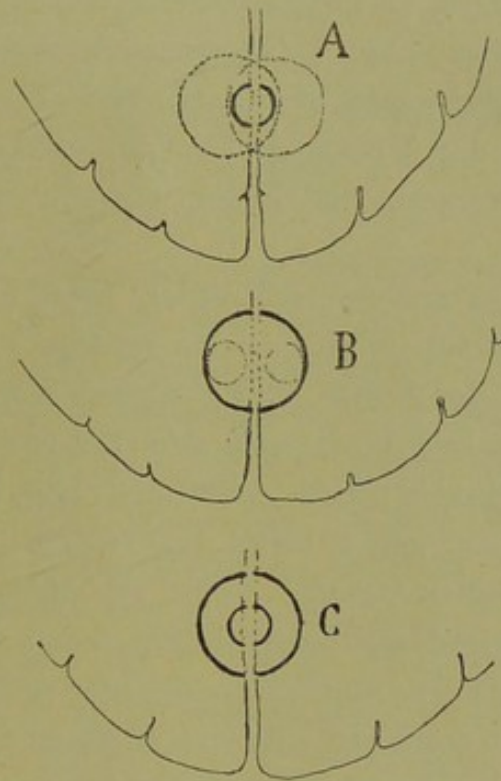
In den beigegebenen Schemata haben wir vorausgesetzt, dass die Verschmelzung der beiden Bilder sich im Gehirn vollzieht. Jedoch, könnte dies nicht auch in den primären optischen Centren der Fall sein? Eine Frage, die sich aus Mangel an Thatsachen nicht beantworten lässt. Berücksichtigt man aber, dass die Verschmelzung in den Lobulis opticus eine schon bei den niederen Vertebraten geschaffene fundamentale Einrichtung rectificiren würde, nämlich die Endigung der Fasern jeder Retina in einem einzigen Lobulus opticus, so halten wir es für wahrscheinlich, dass die Synthese im Gehirn vor sich geht, d. h. in der letzten optischen Station, welche auch vom phylogenetischen Standpunkt die jüngste ist. Dabei bleiben die Bahnen und Anordnungen des Lobulus opticus aufrecht erhalten und respectirt, welche, weil sie motorischen Reflexen von hohem Alter und von einer für alle Vertebraten giltigen Nothwendigkeit entsprechen, es schwer halten würde zu beseitigen.

Geistige Projection beim stereoskopischen Bilde. — Wenn wir auch in der vorliegenden Arbeit das Problem der Perception des Reliefs nur im Vorübergehen und ohne die wünschenswerthe Detaillirung be-

handeln können, so wollen wir dennoch betreffs desselben auf einige Punkte hinweisen, welche mit der von uns aufgestellten Lehre in Zusammenhang stehen.

Nach unserer Ansicht entspringt die Empfindung der dritten Dimen-

Fig. 11.



Schemata zur Demonstration der Gestalt des geistigen Bildes eines Körpers (abgestumpfter Kegel, von der Spitze aus gesehen), in zwei aufeinanderfolgenden Momenten der Convergenz. Die dunklen Linien stellen die Fläche des convergirten und in ein einziges geistiges Bild zusammengesetzten Objects dar; die punctirten bezeichnen die nicht convergirten und daher doppelt projectirten Flächen.

A, geistiges Bild während der Convergenz und Akkommodation des Scheitels des Kegels; B, dasselbe während der Convergenz und Akkommodation der Basis; C, Synthese bei Persistenz von Bildern beider convergirter Flächen des Objects.

sion einem sehr einfachen Phänomen, nämlich der cerebralen Persistenz verschiedener verwandter Convergenczzustände, und, demzufolge, einer Serie successiver Projectionen in verschiedenen Ebenen des Raumes. Das Gehirn sieht in einem Moment verschiedene Ebenen des Objects, weil es, innerhalb einer gegebenen Zeit, sie als actuell und räumlich auffasst.

Um die Richtigkeit dieser Auffassung zu prüfen, beobachte man, was vor sich geht, wenn wir einen Gegenstand mit beiden Augen betrachten. Wenn wir schnelle Convergencebewegungen machen und dadurch binocular in den Raum projiciren (man erinnere sich an die Projectionstheorie von Helmholtz), so erscheint die Empfindung des Reliefs; wenn wir jedoch die Convergence und die Projection an einer einzigen Ebene fest haften lassen, so hört die Perception der dritten Dimension auf; schliesslich, wenn diese Convergencebewegungen in sehr grossen Pausen auftreten, verschwindet das Relief fast ganz. Mit anderen Worten, die Empfindung der Tiefe ist um so vollkommener, je schneller der Uebergang der Convergence und Projection von der einen Ebene zur anderen ist.

Was ereignet sich nun im Gehirn bei jeder Convergencebewegung? Eine einfache Zeichnung, in welcher die geistige Projection eines Körpers, z. B. eines an der Spitze abgestumpften Kegels, dargestellt wird, der abwechselnd mit der Basis und dem Scheitel in den Focus und unter Convergence gebracht wird, zeigt uns ohne Weiteres, dass, wenn die Convergence sich auf den Scheitel richtet, ein kreisförmiges Bild in der Maculagegend beider Gehirne, nahe der Mittellinie, entsteht, und dass, wenn sie sich auf die Basis richtet, eine andere concentrische, jedoch ausgedehntere Serie von Pyramiden der erwähnten Macularegion die Projection des entsprechenden Kreises aufnehmen wird (Fig. 11, A, B). Es ist klar, dass, wie die Physiker und Physiologen für das Netzhautbild nachgewiesen haben, die nicht convergirten Punkte des Objects sich doppelt aufzeichnen werden, weil sie nicht identische Stellen einnehmen, noch demzufolge beide Bündel, das direkte und gekreuzte, beanspruchen; und so wird bei der Verschmelzung des Doppelbildes des Scheitels im Gehirn, die Basis sich doppelt darstellen (Fig. 11, A) und umgekehrt (Fig. 11, B); indess hat diese Erscheinung keine Bedeutung, weil das Gehirn das doppelte Bild, das sich überdies ausserhalb des Focus befindet, vernachlässigt und sich nur dem synthetischen und unter Convergence befindlichen, zugleich auch intensiveren zuwendet.

In Folge des rapiden Uebergangs der Convergence von einer Ebene zur anderen des Objects giebt es, als Reiz betrachtet, in Wirklichkeit zwei synthetische und detaillirte geistige Bilder: das der Basis, welches

der Effect der augenblicklichen Convergenz ist und sich in einen ausgedehnten Kreis von Pyramidenzellen projicirt; und das des Scheitels, welches aus der abgelaufenen Convergenz hervorgegangen war und sich in einem kleineren Cirkel von Pyramidenzellen abspiegelt. In einigen Gruppen der an den Bildern theilhabenden Pyramiden werden die beiden Eindrücke auf einmal statthaben; der erstere stärker, der abgelaufene schwächer, aber dennoch fortdauernd. Unter solchen Umständen nun werden alle diese, durch augenblickliche und nicht weit zurückgelegene Reize in Thätigkeit gesetzten Pyramidenzellen das, was in verschiedenen Momenten an sie herantritt, gleichzeitig in den Raum projiciren, und das Gehirn wird mindestens zwei Ebenen des Objects als in der Aussenwelt und in den Durchschnittspunkten der Sehlinien coexistirend betrachten.

Die von den Physikern so oft erwähnte Ungleichheit des rechten und linken Bildes scheint an und für sich zur Empfindung des Reliefs nichts beizutragen, höchstens durch die Convergenzbewegungen, die zur Beseitigung der Ungleichheit gemacht werden müssen, was durch die Zerlegung der Projection des Objects in eine Serie von successiv sich aufzeichnenden und in den identischen Punkten des Gehirns verschmelzenden Ebenen erreicht wird.

Man beobachtet, dass, welche Differenzen die Bilder beider Augen auch bieten mögen, dieselben verschwinden, sobald der Körper in mathematische Ebenen zerlegt wird; mit anderen Worten: die erwähnten Unterschiede sind wirkliche und markiren sich wohl in dem mit einem einzigen Blick betrachteten oder auf eine Fläche wie auf eine photographische Platte projicirten Bilde des Objectes, nicht jedoch in der Aufeinanderfolge analytischer Bilder, die durch die binoculäre Convergenz erzeugt und im Gehirn zusammengesetzt sind. Diese stufenförmige oder chronologische geistige Copie repräsentirt die Summe zahlreicher Punkte des Objects und bietet durch deren Vereinigung dem Gehirn den Anblick, welchen das Object gewähren würde, wenn es nur mit einem Auge, das zwischen beiden oder an der Nasenwurzel gelegen, betrachtet würde.

Im Grunde genommen ist der Mechanismus der Wahrnehmung des Reliefs bei dem binoculären Sehen eines Körpers derselbe wie beim Sehen eines ebenen Bildes (Zeichnung, Photographie, sehr entfernte

Gegenstände) mit dem einzigen Unterschied, dass bei letzterem nur einmal die Convergenz stattfindet, bei jenem vielmals. Deshalb lässt sich behaupten, dass das stereoskopische Sehen nichts weiter ist als die abwechselnde Wahrnehmung einer Serie ebener, nacheinander durch die Convergenz der Augäpfel in den Brennpunkt gerückter und zu isodynamischen Pyramidenzellengruppen der Hirnrinde geleiteter Bilder. In jedem Moment der Convergenz entwirft bekanntlich die Retina das Projectionsbild einer in den Brenn- und Convergenzpunkt gerückten Ebene in den Raum, eine Luftprojection, welche in dem Durchschnittspunkt der Sehlinien schwebt und in den Gehirnneuronen nach Art persistirender innerer Bewegung genügend lange andauert, um ein ganzes Defilé von Projectionen in unserem Bewusstsein als gleichzeitig erscheinen zu lassen. Dank der Persistenz der, verschiedenen, stufenförmigen Projectionen entsprechenden Bewusstseinszustände, construiren wir successiv in den Raum hinein das Gebäude der Objecte, ohne Zweifel ein ideelles Gebäude, das uns jedoch in allen seinen Theilen wirklich und gegenwärtig scheint.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass weder die Perception der doppelten Bilder (in den nicht convergirten Ebenen) noch das Bewusstsein der zur Convergenz nothwendigen Muskelkraft, nach unserer Auffassung, eine für die Schätzung des Reliefs wichtige Rolle spielen; es dürften höchstens auxiliäre Phänomene sein, welche als unbewusste oder automatische Mechanismen den Grad der Tiefe, in welchem sich ein bestimmter Punkt des Objects befindet, beurtheilen helfen, jedoch erzeugen sie nicht die Empfindung des Reliefs. Dass die Thätigkeit der Convergenz von geringem Einfluss ist, lehrt das Phänomen des monoculären Sehens. Wenn wir ein Auge schliessen und mit dem anderen einen erhabenen Gegenstand betrachten, besteht das Muskelgefühl der Convergenz mehr oder weniger fort, trotzdem ist das Bewusstsein der dritten Dimension sehr unvollkommen oder fehlt gänzlich.

Wir wollen nicht leugnen, dass, wie Bourdon versichert, die Convergenz am monoculären Sehen etwas Theil hat, indem sie einen mehr weniger dunklen Eindruck des Reliefs hervorruft, besonders wenn wir schnell von der Accommodation und Convergenz der einen Ebene zu derjenigen der anderen übergehen und damit einen gleichen Vorgang wie beim binoculären Sehen nachahmen; jedoch ist diese Reliefempfindung

undeutlich, wahrscheinlich weil die Projection des Bildes im Raum nicht nach festen Punkten geschieht, mangels der Projection des anderen Auges. Denn wie bekannt, schätzt das Gehirn nur die durch den Schnittpunkt der verlängerten Linien der Zapfen beider Retinae gelegte Ebene als wirklich vorhanden und als im Raume wohl bestimmt.

Die Empfindung des Reliefs kann auch erfolgen mittelst Lichteindrücke, die in den Augen abwechseln, ein neuer Umstand, der die Wichtigkeit der Persistenz der Eindrücke für jene Empfindung beweist. Danach braucht das Gehirn, um das doppelte Bild zusammzusetzen und das Relief zu erzeugen, nicht zwei gleichzeitige optische Erregungen: dafür genügt es, dass sie successive sind, jedoch mit der Bedingung, dass die Intervalle nicht $\frac{1}{7}$ oder $\frac{1}{8}$ Secunde überschreiten. Unter solchen Verhältnissen ist es unzweifelhaft, dass die Synthese sich zwischen dem gegenwärtigen Bild des einen Auges und dem Residuum des vorhergehenden, von dem anderen Auge übermittelten, sich vollzieht.

Ein einfacher Apparat, bestehend in einer Drehscheibe, die mit einer excentrischen Oeffnung versehen ist und vor die Augen gestellt wird, in welche letztere nur abwechselnd das Licht fällt, dient dazu, diese Eigenschaft des Gehirns zu demonstrieren. Auf diesem Experiment beruht ausserdem ein von mir zu dem Zweck erdachter Projectionsapparat, die Empfindung des Reliefs auf grosse Entfernungen zu produciren. Dieser Apparat, der mit Absicht aller Complicationen und Umständlichkeiten baar gelassen worden und nichts weiter als ein Ergebniss der physiologischen Optik ist, besteht im Wesentlichen aus zwei Projectionscameras, deren jede dazu bestimmt ist, auf demselben Punkte eines Lichtschirmes eine stereoskopische Photographie zu entwerfen. Als Folge dieser Projection verschmelzen zwei Bilder, das des rechten und das des linken Auges in ein einziges, sehr helles. Aus der Ferne und mit blossem Auge betrachtet, entbehrt die Projection des Reliefs; wenn wir jedoch von zwei Drehscheiben wie die oben beschriebene eine vor die beiden Projectionslampen, die andere ein wenig vor die Augen des Beobachters stellen, so erscheint das Relief, weil jedes Auge ausschliesslich sein Bild aufnimmt, d. h. das, welches es aufnehmen würde, wenn es mit dem Stereoskop eine doppelte Photographie betrachtete. Der Isochronismus der beiden Drehscheiben wird mittelst eines Electromotors herbeigeführt.

Bei der Durchsicht der Correcturbogen dieser Arbeit erfuhren wir, dass fast dieselbe Lösung des Problems kürzlich auch von A. Rateau (Compt. rend. de l'Acad. de Science, 11. Juli 1898) in der Absicht gegeben worden ist, den Bildern des Kinematographen die Eigenthümlichkeit des Reliefs zu verleihen. Auch Jul. Carpentier scheint einen ähnlichen Gedanken gehabt zu haben.

Das Problem lässt sich übrigens auch ohne Elektrizität und Drehscheiben auf folgende Weise lösen: In einem eigens für diesen Zweck hergerichteten Saal wird ein sehr grosser cylindrischer Lichtschirm in Umdrehung gebracht; derselbe besitzt in der Höhe der Augen des Beobachters eine Serie von Löchern in solcher Entfernung von einander (12 cm), dass, wenn eines von ihnen dem linken Auge entspricht, das rechte sich gegenüber der dunklen Partie des Cylinders befindet. Auf der anderen Seite des Schirmes stehen 2 Laternen mit Bildern, jedes einem Auge entsprechend, welche abwechselnd auf einen vertical in dem Loch des cylindrischen Schirms befestigten Vorhang projicirt werden. Bei dieser Anordnung wird jedes Mal, wenn ein Loch vor den Augen des Beobachters vorbeigeht, der cylindrische Schirm auf der entgegengesetzten Seite das entsprechende Objectiv des Projectionsapparats öffnen.

Es existirt noch eine andere bloss theoretische und sehr schwer zu demonstrende Lösung. Wir geben sie hier nur als wissenschaftliche Curiosität wieder. Sie beruht auf der Polarisation des Lichts. Auf 2 dunklen Gläsern, deren Polarisationsebenen sich im rechten Winkel schneiden, lässt man 2 stereoskopische Bilder sich reflectiren, welche auf durchscheinende und ganz in der Nähe jener Gläser angebrachte Lichtschirme projicirt sind; eines derselben wird horizontal sein, das andere vertical und von vorn nach hinten gerichtet. Die durch jedes Glas reflectirten Strahlen werden im rechten Winkel polarisirt herausreten und nur durch das entsprechende Auge gesehen werden, das natürlich mit einem Nicol'schen Prisma bewaffnet ist, dessen Polarisationsebene derjenigen der polarisirenden Gläsern parallel ist.

ANPASSUNGEN DER ÜBRIGEN SENSORISCHEN UND MOTORISCHEN BAHNEN AN DIE KREUZUNG DER SEHNERVEN.

1. **Optische Reflexbahnen.** Bekanntlich gehen vom Lobulus opticus der niederen Wirbelthiere sowohl wie vom vorderen Vierhügel der Säugethiere absteigende Bahnen aus, dazu bestimmt, die Lichterregung auf die motorischen Centren des Bulbus und der Medulla spinalis zu übertragen. Diese Bahnen bilden zwei Züge, einen kleinen gleichseitigen und einen entgegengesetzten stärkeren. Letzterer kreuzt die Mittellinie, wie die Forschungen von Tartuferi, Bellonci, meinem Bruder, Held, mir, Kölliker etc. beweisen, und in dem Lobulus der entgegengesetzten Seite angekommen, wendet er sich zum grossen Theil abwärts, vorzugsweise das absteigende Bündel der Haube bildend. Es existiren in der That gekreuzte Fasern über dem Aquaeductus Sylvii und ebensolche unterhalb des hinteren Längsbündels.

Wir wollen hier diese optischen Reflexbahnen nicht im Detail erörtern; ihre motorischen Verbindungen sind noch in recht tiefes Dunkel gehüllt. Es liegt uns nur daran, zu zeigen, dass die allgemeine Anordnung dieser Bahnen mit der Theorie übereinstimmt. Da nämlich die fundamentale Kreuzung der Sehnerven und das Vorwiegen der, der Seite der Erregung entsprechenden Muskelreflexe eine gegebene Thatsache ist, so war zu erwarten, dass die optische Reflexbahn der entgegengesetzten Seite die homolaterale an Bedeutung übertreffen würde, und eben dies ist wirklich der Fall. Die Theorie verlangt auch, dass bei den Vertebraten mit panoramischem Sehen, bei welchen jedes Auge unabhängig functionirt (monolaterale Pupillenreaction, Mangel der Convergenz etc.), die gleichseitigen optischen Reflexfasern sehr spärlich seien und diese aus der Theorie gewonnene Deduction stimmt vollkommen mit den Thatsachen überein. Denn Edinger²⁴), der diesen Punkt bei den Fischen, Reptilien und Batrachiern sehr genau studirt hat, beschreibt und zeichnet als gekreuzt die grosse Mehrzahl der absteigenden, im Lobulus opticus entspringenden Bündel (Fractus tecto-spinales und tecto-bulbares), nicht zu gedenken der dorsalen Kreuzung des Tectums, welche vielleicht den

absteigenden, in der ventralen Region dieses Organs nicht gekreuzten Fasern entsprechen könnte. Wir glauben trotzdem nicht, dass, selbst bei den niederen Wirbelthieren, die homolateralen Fasern ganz fehlen, da das Zusammenwirken gewisser Augenbewegungen (Erhebung und Niederrichten der Augen, Accommodation auf Entfernungen etc.) die bilaterale Contraction einiger Muskeln erfordern.

Willkürliche motorische Bahn. Bekanntlich kreuzt sich sowohl bei den niederen Säugethieren wie beim Menschen der bei weitem grössere Theil der Fasern der im Gehirn entspringenden Pyramidenbahn im Niveau des Bulbus, um auf der entgegengesetzten Seite der Medulla abwärts zu steigen und sich in den Seitenstrang (Mensch, Hund, Katze u. s. w.) oder in den Hinterstrang (Ratte, Maus etc.) zu begeben. Diese äusserst wichtige Einrichtung erklärt sich, wie wir bei verschiedenen Gelegenheiten betont haben, aus einer Anpassung an die Kreuzung der Sehnerven. In der That, von dem Moment an, wo das tubuläre Sehen sich in das Linsensehen verwandelte und demzufolge eine Kreuzung der optischen Bahnen stattfand, mussten sich die (vielleicht anfänglich ausschliesslich reflectorischen) im Gehirn entspringenden und für die Leitung der willkürlichen Bewegungen bestimmten Fasern ebenfalls kreuzen, um die motorische Reaction auf die Seite des Reizes leiten zu können. In Fig. 8 M reproduciren wir diese Anpassung mit Beziehung auf irgend ein Thier mit panoramischem Sehen. Der grösseren Einfachheit wegen lassen wir die motorische Bahn aus der Region des geistigen Sehens selbst hervorgehen, eine Anordnung, die sich sicherlich bei den Säugethieren unter dem Auftreten eines intermediären Gehirnneurons complicirt, vermöge dessen sich die äussersten Verzweigungen der optischen Bahnen mit den Pyramidenzellen der motorischen Rindenzone verbinden.

Beim Menschen und den höheren Säugethieren sind die homolateralen Fasern der Pyramidenbahn ebenfalls ziemlich zahlreich; doch nicht so zahlreich wie die gekreuzten, welche mindestens auf zwei Drittel oder noch mehr der Gesammtheit steigen. Diese verhältnissmässig erhebliche Vermehrung der homolateralen Fasern hat mit der Existenz des directen Opticusbündels nichts zu thun, sondern nur mit der höheren Beweglichkeit des Kopfes, Halses und der Extremitäten, deren coordinirte Be-

wegungen häufig bilaterale sind, wenn auch immer diejenigen der, der Lage des unsere Netzhaut treffenden Objects im Raume entsprechenden Seite überwiegen (conjugirte Bewegungen der Augen zur Einstellung des Objects in die Fovea, Richtung des Kopfes und des Armes, Griff nach demselben etc.).

Die obligate Kreuzung der Mehrzahl der Fasern der Pyramidenbahn hat, mittelst Anpassung, auch die Kreuzung der subalternen motorischen Brücken-Kleinhirn-Rückenmarksbahn zur Folge gehabt. In der That muss diese Bahn, welche mit den Collateralen des Pyramidenbündels vor der bulbären Kreuzung desselben, d. h. mitten in der Varolsbrücke, verbunden ist, sich ebenfalls zum grossen Theil kreuzen, damit die coordinatorische Thätigkeit der Bewegungen in denselben Muskeln, die von der gekreuzten Pyramidenbahn beherrscht werden, vor sich gehe. Es existirt jedoch auch eine direkte Brücken-Kleinhirn-Rückenmarksbahn (einige Fasern der Pedunculi cerebelli medii kreuzen sich nicht in der Brücke), welche vielleicht mitten im Kleinhirn (intracerebelläre Commissuren) noch verstärkt wird und deren Aufgabe, wie Lugaro sagt, sein dürfte, compensatorische Contractionen auf der anderen Seite jedes Mal dann zu erzeugen, wenn ein Lagewechsel das Gleichgewicht des Rumpfes und des Kopfes stört.

Sensorische Bahnen, acustische, sensible, olfactorische etc. Da der Organismus dem schon früher erwähnten Princip der concentrischen Symmetrie treu bleiben muss, nämlich dass jede seitliche Hälfte der Nervencentren die aus einer der verticalen Hälften der gesammten sensiblen Oberfläche gewonnene Projection symbolisch darstellt (einschliesslich der Sinnesorgane, die am Ende nichts weiter als cutane Differenzirungen sind), so vertheilten sich auch, sobald das mittlere, intermediäre und vordere Gehirn auftrat, sämmtliche sensiblen, sensorischen und motorischen Centren jeder Seite in der grauen Substanz eines Halbhirns. Und diese Anordnung wäre homolateral geblieben, in Uebereinstimmung mit den ökonomischen Absichten der Natur, wenn nicht die Vertauschung des tubulären Sehens mit dem Linsensehen, die bei den Cephalopoden stattfindet und sich bei den Wirbelthieren aufrecht erhält und vervollkommnet, die Kreuzung der optischen Bahnen absolut nothwendig gemacht hätte. Diese Kreuzung fand schon statt, bevor sich die Hirn-

rinde differenzirte, als der Endpunkt der Sehnerven ausschliesslich von den Lobuli optici und dem intermediären Gehirn gebildet wurde.

Da nun diese Kreuzung dem Aufbau des Gehirns voranging, so mussten bei der Entwicklung des letzteren die sensiblen, sensorischen und motorischen Centren, die sich nach und nach etablierten, sich der optischen Inversion anschliessen, und zwar um so mehr, als bei den niederen Wirbelthieren die optischen Empfindungen alle übrigen Sinnesindrücke überwiegen und fast ganz das geistige Leben des Thieres beherrschen. Den Anfang mit dieser Anpassung an die optische Kreuzung musste die motorische Bahn machen, schon in der Zeit, als sie aus dem intermediären oder Mittelhirn entspross; dann folgten die Bahn des Tastsinns, des Muskelsinns und vielleicht auch die acustische. Die nicht räumlichen Sinne, wie der Geschmack und Geruch, mussten indifferent bleiben, indem sie die doppelte, direkte und gekreuzte Bahn der fast ausschliesslich mit Rücksicht auf die Reflexe geschaffenen primitiven Centren der Medulla bewahrten.

Nach Formation der Hirnrinde und damit der höheren sensoriellen Centren behauptete sich jene Anpassung auch in den neu errichteten Bahnen; auf diese Weise nahmen sämtliche motorische und sensorische Centren der rechten Körperhälfte ihren gemeinschaftlichen Sitz in dem linken Gehirn und umgekehrt. Dass die Kreuzung der Bahn für den Tastsinn und den Muskelsinn durch diejenige der Sehnerven bedingt wurde, dafür spricht die Unmöglichkeit, einen anderen plausiblen Erklärungsgrund dafür zu finden. In der That, bei keinem dieser Sinne hat in der phylogenetischen Reihe ein Wechsel des Sinnesmechanismus stattgefunden, der dem Ersatz des Facettenauges durch das Linsenauge gleich bedeutend wäre. Die Fühlspähre hat sich von jedem Fortschritt in der Structur ferngehalten und ist den primitiven Anordnungen treu geblieben.

Die Natur hat, indem sie sämtliche sensorischen und motorischen Centren der einen Körperhälfte in die entgegengesetzte Hirnhemisphäre verlegte, auch ökonomische Ziele verfolgt, d. h. die Vermeidung überflüssiger Bahnen bei den inter-sensoriellen und sensorisch-motorischen Leitungen. Indem sie so in einer und derselben Hemisphäre und in der Umgebung des motorischen Centrums dasjenige des Gefühls, Gehörs,

Geruchs und Gesichts gruppirte (der Tastsinn liegt in der motorischen Sphäre selbst), hat sie die Verbindung dieser Herde unter sich und mit der motorischen Rinde viel kürzer gestaltet, als es der Fall gewesen wäre, wenn, unter Verwerfung der so oft erwähnten örtlichen Anpassung, das dem rechten Raum entsprechende Sehcentrum im linken Gehirn sich befände und die anderen Sinnescentren ihren homolateralen Charakter bewahrt hätten.

Um diese ökonomischen Anpassungen verständlich zu machen, wollen wir in Kurzem die Form und die Lage einiger corticaler sensorischer Centren angeben.

a) Sphäre des Tast- und Muskelsinnes. Nach dem Gesetze von Flechsig steht die Ausdehnung der corticalen Projection eines Sinnes im Verhältniss zum Durchmesser des entsprechenden Nerven. Da nun die Summe der Querschnitte der sensiblen Haut-, Sehnen- und Muskelnerven eine sehr viel grössere ist, als diejenige aller übrigen Sinnesnerven, so ist es logisch, anzunehmen, dass das Rindenfeld des Tastsinnes ein viel grösseres Gebiet einfasst, als dasjenige des Gesichts oder Gehörs. Munk, welcher dem Studium der Form und Ausdehnung der corticalen sensiblen Projectionen beim Hunde und beim Affen grosse Sorgfalt gewidmet hat, localisirt sie in die aufsteigende Parietalwindung, in die aufsteigende Frontalwindung und die hintere Portion der Frontalwindungen, d. h., mit wenigen Unterschieden gerade in das Niveau derjenigen motorischen Centren, welche den dort repräsentirten Segmenten der Haut entsprechen. Diese sensiblen Projectionsflächen sind indess nicht aufs Gerathewohl, sondern mit einer gewissen Regelmässigkeit vertheilt; so folgen sich die Rindencentren der Schulter, des Ellbogen, der Handwurzel und der Finger in der Rinde in dieser selben Reihenfolge und von oben bis unten; dasselbe ist mit den Muskeln der Lenden, des Knies und der Zehen der Fall, deren Centren am Rande des Hemisphärenspalts liegen; da sich jedoch die Haut des ganzen Körpers bei seiner cylindrischen Gestalt und seinen Anhängen nicht auf eine Ebene projiciren lässt, in welcher die gegenseitige Lage der einzelnen Tegumentabschnitte gewahrt ist, hat sie die Natur in Bezirke eingetheilt, die möglichst nahe einander liegen, und-so angeordnet, dass sie zwischen sich keine Lücke lassen. In diesem besonderen Falle ist der Organismus,

angesichts der Unmöglichkeit, die Gestalt der peripheren, sensiblen Oberfläche zu copiren, so verfahren wie der Schneider, der bei der Anfertigung eines Anzuges ebenfalls keine passenden cylindrischen Gewebstücke zur Verfügung hat und die verschiedenen Abschnitte des Körpers auf ebene Flächen projeciren und reduciren muss, denen ebensoviele Stücke des Stoffes entsprechen. Dies ist der Grund, warum die centrale Retina des Tastsinnes nicht die Regelmässigkeit der optischen besitzt, ein Umstand andererseits, der für die Gestaltung der Projection im Raum indifferent ist; denn wie wir schon früher sagten, für die Bewahrung der Gestalt und Continuität des optischen Bildes kommt es nicht auf die Gestalt und Continuität der Oberfläche des centralen Sinnesorgans an, sondern auf die der peripheren receptiven Fläche, da wir niemals die Empfindung auf das Gehirn beziehen, sondern auf die Verlängerung der peripheren Enden der sensorischen Nervenfasern im Raum.

Wir wollen bemerken, dass die Natur auch bei der Projection der Sinnessphären auf die Rinde das sehr wichtige Princip der Einheit der Empfindung beobachtet hat. Jede Hemisphäre empfängt nur die sensiblen Bahnen, welche der Haut der entgegengesetzten Seite entsprechen, niemals diejenigen beider. Deshalb findet keine Verdoppelung von einen und denselben Hauptpunkt betreffenden Sinnesempfindungen statt.

Im Vorstehenden haben wir die Ursache der Kreuzung der Bahn des Tast-, Muskel- und Sehnensinnes angegeben. Im Folgenden wollen wir noch einige, die auseinandergesetzte Auffassung ergänzende und aufklärende Punkte mittheilen: 1. Nachdem die willkürliche motorische Bahn im Dienste der optischen gekreuzt ist, musste die sensible, deren Endigungen in der Rinde mit der motorischen so eng verknüpft ist, ebenfalls in die Kreuzung einbezogen werden, damit nicht die sensible-motorische Verbindung durch intermediäre Neurone erweitert und complicirt wurde. 2. Würde diese Decussation nicht stattgefunden haben, so würden die optischen und tactilen Bilder unter sich incongruent sein, z. B. ein Gegenstand, der sichtbar und fühlbar ist, würde ein optisches Bild geben, das in der Richtung desselben projecirt ist, und ein tactiles, das in die entgegengesetzte Seite des Raumes verlegt wird. 3. Wenn sämtliche sensorische Centren von gleichem Vorzeichen auf derselben Seite des Gehirns gelegen sind, so sind die intersensoriellen Associa-

tionen viel leichter und gehen mittelst viel kürzerer Leitungen von statten.

b) Acustische Bahnen. In analytischer Beziehung weicht der acustische Apparat von dem optischen und tactilen erheblich ab. Tastsinn und Gesichtssinn sind bekanntlich räumliche Sinne, da sie uns, abgesehen von der Empfindungsqualität selbst (die Farbe, der Helligkeitsunterschied beim Auge, Schmerz-, Tast- und Wärmeempfindung in der Haut) die Lage des Reizes im Raume bekannt geben. Besonders das Auge erzeugt wirkliche Bilder der Körper mit Bezug auf den Raum (Gestalt und Tiefe der Objecte) und der Zeit (Länge der Aetherwelle). Hingegen giebt das Ohr nur zeitliche Beziehungen (Schallwellen) an und die vagen Angaben, die dieser Sinn betreffs der Richtung des Tones macht, beruhen vielleicht nicht auf der Thätigkeit der Schnecke, sondern derjenigen des Nervus vestibularis und seines Endapparats in den halb-zirkelförmigen Canälen. Es fehlt denn auch, nach der Behauptung von Lechallas²⁵), der Klangraum, was vielleicht davon abhängt, dass die Natur, zweifelsohne in Anbetracht dessen, dass den meisten Körpern ein Klang fehlt, die Construction eines acustischen, räumliche Bilder bietenden Apparats für überflüssig gehalten hat. Vielleicht befindet sich das Ohr auf dem Wege der Vervollkommnung, und vielleicht gelangt es mit der Zeit dazu, wie das Auge, einen Refractionsapparat zu erhalten, mittelst dessen ein Blinder der Zukunft Form und räumliche Lage der Geräusche und Klänge erzeugenden Objecte wird bestimmen können. Man erinnere sich, dass die Physiker wirkliche acustische Bilder mit Linsen von Kohlensäure hervorrufen.

(Die Autoren sind über den Mechanismus, vermöge dessen wir die Richtung des Schalles schätzen, nicht einig. Preyer²⁶) und Lugaro²⁷) behaupten, dass dieselbe uns durch die von den halb-zirkelförmigen Kanälen aufgenommenen Erregungen vermittelt wird. Letztgenannter fügt hinzu, dass diese Kanäle einen acustischen Apparat bilden, der auf dem Wege des Reflexes die Bewegungen der Augen, des Kopfes und Rumpfes mit der Richtung des Schalles in Beziehung bringt. Solche Bewegungen sollen, indem sie der Schätzung im Bewusstsein unterliegen, indirekt die Vorstellung der Schallquelle hervorrufen. Eine gleiche Theorie ist auch von Brode²⁸), wenn auch nicht in so bestimmter Form, aus-

gesprochen worden. Nach Luzzati²⁹⁾ soll diese Abschätzung nur auf dem Wege des Urtheils, nicht durch eine besondere Empfindung zu Stande kommen; der Kopf soll sich so lange bewegen bis das Maximum der Schallstärke empfunden wird, und aus der gewonnenen Richtung schliesst man auf die des Schalles.)

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich, dass die Kreuzung der acustischen Bahnen mit einer auf die Gestalt der geistigen tönenden Projection gerichteten Function nichts zu thun hat, zumal, da jedes Ohr dieselben Verhältnisse (Länge und Intensität der Wellen) percipirt, welches auch ihr Ursprung sei, es für den Effect des geistigen Hörens gleichgültig ist, ob das acustische Bild eines Ohrs sich beiden Gehirnen einprägt oder ob es sich ausschliesslich in die homolaterale oder entgegengesetzte Hemisphäre projicirt.

Die Frage nach der Lage, Richtung und Endigung der acustischen Bahnen im Gehirn birgt noch viele dunkle Punkte. Es lässt sich nicht leugnen, dass auf diesem Gebiet die von der pathologischen Anatomie beim Menschen, von der physiologischen Forschung bei den Thieren zu Tage geförderten Thatsachen viel weniger überzeugend und übereinstimmend sind, als die über den Tast- und über den Gesichtssinn bekannten.

Bezüglich der unteren acustischen Bahnen lehren die Beobachtungen von Flechsig, Bechterew, Held, Kölliker, sowie meine eigenen und diejenigen vieler anderer, dass die Mehrzahl derselben sich im Bulbus in dem sogenannten Corpus trapezoides kreuzt (eine Kreuzung, die sich im Ganzen mit der des Chiasmata vergleichen lässt, zumal da dieselbe, wie in der optischen Bahn, im Bereich des zweiten Neurons stattfindet), und im hinteren Vierhügel endigt; hier entspringt eine homolaterale Bahn, die ohne weitere Kreuzung in der Sphenoidalgegend des Gehirns endet. Es dürfte indess auch ungekreuzte Fasern geben, die in erster Linie einem Theil der Striae acusticae entsprechen, und vielleicht sind diese Fasern zahlreicher als man glaubt, wenn man erwägt, dass, nach Kölliker, nicht wenige der Markscheiden des Corpus trapezoides sich in der oberen Olive ihrer Seite verlieren sollen, woselbst sie sich an die homolateralen verticalen Bahnen anschliessen könnten. Doch herrscht hierüber noch Ungewissheit; immerhin neigen wir selbst

auf Grund eines sorgfältigen Studiums des Corpus trapezoides bei der Ratte, der Maus, dem Kaninchen und der Katze zu der Annahme, dass mindestens die grosse Mehrzahl der acustischen Fasern sich bei diesen Thieren im Bulbus kreuzen.

Der corticale Sitz der Hörsphäre ist genau bekannt, dank den Untersuchungen von Munk, wonach jedes Ohr ganz in der entgegengesetzten Hemisphäre repräsentirt wird. Nach Munk sollen die tiefen Töne der hinteren Partie und die hohen der inneren und vorderen (Fissura Sylvii) der corticalen Hörregion entsprechen, Luciani und Seppilli hingegen, welche die Localisation der acustischen Empfindung in der Regio sphenoidalis bestätigen, erklären, dass jede Hemisphäre sich mit beiden Ohren in Verbindung setzt. Alt³⁰⁾ neigt ebenfalls zur Annahme einer gekreuzten Verbindung. Für Monakow wäre das rechte acustische Centrum für die musikalischen Laute bestimmt, das linke für die Analyse der Wortlaute. Im Allgemeinen nimmt man an, dass die Exstirpation einer corticalen Hörregion die Intensität des Hörens herabsetzt und die beiderseitige Abtragung derselben völlige Taubheit zur Folge hat. Interessant ist die Beobachtung der Wiederkehr des Gehörs nach theilweiser oder totaler (die vielleicht immer nur eine theilweise) Exstirpation der Hörrinde.

Mit wenigen Worten kann man sagen, dass, bei dem gegenwärtigen Stand unserer anatomisch-physiologischen Kenntnisse, die Hypothese von Munk betreffs der totalen Kreuzung der acustischen Bahnen, und damit der anderseitigen Verbindung jeder corticalen Hörsphäre die meiste Wahrscheinlichkeit für sich hat. Und von unserem Gesichtspunkt aus könnte man diese Kreuzung, wie die der sensiblen Bahn, als eine Folge der entwicklungsgeschichtlich voraufgegangenen Sehnervenkreuzung betrachten, wodurch jede Hemisphäre die ganze Projection der Sinnesorgane der entgegengesetzten Seite empfinde. Auf diese Weise könnten die Verbindungen zwischen der acustischen und der motorischen Sphäre, welche derselben Körperseite entsprechen, sehr kurze sein; so würde z. B., wenn Jemand zu uns von rechts spricht, durch diese enge Beziehung die rasche, bewusste, oft reflexmässige Bewegung des Kopfes nach der Richtung des Sprechenden erklärt.

Ungeachtet dieser Vorthelle und obgleich wir glauben, dass die

Ergebnisse der pathologischen Anatomie, über die wir gegenwärtig verfügen, der erwähnten Auffassung weit günstiger sind, als irgend einer anderen, sind wir dennoch nicht in der Lage, eine Vermuthung zu verwerfen, die mit dem früher stabilirten Grundsatz der Einheit der Empfindung besser harmonirt.

Dieses Princip beherrscht den Aufbau der Nervencentren in dem Maasse, dass eine Erscheinung, die ihm widerspricht, nur mit ganz besonderer Vorsicht und wenn unwiderlegbare Beweise vorhanden, acceptirt werden darf. So sehen wir, dass die beiden Sehsphären nicht die Projection eines und desselben Punktes des doppelten Bildes empfangen, sondern dass die rechte optische Occipitalgegend den einen Objecten entspricht und die linke den anderen; dasselbe findet statt beim Tast-, Muskel- und Sehnensinn. Und obgleich man einwenden kann, dass das Gehör, weil es kein räumlicher Sinn, sondern nur ein Zähler von Bewegungen (Umwandlung von Wellenzahlen in verschiedene Empfindungen) ist, nicht nach dem Plane des Gesichts- und Tastsinnes gebaut zu sein braucht, welche uns räumliche Verhältnisse übermitteln, so erklärt dies nicht, warum die beiden, von demselben tönenden Punkte kommenden acustischen Ströme in eine einzige Empfindung verschmelzen. Beim Gesichtssinn ruft die Farbe, z. B. die rote, die von einem Punkte ausgeht, zwei Empfindungen hervor, wenn die Leitungswege beider Augen, durch künstliche Deviation der identischen Netzhautzonen, das monochromatische Bild dieses Punktes nicht zu derselben Gruppe isodynamischer Pyramidenzellen befördern können, sondern zu mehr oder weniger getrennten, in einer oder beiden Hemisphären liegenden Gruppen.

Daher wird, wenn wir die totale Kreuzung der acustischen Bahnen zugeben, die Folge sein, dass ein einzelner Ton, z. B. der einer Stimmgabel, beide corticalen Hemisphären erreicht und zwei bewusste Empfindungen hervorruft, da er zwei in je einer Hemisphäre gelegene Gruppen von Pyramidenzellen trifft. Dies wird sicher nicht eintreten, wenn jedes Ohr eine verschiedene Function, wenn das rechte nur die tiefen, das linke nur die hohen Töne aufzunehmen hätte; aber das elementarste Experiment lehrt, dass beide Ohren dieselben Töne aufnehmen, nur mit dem einzigen Unterschied, dass die Intensität derselben wegen der verschiedenen Entfernung der Ohren von dem tönenden Körper in beiden

Ohren verschieden gross sein wird. Alles dies würde dagegen eine befriedigende Erklärung finden, wenn die Natur hier zu einer ähnlichen Einrichtung ihre Zuflucht nähme, wie sie für die Verschmelzung der beiden Gesichtsempfindungen stattgefunden. Dank der Schaffung einer doppelten, direkten und gekreuzten acustischen Bahn, würde z. B. die linke Hemisphäre die die tiefen Töne beider Schnecken leitenden Nervenfasern aufnehmen, während die rechte sich mit den die hohen befördernden verbände. Würde eine Schnecke halb und halb in beide sphenoidalen acustischen Sphären projicirt, so würde bei der Wahrnehmung eines reinen Tones oder desjenigen einer Stimmgabel nur eine Seite des Gehirns in Action treten, während ein vollständiger Accord oder ein Orchester oder die menschliche Stimme beide centralen Hörsphären in Erregung versetzen würden. Uebrigens ist die eben erörterte Vermuthung nichts weiter als eine heuristische Hypothese, welche zur Führerin bei einigen physiologischen Forschungen dienen soll, denen wir vielleicht einmal näher treten können.

Wegen ihrer Widersprüche können die Resultate, zu welchen die Physiologen bei der einseitigen Abtragung der acustischen Sphäre gelangt sind, diese Hypothese weder stützen noch stürzen. Sie würden einen höheren Werth haben, wenn die Experimente mit grösserer Genauigkeit angestellt worden wären, als es in Wirklichkeit der Fall.

Unter Anderem sind die Physiologen immer von der Voraussetzung ausgegangen, dass beide acustische Hemisphären äquivalent sind. So wäre, wenn die Beobachter uns sagen, dass nach Exstirpation der Sphenoidalgegend des Gehirns beim Hunde das Thier weniger hörte, eine minutiöse Analyse der acustischen Empfindlichkeit wünschenswerth gewesen, um festzustellen, ob alle Töne gleichmässig abgeschwächt wahrgenommen werden, oder ob nur die tiefen bzw. die hohen. Abgesehen von der menschlichen Sprache und den zusammengesetzten hohen und tiefen Accorden, könnte das Experiment nur auf Grund des Gebrauches von verschiedenen hohen Stimmgabeln beweiskräftig sein. Ausserdem wäre es exact, das Thier, vor der experimentellen Abtragung einer acustischen Sphäre, an die Wiedererkennung einiger einfacher Töne zu gewöhnen und dieselben mit bestimmten Muskelbewegungen zu verbinden.

Geruchs- und Geschmacksbahnen. Da der Geruchs- und

Geschmackssinn, als primitive Sinnesorgane, nichts weiter als qualitative Empfindungen, aber nichts von der Gestalt oder Menge der gerochenen oder geschmeckten Objecte uns übermitteln, so wäre anzunehmen, dass bei diesen Sinnen keine totale Kreuzung existirt, sondern sich die primitive Disposition des Rückenmarks erhalten hat, in deren Reflexbahnen bekanntlich die homolaterale Leitung vorherrscht. Dies ist auch wirklich der Fall. In den Geruchsbahnen enden die dem Sehnerv entsprechenden Neurone (2. sensorisches Neuron), d. h. diejenigen, welche den Tractus oder die äussere Wurzel des Riechnervs bilden, zum grossen Theil gleichseitig in der sphenoidalen Region der Rinde, nach den Forschungen von Ganser, Golgi, mir, Calleja, Kölliker u. A.; es existirt indess ein sicherlich geringeres Contingent von Bahnen, welche, nach Kreuzung der Mittellinie in der Commissura anterior, im Lobulus limbicus der entgegengesetzten Seite aufhören.

In den Geschmacksbahnen wiederholt sich dieselbe Anordnung. Wie wir bei der Maus, der Katze und dem Kaninchen nachgewiesen haben, entspringen aus den Endcentren des Glossopharyngeus und Vagus im Bulbus zwei aufsteigende Bahnen, eine direkte und eine gekreuzte, deren Verlauf hirnwärts leider noch nicht genügend aufgeklärt ist.

Auch bei diesen Sinnen hat die Natur es verstanden, die Einheit der Empfindung zu wahren in der Weise, wie wir es früher beim Ohre auseinandergesetzt haben. Auch hier muss man sich vorstellen, dass die sozusagen tiefen Töne des Geschmacks und Geruchs, die von beiden Hälften der Zungen- und Riechschleimhaut aufgenommen werden, sich ausschliesslich in der einen Hemisphäre projiciren, die der höheren Scala in der anderen.

Ueberdies, welche Hypothese man auch bezüglich der Anordnung der Gehörs-, Geruchs- und Geschmacksbahnen wählt, die von uns aufgestellte Theorie über die Nervenkreuzungen erfährt dadurch keine Schwälerung, denn wenn wir uns vorstellen, dass bei diesen Sinnen die Kreuzung eine partielle ist, und beide Bahnen gleichwerthig sind, so erübrigt sich die Frage, warum es nicht überwiegend gekreuzte Bahnen giebt; es würde dies nur beweisen, dass die Natur es nicht für zweckmässig gehalten hat, hier den Constructionsplan des Rückenmarksreflexapparats zu ändern, der mit Rücksicht auf die schnelle Production bila-

teraler motorischer Reactionen geschaffen worden, eine Vertheilung von Reactionen, die sich andererseits mit dem nichträumlichen Charakter der Gehörs-, Geruchs- und Geschmackswahrnehmungen wohl verträgt, da ja hierbei nicht dasjenige Motiv im Spiele war, auf Grund dessen sich bei den anderen Sinnen die überwiegenden einseitigen centralen Bahnen bildeten, und das kein anderes war als der Vortheil, schnell und leicht einem von einer Seite des Raumes kommenden Impuls mit einer gleichnamigen Reaction zu entsprechen. Und wenn sich im Gegensatz hierzu beweisen liesse, dass z. B. in den acustischen Bahnen die gekreuzte Verbindung ausschliesslich obwaltet oder vorherrscht, so würde dies beweisen, dass die Natur jeder anderen Anordnung die Anpassung an die optische Kreuzung vorgezogen hat, mit welcher der ökonomische Vortheil verknüpft ist, auf dieselbe Hemisphäre alle einer und derselben Seite des Raumes entsprechenden sensorischen und motorischen Centren zu verlegen (die Lage des acustischen Centrums der einen Seite am motorischen Centrum für die Bewegung des Kopfes oder für die Ausführung irgend einer Action in der Richtung des tönenden Objects). Bei dieser Voraussetzung wäre die Einheit der Empfindung zugunsten anderer Mechanismen vermieden worden, indem z. B. mittelst an jeder Faser der aufsteigenden Bahnen befindlicher Collateralen oder Bifurcationen, die mitten im Gehirn entspringen könnten, jede homogene Tonerregung mit gleicher Intensität beide Hälften einer und derselben, auf beide Gehirne vertheilten und mit denselben Associationen versehenen isodynamischen Gruppe von Pyramidenzellen zu erregen im Stande wäre.

Bedeutung des Corpus callosum und der Associationsfasern.

Die Functionen des Balkens, so räthselhaft sie sind, lassen sich zum Gegenstand einer rationellen Hypothese machen, welche sich auf die neuesten Entdeckungen bezüglich der Topographie der sensorischen Centren und derjenigen der Vorstellungsthätigkeit stützt.

Bevor wir sie formuliren, ist es angebracht, an einige Thatsachen zu erinnern:

1. Wie wir selbst gefunden haben, repräsentirt das Corpus callosum keine Commissur zwischen zwei symmetrischen Regionen der beiden Hirnhälften, sondern eine sehr complicirte Verbindung jeder sensorischen oder motorischen Sphäre der einen Seite mit verschiedenen Zonen der anderen.

Infolge ihrer Verzweigungen kann eine Balkenfaser mit verschiedenen Windungen und sogar mit verschiedenen Lappen der entgegengesetzten Hemisphäre in Verbindung treten.

2. In Uebereinstimmung mit der jüngst von Flechsig veröffentlichten Lehre von der functionellen Dualität des Gehirns (Existenz von Associations- und von Projections- oder sensorisch-motorischen Centren), muss man annehmen, dass die Rinde, neben den sensorischen Sphären, andere mehr ausgedehnte hat, in denen die Residuen der Empfindung registriert sind, Residuen, aus welchen, wenn sie wachgerufen und synthetisch verarbeitet werden, die Idee, die Vorstellung, die Erinnerung entspringt. In diesen Regionen findet auch die Verbindung von Ideen statt, sowie die primäre und secundäre Identification, von der uns die Philosophen berichten.

Zur Annahme dieser Associationscentren zwingen uns, abgesehen von den durch Flechsig entdeckten Thatsachen, folgende Gründe: die Persistenz von optischen Erinnerungsbildern bei den durch corticale Läsion Erblindeten; das Princip der Arbeitstheilung, welches verschiedene Organe für verschiedene Arbeiten fordert; der ausserordentliche Contrast zwischen der Empfindung und der Erinnerung (diese ist eine fragmentäre Synthese von fundamentaler charakteristischer Eigenart, gebildet aus sensorischen Residuen, die im Gehirn zu verschiedenen Epochen geschaffen wurden, jene eine genaue Photographie der Wirklichkeit, frei von Lücken und vollkommen in die Aussenwelt projicirbar); schliesslich, besonders die geringe Ausdehnung der sensorischen Sphären, im Vergleich zu der ausserordentlichen Zahl der optischen, acustischen und tactilen Vorstellungen, welche wir besitzen, und zu der beträchtlichen Fläche, welche jene noch unbestimmten, von Flechsig Associationscentren genannten Regionen des Gehirns einnehmen.

(Verschiedene Autoren haben übrigens nachgewiesen, dass die Parietal- und Sphenoidalgegend des Gehirns optische Vorstellungen beherbergen. So Gómez Ocaña³¹), der nach geschickter Abtragung eines Parietallappens beim Hunde beobachtete, dass das Thier in einen der totalen Blindheit ganz ähnlichen Zustand verfällt; es hat indess nicht das Sehvermögen verloren, sondern nur die Erinnerung an alle früher gesehenen Gegenstände und sein zerfahrenes Auftreten und seine Gleichgültigkeit gegen-

über jedem optischen Reiz muss dem Verlust der Erinnerung an die Bedeutung der Objecte zugeschrieben werden. Zuzufolge dieses Verlustes des ideographischen optischen Registers ist das Thier ausser Stande, die neuen Wahrnehmungen mit seinen Vorstellungen und Erinnerungen zu vergleichen. Von diesem Gesichtspunkte aus würde sich der seiner Parietallappen beraubte Hund in derselben Lage befinden wie ein Blindgeborener, dem ein beiderseitiger Staar operirt worden).

3. Die Centren des Vorstellens, welche die pathologisch-anatomischen Forschungen beim Menschen bis jetzt festgestellt haben, sind asymmetrische Herde, d. h. einseitige, und liegen gewöhnlich in der linken Hemisphäre, in der Nähe der entsprechenden sensorischen Sphären. Dies ist der Fall mit dem Centrum der motorischen Sprachvorstellungen, deren Läsion motorische Aphasie (Vernichtung des Centrums für die motorischen Vorstellungen des phonetischen Apparats) und Agraphie (Vernichtung des Centrums der motorischen Vorstellungen der geschriebenen Sprache) zur Folge hat; ebenso mit dem Centrum für die Symbole der gehörten Sprache (dessen Zerstörung Worttaubheit erzeugt) oder für diejenigen der gelesenen Sprache (deren Läsion Alexie oder Verlust des Verständnisses des Gelesenen bedingt). Daher halten wir es für sehr wahrscheinlich, dass die Centren des Vorstellens der einen Seite, auch wenn sie mit denen der anderen, in Bezug auf ihre allgemeine Function symmetrisch, doch nicht dieselben Erinnerungsbilder besitzen. Zum Beispiel dürften in dem linken Centrum des optischen Vorstellens bestimmte optische Bilder haften und andere im rechten, und dasselbe wird mit den übrigen Arten von Erinnerungen der Fall sein; auf diese Weise wird sich die, als Empfindung auf beide Gehirne vertheilte optische Projection polarisiren und zu einer einseitigen Erinnerung umwandeln, indem sie ihren projectiven und räumlichen Charakter einbüsst; mit anderen Worten, das Vorstellungsgehirn ist nicht, wie das sensorische, ausschliessliches Symbol der in einer Seite des Raums befindlichen Objecte, sondern es entspricht beiden Räumen, es repräsentirt den rechten wie den linken. Die Idee, dass die beiden Hemisphären eine verschiedene Bedeutung haben, ist kürzlich auch von Klippel³²), wenn auch von einem anderen Gesichtspunkte aus, erörtert worden.

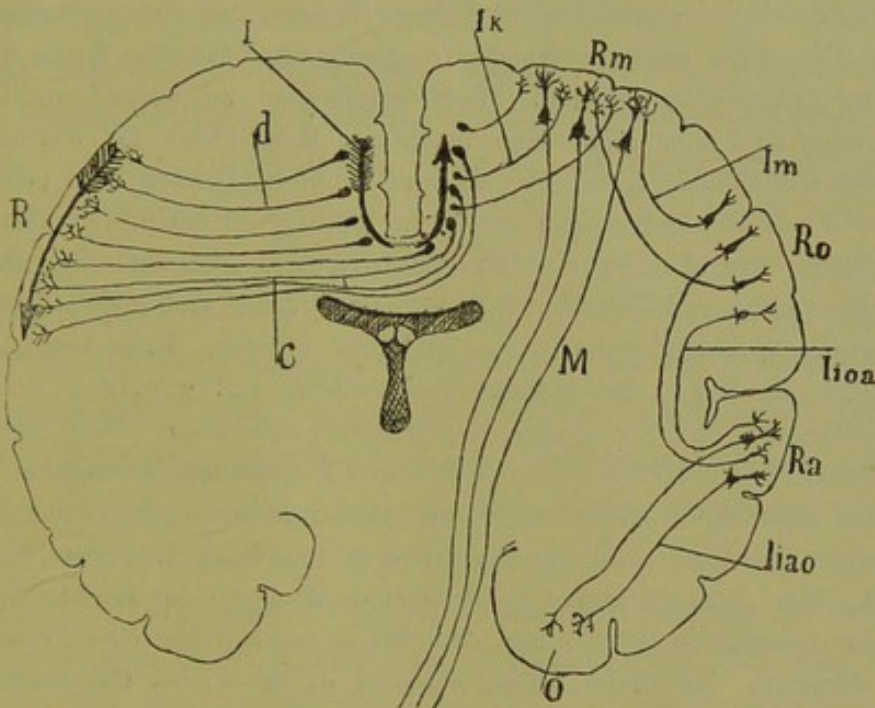
Aus den voraufgehenden Betrachtungen ergibt sich nach meiner

Meinung die Bedeutung des Corpus callosum. In der That, da der Sitz der Empfindung bilateral und das Residuum derselben oder die Erinnerung monolateral, indifferent ist, so sind, damit in der Region des optischen Vorstellens einer Hemisphäre vollständige optische Bilder registriert werden, zwei Arten von Associationsfasern notwendig; solche, welche die homolaterale Seite des Bildes im Vorstellungscentrum aufzeichnen (direkte Associationsfasern), und solche, welche die in die andere Hemisphäre projicirte Hälfte des Bildes mit jenem Centrum verbinden (gekreuzte oder Balkenassociationsfasern). Z. B. geht die ideelle Vorstellung eines Buchstaben, die im linken Gehirn localisirt ist, aus einer optischen Wahrnehmung hervor, die zu unendlich oft wiederholten Malen in beide corticale Sehsphären projicirt wird. In Fig. 12, d, c, in der wir diese beide Arten von Fasern demonstrieren, glauben wir, die Bedeutung der Commissura callosa der Theorie entsprechend zu begründen. Dasselbe hat wahrscheinlich bei den übrigen Sinnessphären statt. Die Ansicht, dass jede occipitale Sehsphäre sich mittelst direkter und Balkenfasern mit den Vorstellungscentren (beim Hunde mit dem Lobulus parietalis) in Verbindung setzt, ist ausserdem schon von Gómez Ocaña ausgesprochen worden.

Diese Auffassung führt uns dazu drei, zwar in verschiedener Verbindung befindliche, jedoch anatomisch untrennbare Arten von Associationsfasern zu unterscheiden: 1. die Fasern, welche von den Sinnescentren zu den Vorstellungscentren ziehen, unter denen es direkte und gekreuzte giebt (man könnte sie iconoideale Associationsfasern nennen); 2. die Fasern, welche die einen Vorstellungscentren mit den anderen, sowohl derselben Seite, wie der entgegengesetzten, verbinden. Diese, das besondere Substrat der Ideenassociation und charakteristische Zeichen hervorragender Intelligenz und Einbildungskraft, dürften gleichermaassen directe und gekreuzte sein und interideale Associationsfasern heissen. Die an 3. Stelle anzunehmende Leitungsspecies möchten wir iconomotorische oder iconokinetische nennen; ihre Aufgabe wäre, die Sinnessphären mit den motorischen Pyramidenzellen zu verbinden, sowohl den in den Centren gelegenen (man erinnere sich, dass alle sensorischen Sphären Projectionsfasern enthalten), wie ausserhalb derselben oder in anderweitigen corticalen motorischen Herden befindlichen.

Aus der vorgetragenen Lehre wird ersichtlich, dass das ideelle Vorstellen ebenfalls dem Princip der functionellen Einheit des Gehirns, das wir früher mit dem Namen der Einheit der Empfindung bezeichnet haben, unterworfen ist. Jede einem Object entsprechende optische Vorstellung wird niemals in symmetrischen Regionen beider Hemisphären zugleich,

Fig. 12.



Schema zur Demonstration der verschiedenen Arten von Associationsfasern der Rinde und der Art, wie die Residuen der Empfindung sich in Erinnerung umwandeln.

I, geistiges Bild im Sehcentrum der Rinde; *R*, im entsprechenden Vorstellungszentrum aufbewahrte Erinnerung; *d* und *c*, direkte und gekreuzte Fasern, mittelst welcher das bilaterale sensorische Bild nach einer einseitigen Region der Rinde verlegt wird; *Rm*, motorische Region der Rinde; *Ro*, Sphäre der optischen Vorstellung; *Ra*, Sphäre der acustischen Vorstellung; *o*, corticale Riech-sphäre; *Ik*, iconokinetische Associationsfasern, *Im*, ideokinetische, *Iioa*, interideelle oder acustisch-optische, *Iiao*, acustisch-olfactorische Associationsfasern.

sondern nur in der Vorstellungssphäre der einen Seite wachgerufen. Auf diese Weise ist die Duplicität der Bewusstseinszustände vermieden worden und wird die Capacität des Gehirns gesteigert, die eine ziemlich beschränkte wäre, wenn jede Idee zwei symmetrische Gebiete der beiden Hemisphären zum Substrat hätte.

Damit wollen wir schliessen.

Manche Frage bleibt dabei ungelöst und der vagen Vermuthung überlassen. So z. B. diejenige nach dem Mechanismus, vermöge dessen gewisse optische Vorstellungen sich in der einen Hemisphäre ansammeln, andere in der anderen. Nicht weniger wichtig wäre es zu erfahren, warum im linken Gehirn sich ausschliesslich alle Wortvorstellungen registriren*).

*) Anm. des Uebersetzers: Diese Frage ist der anderen untergeordnet: warum schreiben wir mit der rechten Hand? Ich glaube, dass bei dem Kinde bis zu dem Zeitpunkt, wo es schreiben lernt, die Wortvorstellungen an keine bestimmte Hemisphäre gebunden sind oder nicht eine bestimmte Hemisphäre als Wohnsitz bevorzugen. Unser sprachlicher Ausdruck und damit auch das Denken wird erst geordnet, wenn wir in die Schule gehen und schreiben lernen. Es entspricht also ganz der Cajal'schen Lehre vom Aufbau der Nervencentren und -bahnen, dem Gesetze der Ersparung von Raum und Zeit, wenn das Sprechcentrum sich neben dem Centrum für die Bewegungsvorstellungen der rechten Hand etablirt. Dazu kommt, dass wir vorwiegend mit der einen, der rechten Hand, fühlen und greifen; kein Wunder, dass wir vorwiegend mit der linken Hemisphäre begreifen. Dass wir aber mit einer Hand schreiben, ist eine direkte Folge der Technik des Schreibens selbst, die nur ein Glied erforderlich macht, und diese wiederum der menschlichen Intelligenz, die sie ersonnen. Es bleibt also nur die Frage zu beantworten, warum wir Rechtshänder sind. Der vielumstrittenen Frage nach der Ursache der Rechtshändigkeit des Menschen hat neuerdings Brinton auf dem Wege anthropologischer Forschung beizukommen versucht. Er findet, dass, während es unter den Culturmenschen der Jetztzeit nur ca. 2—4% Linkshändige giebt, manche archäologische und linguistische Thatsachen darauf hinweisen, dass dieses Verhältniss in früheren Zeiten ein anderes gewesen ist. Er untersuchte daraufhin mehrere hundert amerikanische Steingeräte im Museum der Pennsylvania-Universität in Philadelphia und constatirte an den Asymmetrien, der Ausführung der einen oder anderen Seite und an der spiraligen Drehung der Flächen, dass bei den Verfertignern der betreffenden Geräthe das Verhältniss der Rechtshänder zu den Linkshändern wie 3 : 1 war. Dies würde ganz zu meiner Behauptung passen. Brinton sieht die Ursache der Rechtshändigkeit in dem aufrechten Gang des Menschen und dem kürzeren Wege des Blutes zum Gehirn auf der linken Seite, welcher letzterer Umstand ja auch früher schon geltend gemacht worden ist. (Daniel G. Brinton: Left-handedness in North-American aboriginal art. The American Anthropologist, 1896, May. Ref. in Buschan's Centralblatt f. Anthropologie etc. 1896, S. 301). — Brinton hätte bei dieser Gelegenheit diese alte anatomische Fabel leicht widerlegen können. Nicht in der Rechtshändigkeit, sondern in der Einhändigkeit liegt der Schwerpunkt. Zu Einhändern hat uns die fortschreitende geistige Entwicklung gemacht, die Cultur

Wir wollen nicht unterlassen, eine hypothetische Erklärung dieser corticalen Polarisationen aufzustellen, nicht um damit eine blosse Conjectur zu geben, sondern um die Möglichkeit zu zeigen, dass sich das Problem auf anatomische Begriffe zurückführen lässt. Man könnte sich die Structur der Sehsphären folgendermaassen angeordnet denken. Jede isodynamische Gruppe von optischen Pyramidenzellen (entsprechend den identischen Punkten der beiden Netzhäute) oder von acustischen Pyramidenzellen (entsprechend einem und demselben einfachen Tone) könnte zweierlei Elemente besitzen: nämlich Zellen, deren Axencylinder mit dem Corpus callosum nach der entgegengesetzten Hemisphäre zieht, und solche, deren Axencylinder sich in der sensorischen Sphäre derselben Seite verzweigt. Ferner dürfte diese Zellgruppe von der Peripherie her ein Bündel sensorischer Fasern empfangen, jedoch in der Anordnung, dass jede Zelle, ohne auf die Verbindungen mit sämtlichen centripetalen, für diese Gruppe bestimmten Leitungen zu verzichten, für sich besonders mit einer speciellen Leitung in Contact träte. Nun könnte, bei der Projection des geistigen Bildes ins Gehirn, jede in den erwähnten isodynamischen Gruppen befindliche Zelle bei einem peripherischen Reiz zweierlei Erregungszustände erfahren, einen maximalen und einem minimalen. Wenn die maximale Erregung mit den Gruppenzellen mit gleichseitiger Verbindung zusammentrifft, so wird das ganze Bild in der Hemisphäre der gleichen Seite registriert; wenn jedoch diese maximale Erregung die Zellen der isodynamischen Gruppen trifft, deren Axencylinder die Mittellinie kreuzt, so wird die Vorstellung sich der entgegengesetzten Hemisphäre einprägen. Auf diese Weise würde sich die Blässe der Vorstellung erklären, im Vergleich zu der Lebhaftigkeit und Energie der Empfindung; verständlich würde dann auch der fragmentäre und synthetische Charakter der Erinnerung, die ein lückenhafter und vereinfachter Widerschein des direkten sensorischen Bildes ist. Schliess-

und die in ihrem Gefolge befindlichen Beschäftigungs- und Erwerbsarten. Dass wir nun gerade rechtshändig sind, kommt in zweiter Reihe in Betracht und mag vielleicht einen anatomischen Hintergrund haben, aber ich glaube, dass wenn dieselben unbekanntes Ursachen, die uns speciell zu Rechtshändern machten, aus irgend einem Anlass statt dessen die Linkshändigkeit bewirkt hätten, das Verhalten der zum Gehirn führenden Gefässe daran nichts geändert haben würde.

lich könnte selbst das Vorwiegen der Polarisation der Erinnerungen, der acustischen wie optischen, in der linken Hemisphäre das Resultat des Vorherrschens der Pyramiden, deren Axencylinder in dieser Hirnhälfte endet, sein.

Wir wollen nun recapituliren:

1. Das Ueberwiegen der gekreuzten Nervenbahn beobachtet man nur in den centralen sensorischen, sensiblen und motorischen Bahnen bezw. in den für das Gehirn bestimmten; bei den einfachen Reflexen (Medulla und Medulla oblongata) walten im Allgemeinen homolaterale Leitungen ob.

2. Die ausschliessliche oder vorwiegende Kreuzung begann in der Thierreihe mit den centralen optischen Bahnen und entsprang aus der Nothwendigkeit, die centralen optischen Projectionen der Linsenaugen ^{rechnerisch} ^{Reaktionsbahn} continuirlich und congruent zu gestalten.

3. Diese optische Kreuzung hatte, auf dem Wege ökonomischer Anpassungen, diejenige der motorischen Bahn zur Folge, derjenigen des Grosshirns wie der des Kleinhirns, zwecks Ausgleichs jener Kreuzung, um solche motorische Reactionen und Abwehrbewegungen zu ermöglichen, welche der Seite des peripheren Reizes entsprechen.

4. Eine entsprechende Anpassung hatte auch in den Bahnen des Tast- und Muskelsinns und vielleicht des Gehörs statt.

5. Bei den nicht räumlichen Sinnen, wie dem Geschmack und Geruch, erhielt sich die primitive Disposition, d. h. die bilaterale Verknüpfung, unter Vorwiegen der homolateralen Bahnen.

6. Die Anlage des direkten optischen Bündels, die wegen des gemeinsamen Sehfeldes erfolgte, und die Nothwendigkeit der Reliefempfindung bei den höheren Säugethieren (Mensch, Affe, Hund, Katze u. s. w.) änderten die schon bestehenden Kreuzungen nicht, denn das Nützlichkeitsprincip, auf Grund dessen sie entstanden, dauerte fort; sowohl beim Menschen wie bei den Thieren mit panoramischem Sehen prägen sich die rechten Objecte im linken Gehirn und umgekehrt ein.

7. Bei dem Aufbau des sensorischen und motorischen Gehirns scheinen folgende Grundsätze geltend gewesen zu sein.

a) Die Einheit der Funktion, d. h. dass jeder Theil der

Rinde ausschliesslich einem Punkte im Raume entspricht und niemals zweien.

b) Die concentrische Symmetrie, d. h. dass jede Hemisphäre das Symbol einer verticalen und lateralen Hälfte der empfindenden Haut-Oberfläche darstellt, einschliesslich der Sinnesorgane und der sensiblen Apparate der Eingeweide und der Muskeln; so repräsentirt, vermöge der Kreuzung der sensorischen Hauptbahnen, das rechte Gehirn die linke Hautoberfläche und den linken Raum und umgekehrt.

c) Die sensorischen und motorischen Sphären der Hirnrinde sind symmetrisch, aber die Vorstellungssphären oder Associationscentren Flechsig's im dynamischen Sinne asymmetrisch.

d) In Folge dieser Asymmetrie und der Nothwendigkeit, mit einem einseitigen Vorstellungsheerd das doppelte Rindenfeld jeder specifischen Empfindung in Verbindung zu setzen, mussten interhemisphärische Commissurenfasern angelegt werden, wie das Corpus callosum und die Commissura anterior. Deshalb besitzen die Thiere ohne cerebrale Vorstellungscentren entweder gar kein Corpus callosum oder nur ein rudimentäres. Daraus ergibt sich auch, dass die Grösse dieser interhemisphärischen Commissur mit gewissen Einschränkungen als Maassstab des Vorstellungsvermögens eines Thieres gelten kann.

e) Es ist höchst wahrscheinlich, dass die weisse Substanz beider Hemisphären vier Arten von Associationsfasern enthält: iconokinetische, welche die sensorischen Sphären mit den motorischen verbinden; ideokinetische, welche die sensorischen Sphären mit den motorischen Centren der Pyramidenbahn verbinden; iconoideale, direkte und gekreuzte, welche beide Hälften jeder sensorischen Sphäre mit den entsprechenden Vorstellungscentren verbinden; interideelle, welche unter sich sämtliche Vorstellungscentren verknüpfen. Diese letzteren sind ohne Zweifel der gewöhnliche Weg der Ideenassociation, des Urtheilens und Schliessens, überhaupt der höheren geistigen Thätigkeit. —

(Natürlich existiren alle diese Fasern nur in unserer Vermuthung; es wäre überflüssig zu bemerken, dass die erwähnten Verbindungen zwischen den Centren auch noch auf andere Weise vor sich gehen können; so dürften statt direkter Axencylinder viele jener Fasern

Nervencollateralen sein. In gleicher Weise lässt sich denken, dass einige dieser Associationen, besonders die zwischen den benachbarten Centren bestehenden, nicht mittelst Fasern der weissen Substanz, sondern solcher der Molecularschicht vor sich gehen, z. B. mittelst Fasern oder Axencylinder, die vielleicht aus den Martinotti'schen Zellen oder den spindelförmigen Zellen dieser Zone entspringen.)

8. Aller Wahrscheinlichkeit nach bilden die Sinnescentren feste, unveränderliche Mechanismen, der Vervollkommnung wenig oder gar nicht fähig und in structureller Beziehung bei allen Säugethieren gleich, während, im Gegensatz hierzu, die Associationscentren plastische Mechanismen darstellen, die sich leicht den Ansprüchen der geistigen Arbeit anpassen und nicht bloss bei dem einzelnen Individuum vervollkommen, sondern auch in ihren örtlichen Verhältnissen innerhalb der Rinde selbst variiren lassen. Das Associationscentrum dürfte während der ersten Lebensjahre eine gewisse relative Indifferenz von Verbindungen aufweisen, vermöge deren es leicht die Art seiner Vorstellungen wechseln kann, eine Idee, die mit den Beobachtungen von Brissaud³³⁾ übereinstimmt, welcher die Wortcentren der Rinde als Resultat von secundären Anpassungen betrachtet, und mit denen von Marie³⁴⁾, welcher diese Abwesenheit einer Präformation für das Schriftcentrum behauptet, welches aus der Differenzirung eines Theiles der Seh- und der motorischen Sphäre hervorgehen soll.

Literaturverzeichniss.

- 1) v. Gudden: Ueber die Kreuzung der Nervenfasern im Chiasma nervorum opticorum. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXV.
- 2) Gauser: Vergleichend anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morph. Jahrbüch. 1882.
- 3) Tartuferi: Studio comparativo del tratto ottico etc. Torino 1881.
- 4) Singer und Münzer: Beiträge zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung. Wien. 1888.
- 5) Henschen: Klinische und anatomische Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Bd. I, II, III. Upsala. 1890, 1892 und 1893.
- 6) Monakow: Gehirnpathologie. Wien, 1897. — Ferner: Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Psych. Bd. XXI.
- 7) Michel: Lehrbuch der Augenheilkunde. 2. Aufl. 1890. — Ferner: Arch. für Ophthalm. Bd. XXX, Abtheil. II, 1873.
- 8) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1896. Bd. II, pag. 563 u. folgend.
- 9) S. Ramón Cajal: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. — VII. Terminación central del nervio óptico. Anales de la Sociedad española de Historia natural. 2. Serie. Tomo III, 1894.
- 10) Bechterew: Die partielle Kreuzung des Sehnerven in dem Chiasma höherer Säugethiere. Neurol. Centralbl. Nr. 5, 1898.
- 11) A. Cramer: Beitrag zur Kenntniss der Opticuskreuzung im Chiasma und des Verhaltens der optischen Centren bei einseitiger Bulbusatrophie. Anatom. Hefte, herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Wiesbaden, 1898.
- 12) R. Wiedersheim: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena, 1898.
- 13) S. Ramón Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. Revista trimestral micrográfica. Tomo I, 1896.
- 14) Pagano: Sulle vie associative periferiche del nervo optico. Rev. di pathol. nerv. e mentale. Vol. II, fasc. 2, 1897.
- 15) Hellendal: Ein Beitrag zur Frage der Kreuzung der Sehnerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abtheil. Heft V, und XI, 1897.
- 16) Dexler: Untersuchungen über den Faserverlauf im Chiasma des Pferdes etc. Arbeiten aus Prof. Obersteiners Laboratorium. Wien, 1897.

- 17) Bourdon: Les resultats des travaux recents sur la perception de la profondeur. *L'Année psychologique*, 4e Anné. Paris, 1898.
- 18) Munk: Sehspähre und Augenbewegungen. *Sitzungsberichte der Königl. preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, 1890. — Ferner: Sehspähre und Raumvorstellungen. 1891.
- 19) Steiner: Sinnessphären und Bewegungen. *Pflüger's Archiv f. Physiol.* Berlin, 1891.
- 20) Monakow: Exper. u. pathol.-anatom. Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen nebst klinischen Beiträgen zur corticalen Hemianopsie u. Alexie. *Arch. f. Psych.* Bd. 24. 1892.
- 21) Henschen: Klinische und anatomische Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Upsala. Bd. I, II u. III, 1894. — Ferner: Sur les centres optiques cerebraux *Congrès internat. de Rome*. 2. April 1894.
- 22) Sachs: Das Hemisphärenmark des menschlichen Grosshirns. I. Der Hinterhauptslappen. Leipzig, 1892.
- 23) Gillet et Vialet: Les centres cerebraux de la vision et l'appareil nerveux visuel intracérébral. Paris, 1893.
- 24) Edinger: Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere. 5. Aufl. 1896. pag. 108 u. folg.
- 25) Lechalas: L'absence d'espace sonore. *Rev. de metaphys. et de moral.* Septembre 1895.
- 26) Preyer: *Arch. für die gesamt. Physiolog.* Bd. XL, 1887.
- 27) Lugaro: Sulle funzioni dei canali semicircolari. *Riv. di patholog. nerv. e mental.* Vol. II, 1897.
- 28) Brode: A new theory as to the fonctions of the semicircular canals. *Journ. of Anat. and Physiol.* tom. 17, 1882.
- 29) Luzzati: Sulla percezione della direzione dei suoni. *Giornal. della R. Accad. di med. di Torino*, No. 2, 1897.
- 30) Alt: Zur Pathologie des corticalen Hörcentrums. *Wien. klin. Wochenschrift*, Nr. 10, 1898.
- 31) Gómez Ocaña: Centros visuales del cerebro. Comunicación a la Real Academia de Medicina de Madrid. *Annalen derselben*, 1895. — Ferner: Fisiología humana teórica y experimental. Madrid, 1896, pag. 679 u. folg.
- 32) Klippel: La non equivalence des deux hémisphères cérébraux. *La Presse médicale*. 28. Januar 1898.
- 33) Brissaud: Le centre de l'agraphie et la surdomudité. *La Presse médicale*. Nr. 5, 1898.
- 34) Marie: L'évolution du langage considéré au point de vue de l'étude de l'aphasie. *La Presse médicale*, Nr. 109, 1897.



