25.98

THE
CHARLES MYERS
LIBRARY

Spearman
Collection

NATIONAL INSTITUTE
OF
INDUSTRIAL
PSYCHOLOGY

Med
K33931

DCB

Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde

in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues

Von

Dr. K. Brodmann

Assistenten am neurobiologischen Laboratorium der Universität zu Berlin.

Mit 150 Abbildungen im Text.

Leipzig

Verlag von Johann Ambrosius Barth

1909

WELLCOME INSTITUTE
LIBRARY
Coll. WelMOmec
Call.
No.

Druck von Grimme & Trömel in Leipzig.

Vorwort.

Als ich vor nunmehr acht Jahren meine Tätigkeit im neurobiologischen Laboratorium der Universität Berlin begann, fiel mir im Rahmen des allgemeinen Arbeitsprogrammes dieses Instituts die Aufgabe zu, eine topographische Analyse der menschlichen Hirnrinde hinsichtlich ihres Zellenbaus durchzuführen. Dieser Aufgabe lag der zunächst auf praktische Ziele gerichtete Gedanke zugrunde, einen von den Hirnanatomen und Pathologen längst als Bedürfnis empfundenen histologischen Normalstatus der gesamten Großhirnrindenfläche des Menschen zu schaffen. Im Gegensatz zu älteren Forschungen ähnlicher Art sollte das Augenmerk nicht nur auf größere Gehirnabschnitte, Lappen und Windungskomplexe, sondern auch auf kleine und kleinste Windungen und Windungsteile gerichtet werden, um ein vollständiges Bild des Rindenbaues und seiner örtlichen Modifikationen in allen Teilen zu erhalten und möglicherweise auf diesem Wege zu einer auch für die Klinik verwertbaren topographisch-lokalisatorischen Gliederung der Rindenfläche zu gelangen.

Im Verfolge dieser Untersuchungen stellte sich jedoch bald die Notwendigkeit heraus, die ganze Arbeit, sollte sie zu einer Erkenntnis der Bildungsgesetze der Großhirnrinde führen und die bei tieferem Eindringen in den Gegenstand sich ergebende überraschende Mannigfaltigkeit der Strukturformen aus gemeinsamen Organisationsprinzipien erklären, auf eine viel breitere, entwicklungsgeschichtliche und vor allem vergleichend-anatomische Basis zu stellen. Ich war daher genötigt, das überaus komplizierte und unübersichtliche menschliche Gehirn zunächst beiseite zu legen und zu versuchen, aus ontogenetischen Verhältnissen und

an einfacheren Formen einen Einblick in den Bauplan des Cortex cerebri zu gewinnen. Auf diese Weise hat sich die ursprünglich ins Auge gefaßte Aufgabe verschoben und zugleich erweitert; Objekt der Untersuchung war nicht mehr bloß das menschliche Zentralorgan, sondern die ganze Mammalierreihe, und im Laufe der Jahre wurde Material von allen Hauptgruppen der Säugetiere, wenigstens in einigen ihrer wichtigen Vertreter, in die Untersuchung einbezogen.

Die nachfolgenden Ausführungen enthalten die Summe und den Auszug dieser Studien. Entsprechend dem Plane des Buches, die Grundzüge einer vergleichenden Lokalisationslehre für den Säugetiercortex darzulegen, wurden hier Einzeltatsachen nur insoweit aufgeführt, als dies zur Ableitung und Begründung der Prinzipien der topischen Rindenentfaltung unerläßlich schien. Gerade bezüglich des Menschen wird daher der nach praktischen Ergebnissen Suchende vielfach enttäuscht sein. Diese Lücke baldigst auszufüllen, soll, sofern äußere Verhältnisse es gestatten, mein nächstes Bestreben sein. Manche Einzelheiten sind in den in fortlaufender Reihe im Journal für Psychologie und Neurologie erschienenen Sondermitteilungen zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde (1903—1908) bereits niedergelegt. Aber auch in anderer Hinsicht bin ich mir bewußt, nur Unvollständiges bieten zu können. Die anatomische Lokalisationslehre ist gleich der physiologischen und klinischen erst im Werden. Die zu ihr führenden Wege sind noch keineswegs sämtliche gebahnt, und so mußten denn auch viele Probleme unentschieden bleiben, manche konnten nur vorläufig abgesteckt und für andere nur die Richtung im groben angedeutet werden. Mehr als ein erster Entwurf oder ein Grundriß zu der neuen Lehre soll und kann daher dieses Buch auch nicht sein.

Die Veröffentlichung meiner Untersuchungsergebnisse in der vorliegenden Form wurde durch die Munifizenz der Stiftungsdeputation der Stadt Berlin ermöglicht, welche mir einen namhaften Betrag aus Mitteln der Jagorstiftung als Forschungsbeihilfe überwies. Dem Kuratorium dieser Stiftung hierfür öffentlich meinen Dank auszusprechen, ist mir um so mehr ein Bedürfnis, als meine mehrfachen Bemühungen, zu dem gleichen Zwecke eine Unterstützung aus wissenschaftlichen Stiftungsfonds

der Berliner Universität zu erhalten, an dem Widerspruche der maßgebenden medizinischen Fakultätskreise scheiterten.

Besonderen Dank schulde ich den Herren Prof. Dr. Heck und Dr. Heinroth vom Zoologischen Garten in Berlin für die große Liebenswürdigkeit, mit der sie meine Arbeiten durch Überlassung von wertvollem Tiermaterial unausgesetzt förderten und unterstützten.

Herrn Prof. Benda danke ich für die freundliche Zuweisung von menschlichen Gehirnen.

Daß mir schließlich auch Dankespflichten gegen das neurobiologische Laboratorium und seine Mitarbeiter, insbesondere dessen Vorsteher, Herrn Dr. Oskar Vogt, obliegen, ist bei der jahrelangen gemeinsamen Arbeit, die uns verbindet, selbstverständlich. Ohne den organisierten technischen Apparat dieses Instituts und ohne die dauernde tätige Anteilnahme seitens seiner Mitarbeiter wäre meinem Unternehmen das Gelingen wohl überhaupt versagt geblieben.

Berlin, im August 1909.

K. Brodmann.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Seite

Die verschiedenen Wege und Richtungen der histologischen Rindenlokalisation 1
Cytoarchitektonik, Myeloarchitektonik, Fibrilloarchitektonik, Elementarlokalisation, stratigraphische Einteilung, topographische Gliederung.

Erster Abschnitt.

Prinzipien der vergleichenden Cytoarchitektonik 11

I. Kapitel. Die zelluläre Grundschichtung des Cortex cerebri 13
Homogenetische u. *heterogenetische* Rindenformationen.
a) Entwicklungsgeschichtliche Begründung des sechsschichtigen Grund- oder Ausgangstypus 20
b) Vergleichend-anatomische Begründung desselben 34

II. Kapitel. Die regionären Variationen in der Cytoarchitektonik der Großhirnrinde 43
1. Die allgemeinen Gesetze der Variabilität 43
a) Variationen bei erhaltener Sechsschichtung *(homotypische Formationen)* durch 45
α) Veränderung des Zellreichtums
β) Veränderungen der Zellgröße und speziellen Zellformen
γ) Verschiebungen der relativen Schichtenbreite
δ) Zu- und Abnahme der Rindenbreite
b) Extreme Varianten mit abgeänderter Schichtenzahl *(heterotypische Formationen)* 50
α) Schichtenvermehrung 50
1. durch Spaltung einer Grundschicht in zwei oder mehrere Lagen
2. durch schichtweises Auftreten neuer Zellformen innerhalb einer Grundschicht
β) Schichtenverminderung 52
1. durch Auflösung einer ursprünglich vorhandenen Grundschicht
2. durch Verschmelzung von Grundschichten.

Seite

2. Regionäres Verhalten der einzelnen Grundschichten (Konstanz und Inkonstanz) 55
a) Konstanteste Schichten: I. und VI. Grundschicht 58
b) Inkonstanteste Schichten: II. und IV. Grundschicht . . . 62
c) Mittlere Variabilität: III. und V. Grundschicht 66

III. Kapitel. Besonderheiten der Cytoarchitektonik bei verschiedenen Tieren 70
1. Allgemeine Besonderheiten im zellulären Gesamtbau
a) Rindenbreite verschiedener Tiere 73
b) Zellgröße verschiedener Tiere 76
c) Zellreichtum verschiedener Tiere 86
2. Modifikationen der einzelnen Grundschichten in der Säugetierreihe 94
3. Modifikationen einzelner homologer Typen bei verschiedenen Säugern. *Monomorphe* und *polymorphe Homologien* . . . 106

Zweiter Abschnitt.

Prinzipien der vergleichenden Feldereinteilung der Großhirnoberfläche (Landkartentopographie) 119

IV. Kapitel. Beschreibung der einzelnen Hirnkarten 127
1. Mensch 130
2. Niedere Affen: Cercopithecinae und Hapalidae 150
3. Halbaffen: Lemur 165
4. Pteropus 177
5. Wickelbär 182
6. Nagetiere (Kaninchen und Ziesel) 188
7. Igel 193

V. Kapitel. Die Übereinstimmungen in der kortikalen Feldergliederung verschiedener Tiere 198
1. Ähnlichkeit der Gesamtanlage 198
2. Konstanz der Hauptregionen 199
3. Persistieren von Einzelfeldern 208

VI. Kapitel. Verschiedenheiten der Feldergliederung . . . 211
1. Unwesentliche Variationen (Abweichungen in der Größe, Lage und Gestalt von Einzelfeldern). Beispiele: 211
a) Area gigantopyramidalis (Feld 4) 213
b) Area striata (Feld 17) 218
c) Area entorhinalis (Feld 28) 224
2. Wesentliche Variationen 226
a) Neuerwerbungen oder progressive Differenzierungen . . 228
b) Rückbildungen oder regressive Differenzierungen von Feldern und Zonen 231

Dritter Abschnitt.

Seite

Synthetischer Teil: Versuch einer morphologischen, physiologischen und pathologischen Cortexorganologie 237

VII. Kapitel. Die histologische Lokalisation vom Standpunkte der Morphologie 241

1. Die lokalisatorischen Grundprinzipien 241
   a) Das Prinzip der regionalen Differenzierung 241
   b) Das Prinzip der gleichartigen Differenzierung (Homologie von Rindenabschnitten) 243
      1. Homogenetische Rinde 244
         α) Homotypische Bildungen
         β) Heterotypische Bildungen
      2. Heterogenetische Rinde 246
         α) Cortex primitivus
         β) Cortex rudimentarius
         γ) Cortex striatus
   c) Das Prinzip der divergenten Entwicklung homologer Teile (Polymorphismus der Typen) 248
   d) Die speziellen Homologien 251
      α) Komplette Homologie 252
      β) Inkomplette Homologie 252
      (Defektive, augmentative, imitatorische Homologie)

2. Das Organproblem 253
   a) Organbildung durch Differenzierung 253
   b) Vervollkommnung durch Differenzierung 255
   c) Verschiedene Grade der Differenzierung 256
      α) Primäre phylogenetische und sekundäre ontogenetische Differenzierung 257
      β) Korrelation der Teile 257
      γ) Ausbildung, Rückbildung, Indifferenz 259
      δ) Monotrope und polytrope Typen 259

3. Die systematische Bedeutung unserer Feststellungen . . . 259
   a) Die phylogenetischen Beziehungen im allgemeinen . . . 260
   b) Die Stellung des Menschen 262
      α) Pithekometra-Satz Huxleys 262
      β) Anthropologische Gesichtspunkte 265

VIII. Kapitel. Lokalisation und Histopathologie 267

1. Pathologie der Elemente 269
2. Pathologie der Tektonik 272
3. Pathologie der Tektogenese 276
   a) Idiotie 277
   b) Heredofamiliäre Krankheitsformen 278
4. Pathologie der Regionalität 281

Seite

IX. Kapitel. Versuch einer physiologischen Cortexorganologie 285
1. Elementare Funktionslokalisation 286
a) Ältere Anschauungen 286
b) Der histologische Tatbestand und seine Konsequenzen . 288
c) Neuere Hypothesen 290
2. Regionale Funktionslokalisation im allgemeinen 295
a) Historischer Rückblick 295
1. Antilokalistische Periode 295
2. Halblokalisten 296
3. Extreme Lokalisten 297
b) Das Prinzip der lokalisierten Funktion vom Standpunkte der Morphologie 299
1. Total- oder Kollektivfunktionen 301
2. Lokalfunktionen 304
α) Absolute Lokalisation 304
β) Relative Lokalisation 306
a) Prinzip der mehrfachen funktionellen Vertretung . 306
b) Prinzip der Stellvertretung 307
3. Spezielle Funktionslokalisation (Beziehungen zwischen anatomischer und physiologischer Lokalisation) 308
a) Die elektromotorische Region 308
b) Die Sehsphäre des Menschen 312
c) Die Hörsphäre des Menschen 313
d) Sprache und Aphasie 316
e) Einzelne Funktionszentren beim Tiere 317

Einleitung.

Die verschiedenen Wege und Richtungen der histologischen Rindenlokalisation.

Gegenstand der folgenden Abhandlung ist die histologische Lokalisation der Großhirnrinde, also jene Seite des Lokalisationsproblems, welche im Gegensatze zur Physiologie und Klinik, ausschließlich anatomische Merkmale zum Ausgangspunkte der Untersuchung nimmt. Die nächste und allgemeinste Aufgabe einer solchen lokalisatorischen Arbeit ist die Einteilung des Cortex cerebri nach anatomisch übereinstimmenden Merkmalen, also die systematische Zusammenfassung von strukturell gleichwertigen und die Trennung von strukturell verschiedenwertigen nervösen Gewebsbestandteilen und Gewebekomplexen. Der vergleichenden Lokalisation im besondern fällt die Aufgabe zu, bei verschiedenen Tieren bzw. Tiergruppen ihrem Baue nach gleichartige oder *homologe* Teile der Großhirnrinde festzustellen. Unser Endziel ist demnach die Schaffung einer auf anatomische Merkmale gegründeten vergleichenden Organlehre der Großhirnoberfläche, wie sie zuerst Theodor Meynert vorschwebte.

Bei dieser Umgrenzung unserer Aufgabe scheiden von der folgenden Betrachtung zwei Forschungsrichtungen von vornherein aus, nämlich einerseits die Fasersystematik und andererseits die Myelogenie, welche beide, obwohl zweifellos anatomische Lokalisationsprinzipien von großem heuristischem Werte, doch zu den histologischen Methoden im engeren Sinne nicht gehören.

Die Fasersystematik beschäftigt sich mit den Leitungsbahnen zwischen verschiedenen Teilen der Großhirnrinde einerseits und andererseits zwischen der Großhirnrinde und tieferen Abschnitten des Zentralnervensystems, also Faserkategorien,

welche größtenteils außerhalb der Großhirnrinde ihren Verlauf nehmen; sie repräsentieren außerdem an sich nichts *histologisch* Einheitliches, da man markhaltige und marklose Systeme methodologisch streng auseinanderhalten muß.

Die myelogenetische Methode stützt sich auf die in frühen Stadien der Individualentwicklung hervortretende Ungleichzeitigkeit in der Markumhüllung der Nervenfasern und führt auf Grund der topographisch verschiedenen Markreifungsverhältnisse zu einer Einteilung der Großhirnoberfläche in myelogenetisch verschiedene Strukturbezirke, sog. früh- und spätmarkreife Felder. Die Vorgänge, um die es sich dabei handelt, spielen sich indessen, wenigstens soweit die Hirnrinde in Betracht kommt, innerhalb sehr enger Zeitgrenzen, beim Menschen wenige Wochen vor und nach der reifen Geburt und nur da ab. Die Markreifungsmethode ist also eine exquisit *entwicklungsgeschichtliche* und keine histologische Methode, und es ist noch sehr strittig, ob ihre lokalisatorischen Ergebnisse ohne weiteres auf das fertige Gehirn Anwendung finden können und physiologische Schlüsse auf dieses zulassen.

Im Gegensatz zu den beiden erwähnten Methoden hält sich die histologische Einteilung lediglich an die die Hirnrinde im reiferen Alter und beim erwachsenen Individuum zusammensetzenden nervösen Bestandteile. Je nachdem von diesen die Ganglienzellen oder die markhaltigen Nervenfasern oder die marklosen fibrillären Elemente das Substrat für die Untersuchung darstellen, hat man zunächst drei Arten der histologischen Lokalisation zu unterscheiden: die Cytoarchitektonik, die Myeloarchitektonik und die Fibrilloarchitektonik.

In den nachstehenden Ausführungen soll uns ausschließlich die erstere beschäftigen. Die Gründe hierfür sind folgende.

Das Studium der Fibrillenverhältnisse des Cortex cerebri oder die *Fibrilloarchitektonik* steckt noch in den ersten Anfängen. Soweit Untersuchungen über den örtlichen Fibrillenbau in der Großhirnrinde vorliegen (Bielschowsky und Brodmann[1]),

[1]) Bielschowsky und Brodmann, Zur feineren Histologie und Histopathologie der Großhirnrinde mit besonderer Berücksichtigung der Dementia paralytica, Dementia senilis und Idiotie. Journal f. Psycholog. u. Neurolog. Bd. V. 1905.

Doinikow[1])), berechtigen diese zwar zu der Erwartung, daß ein systematisches Studium dieser Verhältnisse, nachdem erst die lokalisatorische Vorarbeit geleistet ist, topographische Differenzierungen aufdeckt, welche mit den übrigen Methoden mehr oder weniger verhüllt bleiben. Vorläufig müssen wir uns mit gröberen topographischen Feststellungen bescheiden.

Die *Myeloarchitektonik* andererseits hat bereits erfreuliche selbständige lokalisatorische Ergebnisse gebracht. Diese decken sich jedoch im großen ganzen mit denen der Cytoarchitektonik.

Es sei nur daran erinnert, daß Campbell für die Zell- und Fasergliederung der Großhirnoberfläche beim Menschen und anthropomorphen Affen eine so absolute Übereinstimmung annimmt, daß er für beide überhaupt nur ein Hirnschema gibt. Sodann hat Mauß kürzlich (1908) im neurobiologischen Laboratorium von den niederen Affen eine myeloarchitektonische Lokalisation durchgeführt, welche gleichfalls eine weitgehende Deckung mit meiner älteren cytoarchitektonischen Einteilung vom Jahre 1905 feststellt. Das gleiche hat Zunino jüngst für die Kaninchenrinde gezeigt. Die entsprechenden Hirnkarten stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den meinigen überein. Allerdings ist demgegenüber O. Vogt beim Menschen auf Grund der Myeloarchitektonik zu einer Cortex-Gliederung gekommen, welche viel detaillierter ist als meine Zellokalisation, soweit aus den noch unveröffentlichten Untersuchungen hervorgeht. Ich glaube darin indessen keine prinzipielle Abweichung sehen zu müssen. Der Markfaserbau der Hirnrinde ist eben beim Menschen vielfach, namentlich in den äußeren Schichten (I—III) feiner differenziert als die Zelltektonik, so daß es mit seiner Hilfe gelingt, größere einheitliche cytoarchitektonische Bezirke wieder in kleinere Felder von spezifischer Faserstruktur zu zerlegen. Damit erhält man natürlich auch eine größere Anzahl von topographischen Einzelfeldern, ohne daß deswegen die Einteilung in die umfänglicheren cytologischen Hauptzonen ihren Wert verliert. Im Grunde genommen handelt es sich also nur um Gradunterschiede der räumlichen Lokalisation und nicht um prinzipielle Divergenzen. Nebenbei sei bemerkt, daß bei niederen Tieren nicht selten gerade die Zelltektonik an Deutlichkeit der regionären Differenzierung überwiegt und daß hier — und zwar schon beim Affen — die Myeloarchitektonik im allgemeinen nicht zu einer weitergehenden Gliederung führt als die Cytoarchitektonik. Damit ist ein sehr wichtiger Unterschied in der strukturellen Differenzierung der Großhirnrinde zwischen Mensch und Tier gegeben, dessen Bedeutung vorläufig gar nicht abzuschätzen ist. Eine Erörterung hierüber ist fruchtlos, solange nicht wenigstens vom Menschen eine abgeschlossene myeloarchitektonische Lokalisation vorliegt.

Mit Rücksicht auf diesen Sachverhalt und da hier lediglich

[1]) Doinikow, Beitrag zur vergleichenden Histologie des Ammonshorns. Journal f. Psycholog. u. Neurolog. Bd. XIII. 1908.

eine Darlegung der allgemeinen Lokalisationsprinzipien gegeben werden soll, verzichte ich darauf, jede von den beiden lokalisatorischen Methoden, die Myeloarchitektonik und die Cytoarchitektonik, gesondert nebeneinander zu behandeln. Wir werden uns also ausschließlich auf die letztere beschränken.

Die *cytoarchitektonische Lokalisation* kann ihrerseits wieder verschiedene Wege einschlagen, sie kann sich an die zellulären Einzelelemente halten, oder sie kann gewisse örtliche Zellverbände, wie sie in der Schichtung zum Vorschein treten, zum Ausgangspunkte nehmen, oder sie kann schließlich die Gesamttextur des Rindenquerschnittes, soweit diese von gleichartigem Bau ist, als Gliederungsprinzip wählen. Demnach wird man drei Arten der cytoarchitektonischen Einteilung der Großhirnrinde zu unterscheiden haben:

1. eine Lokalisation nach histologischen Einzelelementen — histologische Elementarlokalisation;

2. eine Lokalisation nach Zellschichten (eventuell auch Faserschichten) — Schichtenlokalisation oder *stratigraphische Einteilung;*

3. eine Lokalisation nach flächenhaft ausgedehnten Feldern von gleichartiger Querschnittsstruktur — Felderlokalisation oder *topographische Rindengliederung.*

Der **Elementarlokalisation** liegt der an sich gewiß nicht unrichtige Gedanke zugrunde, daß Gewebselemente von einheitlichem spezifischem Bau, mögen sie auf eine größere oder kleinere Rindenfläche beschränkt oder diffus über die ganze graue Rinde zerstreut sein, auch eine einheitliche physiologische Dignität haben müssen, daß also solche Elemente nicht nur morphologisch, sondern auch funktionell als gleichwertig zu betrachten sind. Diese Überlegung berechtigt dazu, eine Einteilung der Großhirnoberfläche nach einzelnen nervösen Elementen, z. B. nach Zellindividuen von bestimmt charakterisierter Eigenart — etwa von einheitlicher Form, Größe, innerer Struktur, Axonverknüpfung, Fibrillenanordnung usw. — zum wenigsten prinzipiell als möglich und durchführbar zu bezeichnen. Was jedoch auf diesem Wege bisher erreicht wurde, ist nicht gerade

ermutigend. Die Schwierigkeiten, die sich einer solchen Einteilung nach Elementen in der Ausführung entgegenstellen, sind erheblich größer, als es auf den ersten Blick scheinen möchte. Vorläufig fehlt es zumeist noch an eindeutigen Kriterien, um zelluläre Elemente als anatomisch gleichwertig zu erkennen.

Einen bedeutenden und vielleicht den einzig bleibenden Fortschritt in dieser Richtung hat W. Betz in der ältesten rindenlokalisatorischen Arbeit, die wir überhaupt besitzen, gebracht. Er zeigte bereits 1874, daß durch den Sulcus Rolando an der Gehirnoberfläche zwei verschiedene „anatomische Zentra", ein vorderes und ein hinteres, geschieden werden. Das vordere Gebiet, das Betz „motorisches Zentrum" nennt[1]), ist, wie er ausführt, durch das Vorhandensein ungewöhnlich großer, in Nestern zusammenliegender Zellen, der sogenannten *„Riesenpyramiden"*, ausgezeichnet, welche im hinteren oder dem „sensibeln Zentrum" gänzlich fehlen; lediglich auf Grund dieser Zellen läßt sich nach Betz das vordere Zentrum vom hinteren räumlich abgrenzen, und wir haben demnach hier ein Beispiel (vorläufig vielleicht das einzig verwertbare) einer histologischen Elementarlokalisation.

Von dem gleichen Grundgedanken wurde Kolmer bei seiner Feststellung der „motorischen Hirnrindenregion" geleitet. Auch er geht von der Voraussetzung aus, daß für die Bestimmung der Ausdehnung eines anatomischen Rindenzentrums, also für die Feststellung homologer (anatomisch gleichwertiger) Regionen bei verschiedenen Tieren, „das übereinstimmende Auftreten bestimmt charakterisierter Zellen der geeignetste Anhaltspunkt" sei. Gewissermaßen als Probe auf das Exempel gibt er eine räumliche Abgrenzung jenes Rindenbezirkes, in dem er das Verbreitungsgebiet der *„motorischen Hirnrindenzelle"* im Sinne Nißls sieht, d. h. jener Nervenzellen, welche in physiologischer Hinsicht mit motorischen Funktionen in Zusammenhang stehen und anatomisch von allen übrigen Zellen durch einen nur ihnen eigentümlichen Bau sich unterscheiden. Kolmer und Betz verfolgen also im Grunde das nämliche Ziel einer histologischen Elementarlokalisation. Vergleichen wir nun die lokalisatorischen Ergebnisse! Betz verlegt sein Feld auf die ganze vordere und nur das oberste Sechstel der hinteren Zentralwindung, einschließlich des Parazentralläppchens, Kolmer dagegen behauptet, daß die fraglichen motorischen Zellen auf beiden Seiten der Rolandoschen Furche (bis weit in den Parietallappen hinein) liegen und hier einen breiten und geschlossenen, nach unten zu schmäler werdenden Streifen einnehmen. Trotz des gleichen Ausgangspunktes demnach ganz widersprechende Resultate!

Was in der späteren Zeit von Angaben über eine Lokalisation nach kortikalen Elementen bekannt wurde, ist über Schlag-

[1]) Auf Grund der Tatsache, daß er die gleichen Zellen beim Hunde um den Sulcus cruciatus, also in der excitomotorischen Zone von Fritsch und Hitzig gefunden hat.

worte nicht hinausgekommen. Man hat da und dort von in bestimmten Gegenden lokalisierten „Sinneszellen", von sensibeln resp. sensorischen *„Spezialzellen"* geredet, man hat eine akustische, eine optische Spezialzelle und sogar eine „kommemorative" Zelle konstruiert, und man ist selbst vor der ganz phantastischen *„psychischen Zelle"* nicht zurückgeschreckt. Abgesehen davon, daß solche sogenannte „Spezialzellen" nur in ganz jugendlichen resp. fetalen Gehirnen nach der Golgimethode und zumeist nur beim Tier beschrieben wurden, für das erwachsene Gehirn des Menschen also noch sehr der Bestätigung bedürfen, und ganz abgesehen davon, daß gar nicht versucht wurde, das Gebiet, innerhalb dessen ausschließlich die fraglichen Zelltypen vorkommen sollen, regionär genau zu bestimmen, scheint mir überhaupt die Problemstellung eine falsche zu sein. Es ist nicht nur nicht erwiesen, sondern aus allgemeinen biologischen Überlegungen höchst unwahrscheinlich, daß eine spezielle Sinnesfunktion an eine Zellart von bestimmtem Bau gebunden sein soll. Nicht der individuelle **Zelltypus**, sondern der **Zellverband** ist für das Zustandekommen irgendwelcher kortikaler Funktionen, auch der primitivsten Sinnesperzeption, das Wesentliche, und die heutige Anatomie bietet keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß etwa für eine spezifische Lichtempfindung eine einzelne spezifische Zellart nötig sei. Ich muß daher der bei Physiologen viel verbreiteten Auffassung mit Entschiedenheit widersprechen, daß die Anatomie der Hirnphysiologie erst wirkliche Unterstützung und Förderung bringen könne, wenn sie die Ausbreitung eines einzigen Zelltypus feststellt (Lewandowsky). Das hieße die Hirnanatomie falsche Bahnen weisen. Jene Auffassung entspringt unstreitig einer Überschätzung der Einzelzelle, gleichzeitig aber auch einer Unterschätzung dessen, was die Hirnphysiologie der Hirnanatomie bereits zu danken hat. Sie wird schon durch die Tatsache widerlegt, daß sich die Mehrzahl der mit den heutigen Methoden grob unterscheidbaren Zellarten (Pyramiden, Spindeln, Granula, Sternzellen usw.) fast überall in der ganzen Flächenausdehnung der Großhirnrinde wieder finden, während gerade ihre Anordnung zu Schichtenverbänden, mit einem Worte die Cytotektonik regionär außerordentlich verschieden ist. Daß es einmal gelingen

wird, manche der grob morphologisch zusammengehörigen Zelltypen später histologisch nach ihrer feineren Struktur noch zu differenzieren, ist möglich. Dazu bedarf es aber prinzipiell neuer histologischer, namentlich tinktorieller Methoden, welche eine spezifische Affinität zu funktionell, oder was dasselbe ist, histochemisch zusammengehörigen Zellen besitzen und diese elektiv zur Darstellung bringen. Davon ist die Histotechnik aber noch weit entfernt[1]). Für eine erfolgversprechende und fruchtbare Rindenlokalisation nach histologischen Einzelelementen fehlen daher zurzeit noch die Grundvoraussetzungen.

Nicht besser steht es mit der **Lokalisation nach Schichten** oder der *stratigraphischen Rindeneinteilung*. Es hat zwar unzweifelhaft auf den ersten Blick für den Unkundigen etwas Bestechendes, die in der ganzen Großhirnrinde beim Menschen wie niederen Säugetier so überaus charakteristischen und augenfälligen Schichten, nach denen die Zellen (und Markfasern) im Querschnitte allenthalben eingeordnet sind, für bestimmte Grundfunktionen in Anspruch zu nehmen und danach die Rinde auch anatomisch zu gliedern. Tatsächliches über die Bedeutung der einzelnen Schichten oder auch nur einer einzigen Schicht wissen wir jedoch einstweilen nicht. Selbst das Wenige, was früher als fest begründet galt, hat sich vor kritischer Nachprüfung und vor neuen Tatsachen als zweifelhaft oder hinfällig erwiesen.

Es sei nur daran erinnert, daß jene prominente Schicht der Riesenpyramiden in der vorderen Zentralwindung, trotz der Fülle von Einzeluntersuchungen hinsichtlich ihrer Funktion noch größtenteils unbekannt ist, obwohl ihre anatomische Lokalisation lange Zeit feststeht. Man kann nur sagen, daß sie zu motorischen Verrichtungen in näherer Beziehung stehen muß; dafür sprechen pathologische Erfahrungen mannigfacher Art (z. B. bei amyotrophischer Lateralsklerose und tertiären traumatischen Degenerationen, Probst, Campbell, Rossi und Roussy). Welcher Art aber diese Beziehungen sind, entzieht sich gänzlich unserer Kenntnis; vor allem fehlt jeder Nachweis dafür, daß diese Schicht die ausschließlich motorische Kompo-

[1]) In Fibrillenpräparaten nach Bielschowsky sieht man zuweilen eine Andeutung einer derartigen histochemischen Affinität und elektiveren Färbbarkeit bestimmter Zellformen, z. B. der Ganglienzellen mit kurzem Achsenzylinder. Ebenso ist an die Methylenblaufärbung bestimmter korrespondierender Zellen in den Bauchganglien Wirbelloser zu erinnern (Biedermann, Retzius).

nente in der Rinde darstellt, der man etwa, wie es tatsächlich versucht wurde, eine spezifisch sensible in den Körnerschichten entgegenstellen könnte. Manche neuere Beobachtungen sprechen sogar dafür, daß kortikale motorische Funktionen (elektrische Reizung) ausgelöst werden können ohne Vermittlung der fraglichen Riesenzellenschicht (Brodmann). Vor allem steht fest, daß die excitomotorische Zone das Ausbreitungsgebiet jener Schicht bei allen Tieren frontalwärts weit überschreitet (C. und O. Vogt, Mott). Dann haben wir aber kortikale Bewegungsvorgänge ohne unmittelbare Mitwirkung der Riesenpyramidenschicht, und diese kann somit nicht das ausschließlich motorische Rindenelement sein.

Ähnlich steht es mit jener zweiten, in ihrer örtlichen Ausdehnung wohl am längsten bekannten spezifischen Rindenschicht, die als Vicq d'Azyrscher Streif in der Umgebung der Fissura calcarina schon dem bloßen Auge deutlich erkennbar ist. Sie bildet das tektonische Hauptmerkmal eines scharf umgrenzbaren Strukturfeldes (der Area striata), das außer durch diesen hellen Faserstreif noch durch zwei besondere ihr parallel laufende Körnerschichten ausgezeichnet ist. Wenn es nun auch durch die verdienstvollen Untersuchungen Henschens feststeht, daß der Ausdehnungsbereich dieser Schicht zu dem Sehakt in allernächster Beziehung steht, und wenn man sich selbst der Ansicht Henschens anschließen wollte, daß bestimmten Netzhautpartien gesetzmäßig bestimmte Zonen jenes Rindenfeldes zugeordnet seien, so ist damit doch für eine stratigraphische Lokalisation im Prinzip noch gar nichts gewonnen. Weder läßt sich sagen, welche von den drei in Betracht kommenden besonderen Schichten des fraglichen Rindenfeldes — ob der Vicq d'Azyrsche Faserstreif oder die beiden granulären Zellschichten — das spezifisch „visuosensorische" Element innerhalb des Feldes darstellen, noch vor allem, ob sie dies ausschließlich tun, oder ob nicht vielmehr der ganze Rindenquerschnitt mit allen seinen Schichten am Zustandekommen kortikaler Sehfunktionen, auch der allerprimitivsten, teil hat.

Ebensowenig schließlich — um ein drittes Beispiel anzuführen — wissen wir etwas über die Bedeutung der sogenannten „Molekularschicht" der Autoren oder die äußerste Rindenschicht, unsere *Lamina zonalis*. Sie ist die konstanteste Schicht in der Großhirnrinde, fehlt nirgendwo und bei keinem Tier und war von jeher Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen. Gleichwohl hat ihr Studium uns lokalisatorisch nicht weiter gebracht. Die Meinungen über sie gehen sogar diametral auseinander, indem die einen sie für eine sehr hochwertige Schicht, ein *„Assoziationsorgan"* halten, während andere sie für ein funktionell niedriges Gebilde oder eine „neurologisch wertlose Schichte" (Meynert) erklären.

Nach alledem will mir scheinen, als ob für eine rein stratigraphische Betrachtung die Zeit noch ebensowenig gekommen ist, wie für die Elementarlokalisation; vielleicht liegt dies nur an Mängeln unserer heutigen Technik, aber bisher hat sie, soweit ich sehe, die Rindenlokalisation keinen Schritt weiter geführt.

Wer Geschmack daran findet, mag die einzelnen Zellschichten mit funktionellen, aus der Physiologie resp. Psychologie entlehnten Termini bekleiden wie *„sensible"* und *„perzeptive"* Schicht, *Assoziations-* und *Projektionsschicht, „kommemorative"* und *„psychische"* Schicht, aber er darf nicht den Anspruch erheben, damit dem wissenschaftlichen Fortschritt zu dienen. Diese und alle ähnlichen Ausdrücke, denen man heute auf Schritt und Tritt, namentlich in der psychiatrisch-neurologischen Literatur begegnet, entbehren vorläufig jeder sachlichen Unterlage; sie sind rein willkürliche Fiktionen und nur dazu angetan, in unklaren Köpfen Verwirrung anzurichten[1]).

Weder die Einteilung nach Rindenschichten noch diejenige nach histologischen Elementen kann, dem Gesagten zufolge, zurzeit als erfolgversprechender Weg einer Rindenlokalisation angesehen werden. Für eine auf dem Boden der Wirklichkeit bleibende und dem Stande unserer Histotechnik Rechnung tragende Betrachtungsweise bleibt demnach vorläufig nur die dritte Art der histologischen Cortexgliederung, nämlich die **topographische Lokalisation,** d. h. die örtliche Zerlegung der Großhirnrinde in strukturelle Rindenfelder oder was dasselbe heißt, die Einteilung nach flächenhaft ausgedehnten, regionär umschriebenen, in sich einheitlich, unter sich verschiedenartig gebauten räumlichen Bezirken der Hemisphärenoberfläche. Solche differente Strukturbezirke nennen wir *Areae anatomicae.*

Ausgangspunkt und Grundlage einer derartigen Cortexgliederung, gleichviel ob sie sich auf den Zell- oder Faseraufbau stützt, ist der Rindenquerschnitt, insonderheit die an diesem hervortretende Schichtung. Die Cytoarchitektonik im speziellen knüpft an die Zellschichtung an, d. h. an die Tatsache, daß die die Rinde zusammensetzenden zellulären Elemente auf einem zur Oberfläche senkrecht geführten Querschnitte eine etagen-

[1]) Man lese z. B., daß ein dichter Markfaserfilz in einer bestimmten Schicht der I. Temporalwindung dazu „befähige" . . . „unbewußte Empfindungen zu bewußten Vorstellungen zusammenzufassen", um das Maß der Verwirrung in einem solchen Kopf zu begreifen (Neurol. Zentralbl. 1908. S. 546).

förmig übereinander angeordnete Gruppierung in Lagen verschiedener Zusammensetzung erkennen lassen und an die weitere Tatsache, daß diese Zellstrata vielfach ein regionär äußerst verschiedenes Verhalten zeigen.

Eine vergleichende Cortexlokalisation wird nun in erster Linie das örtliche Verhalten dieser zellulären Schichtung in der Säugetierreihe zu untersuchen haben und in zweiter Reihe erst an die Frage herantreten können, wie man auf Grund der zellulären Tektonik zu einer topographischen Oberflächengliederung der Hirnrinde beim Menschen und bei Tieren gelangt.

Unser Thema zerfällt demnach in zwei Hauptabschnitte:

1. die Untersuchung der Zellschichtung des Rindenquerschnittes und ihre Modifikationen in der Säugetierreihe — *vergleichende Cortextektonik;*

2. die Feldereinteilung der Hemisphärenoberfläche bei den verschiedenen Säugern auf Grund cytoarchitektonischer Differenzen — *vergleichende topographische Lokalisation des Cortex cerebri.*

I. Abschnitt.

Prinzipien der vergleichenden Cortextektonik.

Wir werden in diesem Abschnitt der Reihe nach zu untersuchen haben:

1. die Frage der primitiven Ur- oder Grundschichtung der Großhirnrinde in der Säugetierreihe;

2. die örtlichen Verschiedenheiten im zellulären Schichtenbau eines Gehirns;

3. Besonderheiten im Rindenbau verschiedener Tiere.

I. Kapitel.

Die Grundschichtung des Cortex cerebri.

Seit den ersten grundlegenden Untersuchungen von Meynert und Betz hat sich eine unabsehbare Reihe von Forschern mit der Zellschichtung der Großhirnrinde und ihrer speziellen Ausgestaltung beim Menschen und bei einzelnen Tieren beschäftigt[1]). Man sollte demnach erwarten dürfen, daß wenigstens in den elementarsten Dingen einige gesicherte Kenntnisse gewonnen und eine feste Basis für die Verständigung erzielt sei. Bei aller Anerkennung der zahlreichen dankenswerten Einzelergebnisse, welche der Wetteifer so vieler gezeitigt hat, kann man sich jedoch bei einer kritischen Prüfung der einschlägigen Arbeiten der Einsicht nicht verschließen, daß wir heute von einer Einigung selbst über die Grundfragen, besonders über die gemeinsamen Züge und

[1]) Die Literatur ist in meinen älteren Arbeiten ausführlich zitiert; ich erwähne daher hier nur die Namen der Autoren, welche auf diesem Gebiete selbständig gearbeitet haben; es sind dies: Meynert, Betz, Mierzejewsky, Baillarger, Major, Bevan Lewis, Clarke, Arndt, Berliner, Hammarberg, Roncoroni, Nißl, Kolmer, Bolton, Schlapp, Cajal, Farrar, Köppen, Hermanides, Löwenstein, Campbell, O. Vogt, Mott, Watson, E. Smith, Rosenberg, Haller u. a.

die gemeinsame Wurzel der Cortexschichtung weiter entfernt sind, als ehedem vor Jahrzehnten. Allenthalben wohin man blickt, bestehen die gröbsten Widersprüche nicht allein in den Anschauungen, sondern auch in den Befunden. Bezüglich Zahl, Einteilung und Nomenklatur der Zellschichten werden mit der größten Bestimmtheit diametral entgegengesetzte Resultate vertreten, und es herrscht hier eine unsägliche terminologische Verwirrung, welche die sachliche Verständigung vielfach geradezu unmöglich macht.

In nebenstehenden **Tabellen I** u. **2** sind einige der bekanntesten Schichteneinteilungen zusammengestellt; die erste Kolumne enthält die von mir vorgeschlagene Nomenklatur. Wie man sieht, hat jeder Autor seine besondere Auffassung der Cortexschichten und dementsprechend seine eigene Zählung und Benennung. Die Zahl der Schichten beim Menschen schwankt zwischen 5 und 9 bei den einzelnen Forschern, und die Nomenklatur ist bei jedem eine andere. Für die verschiedenen Tiergruppen werden ganz verschieden 3 und 10 Schichten angegeben. So kommt es, daß einerseits ganz heterogene Schichten identische Benennungen tragen und daß andererseits Schichten, welche einander anatomisch wirklich entsprechen, also homolog sind, bei den verschiedenen Autoren mit verschiedenen Namen bezeichnet sind, während es doch eine einfache Forderung wissenschaftlicher Logik ist, daß Gleichartiges auch wirklich gleichartig benannt wird, daß also homologe Bildungen auch homonyme Bezeichnungen bekommen.

Den Ursachen für diese unvereinbaren und auf den ersten Blick unbegreiflichen Differenzen anatomischer Beobachtungsergebnisse bei den einzelnen Autoren nachzugehen, muß ich mir hier versagen; zweifellos tragen Unkenntnis entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge und namentlich ungenügende Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie die Hauptschuld daran; sie sind die Veranlassung, daß entweder einzelne Hauptschichten ganz übersehen und so heterogene Bildungen als Einheit zusammengefaßt wurden, oder daß umgekehrt ontogenetisch zusammengehörige Unterschichten, welche sich erst sekundär differenziert und abgespalten haben, als Grundschichten aufgefaßt wurden. Dagegen ist es unerläßlich, zwei neuere Arbeiten von

Tabelle 1. (Allgemeiner Schichtungstypus oder sog. Elementartypus der Autoren.)

Brodmann (1902)	Meynert (1868)	B. Lewis (1878)	Betz (1881)	Hammarberg (1895)	R. y Cajal (1902)	Campbell (1905)	Mott (1907)
I. Lamina zonalis	1. Molekularschicht	1. Zellarme Schicht	1. Neurogliaschicht	1. Plexiforme Schicht	1. Plexiforme Schicht	1. Plexiforme Schicht	1. Zonalschicht
II. L. granularis externa	2. Äußere Körnerschicht	2. Kleine Pyramiden	2. Kleine Pyramiden	2. u. 3. Pyramidenschicht	2. Kleine Pyramiden	2. Kleine	2. Kleine, mittlere und große Pyramiden
III. L. pyramidalis	3. Pyramidenschicht	3. Große Pyramiden	3. Mittlere und große Pyramiden		3. Mittelgroße Pyramiden	3. Mittlere	
					4. Große Pyramiden	4. Große	
IV. L. granularis interna	4. Innere Körnerschicht	4. Innere kleine Pyramiden	4. Kernschicht	4. Kleine unregelmäßige Zellen	5. Körnerschicht	5. Sternzellen	3. Körnerschicht
V. L. ganglionaris	5. Spindelzellenschicht	5. Ganglienschicht	5. Spindelschicht	5. Ganglienschicht	6. Tiefe mittelgroße Pyramiden	6. Innere große Pyramiden	4. und 5. Innerer Baillarger und polymorphe Zellen
VI. L. multiformis		6. Spindelschicht		6. Spindelzellenschicht	7. Spindelzellen	7. Spindelzellen	

Tabelle 2. (Schichtung des Calcarinatypus oder

Brodmann (1902)	Meynert (1868)	Betz (1881)	Hammarberg (1895)
I. Lamina zonalis	1. Molekularschicht	1. Neurogliaschicht	1. Molekularschicht
II. L. granularis externa III. L. pyramidalis	2. Kleine Pyramiden	2. Kleine Pyramiden	2. Kleine Pyramiden (II u. III)
IVa. L. granularis interna superficialis	3. Äußere Körnerformation	3. Erste Kernschicht	3. Kleine Zellen (IVa) und Solitärzellen (IVb)
IVb. L. granularis interna intermedia (Stria Gennari)	4. Äußere Zwischenkörnerschicht und Solitärzellen	4. Längsfaserschicht	4. Dichte vereinzelte Zellen (IVb)
IVc. L. granularis interna profunda	5. Mittlere Körnerformation	5. Zweite Kernschicht	5. Kleine Körner (IVc)
V. L. ganglionaris	6. Innere Zwischenkörnerschicht und große Solitärzellen	6. Zweite Faserschicht 7. Große Pyramiden	6. Solitärzellen (V)
VI. L. multiformis VIa. L. triangularis	7. Innere Körnerformation	8. Spindelzellen	7. Polymorphe Zellen
VIb. L. fusiformis	8. Spindelzellen		8. Spindelzellen

der sog. „Sehrinde“ nach verschiedenen Autoren.)

Schlapp (1898)	Bolton (1900) u. Mott (1907)	R. y Cajal (1900)	Campbell (1905)
1. Tangentialfaserschicht	1. Oberflächl. Nervenfasern	1. Plexiforme Schicht	1. Plexiforme Schicht
2. Äußere polymorphe Zellen	2. Kleine Pyramiden	2. Kleine Pyramiden (II u. III)	2. Kleine Pyramiden (II u. III)
3. Pyramidenzellen			
4. Körnerschicht	3a. Äußere Körner	3. Mittelgroße Pyramiden (IIIb u. IVa)	3. Mittlere Pyramiden (IIIb u. IVa)
5. Solitärzellen	3b. Mittlere Nervenfasern (Gennari)	4. Große Sternzellen (IVb)	4. Sternzellen (IVb)
6. Körnerschicht	3c. Innere Körner	5. Kleine Sternzellen (IVc)	5. Kleine Sternzellen (IVc)
7. Zellarme Schicht	4. Innere Nervenfasern	6. Kleine Zellen mit bogenförmigem Axon (IVc)	6. Solitärzellen (V)
		7. Riesenpyramiden (V)	
8. Innere polymorphe Schicht	5. Polymorphe Zellen	8. Große Zellen mit aufsteigendem Axon	7. Spindelzellen
		9. Spindelförmige Zellen	

Cajal und Haller, da sie sich eingehender mit der Frage der Grundschichtung in der Säugetierreihe befassen, etwas näher zu besprechen.

S. Ramony Cajal beginnt das 5. Heft seiner „Studien über die Hirnrinde des Menschen", welches besonders die „vergleichende Strukturbeschreibung der Hirnrinde" behandelt, mit den Worten: „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. Die strukturelle Vereinfachung betrifft . . . „die Zahl der differenzierten Zentren und Regionen und die der Schichten einer jeden Sphäre"[1]). Über die Rinde der kleinen Säugetiere schreibt er, 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[1]) und dadurch, daß die großen Pyramiden eine einfache Formation bilden."

Nach der Darstellung Cajals besteht also in der Säugetierreihe bei Lissencephalen „von den Nagern abwärts" eine anatomische Vereinfachung des Rindenbaues, vorwiegend durch Verminderung der Schichtenzahl, speziell durch Ausfall der Körnerschicht bedingt, d. h. eine Vier- resp. Fünfschichtung der Hirnrinde, während vom Nagetier (Maus und Kaninchen) aufwärts eine mit der des Menschen übereinstimmende Cortexschichtung Sechs- resp. Sieben- bis Neunschichtung bestünde.

Eine wesentlich andere Ansicht vertritt B. Haller in seiner alle Neochordaten umfassenden Arbeit „Die phyletische Entfaltung der Großhirnrinde" (Arch. f. mikrosk. Anat. 71, 1908).

Er geht bei seinen Untersuchungen von den Zuständen bei den niedrigsten Vertebraten aus und ist bestrebt, eine geschlossene phyletische Reihe der Rindenentfaltung für alle Mammalier bis herauf zum Menschen zu konstruieren. Das „primäre phyletische Säugetierstadium" sieht er (außer in dem Mangel eines Balkensystems) in der Dreischichtung der Großhirnrinde und findet dieses bei den Marsupialien *Didelphys* und *Hypsiprymnus*. Hier besteht nach Haller eine gleichmäßige Architektonik in dem dorsalen Mantelteil, die auf das Fehlen jeder lokalen physiologischen Mantelspezialisierung schließen läßt. Der ganze dorsale Mantel besteht in diesem Stadium außer der Plexiformschicht aus einer dichteren, schmäleren,

[1]) Im Original nicht gesperrt.

oberen und einer weit breiteren unteren Zellage“ . . . „Dieses Stadium war an der gemeinsamen Säugetierwurzel allen Säugetieren gemein, von ihm aus entfaltete sich dann das Weitere in den einzelnen Abteilungen genau nach denselben cerebrogenetischen Gesetzen[1]).“

Die weitere Differenzierung der dorsalen Mantelrinde in der Säugetierreihe setzt nun nach Haller bei den Mikrochiropteren ein, wo „das ursprünglich gleichmäßige Verhalten des gesamten dorsalen Mantels“, wie es bei Monotremen und Marsupialiern bestehe, mit Vesperugo pipistrellus beginnend, sich variiert, indem von der innersten Schicht der primären Urarchitektonik sich im Stirnpol und dem sogenannten inneren Feldgebiet eine weitere Schicht absondert. So kommt es nach Haller zur Bildung einer vierschichtigen Rinde und zur Sonderung zweier differenter Strukturgebiete, eines inneren und eines äußeren (außer der Pyriformisrinde) — Fig. 17, 18 und 19 des Verf.

Die nächst höhere Stufe wird sodann nach Haller bei den Nagern erreicht, wo eine Schichtenvermehrung durch Ausbildung der mittleren Rindenschichten, speziell der der kleinen Sternzellen, unserer Körnerschicht, in einem Teil der Rindenfläche sich ausbildet. (Vgl. seine Fig. 21, 23, 24 und 26.) „Erst mit diesem Stadium setzt die Sechsschichtigkeit der dorsalen Mantelrinde im allgemeinen ein“, und diese „ist von größter Bedeutung für die höheren Stadien des Großhirnmantels“ (S. 441). Haller schließt daraus, daß „Brodmanns Annahme von der Allgemeingültigkeit der Sechsschichtigkeit eine gewisse berechtigte Gültigkeit also nur für den größten Teil der Säugetiere“ habe; für die andern dagegen bestehe als Vorstadium die Drei- resp. Vierschichtigkeit, und diese „dreischichtige Urarchitektonik“ der Säugetiere würde an die Zustände bei Amphibien und Reptilien anknüpfen.

Im Gegensatz zu den Auffassungen von Cajal und Haller habe ich nun schon vor Jahren den Satz aufgestellt, daß die primitive und ursprüngliche Form der Cortexschichtung in der ganzen Säugetierreihe die Sechsschichtung ist, und daß diese Sechsschichtung bei allen Ordnungen entweder dauernd oder wenigstens vorübergehend als ontogenetisches Durchgangsstadium beim Embryo nachweisbar ist, auch in solchen Rindengebieten, wo sie später im fertigen Gehirn verschwindet.

Die Begründung für diese Auffassung habe ich einerseits in der Entwicklungsgeschichte, andererseits in vergleichend anatomischen Tatsachen gefunden. Neuere Untersuchungen haben mich, trotz des Widerspruchs von Haller, nur darin bestärkt. Ich halte nach wie vor daran fest, daß die Ausgangsform

[1]) S. 440—441 loc. cit.

der Cortextektonik für die ganze Mammalierreihe **der sechsschichtige tektogenetische Grundtypus** ist und daß sich auf diese sechsschichtige Urarchitektonik alle Variationsformen im Rindenbau zurückführen lassen. Eine Ausnahme davon machen nur gewisse „rudimentäre" Rindengebiete. Es sind dies beim Menschen einesteils die räumlich wenig umfänglichen Teile des „Rhinencephalon", welche allerdings bei makrosmatischen Tieren als Lobus pyriformis zuweilen eine ungewöhnlich mächtige Entwicklung erlangen, andernteils mehr oder weniger ausgedehnte, unmittelbar an den Balken anschließende Rindenabschnitte des Gyrus cinguli, hauptsächlich in dessen vorderer Hälfte, sowie am Splenium. Diese Gebiete zeigen, soviel ich sehe, von vornherein eine atypische Schichtungsanlage, wenigstens ist es mir an dem bisher zugänglichen Material nicht gelungen, ein sechsschichtiges ontogenetisches Durchgangsstadium an ihnen zu beobachten. (Siehe auch Seite 25!)

Im Hinblick darauf wird man zunächst zwei verschiedene Grundformen der Cortextektonik zu unterscheiden haben:

1. **homogenetische Formationen,** das sind alle jene, bei höheren Säugern den größten Teil des Hemisphärenmantels umfassenden Rindentypen, welche direkt aus dem sechsschichtigen Grundtypus sich ableiten, sei es daß sie die Sechsschichtung dauernd behalten, sei es daß diese nur vorübergehend während der Ontogenie vorkommt;

2. **heterogenetische Formationen,** d. h. solche, bei denen ein sechsschichtiges embryonales Stadium nicht nachweisbar oder noch nicht nachgewiesen ist.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, hierfür, namentlich für die Abstammung der homogenetischen Formationen des Neopalliums aus dem sechsschichtigen Grundtypus im einzelnen die Begründung zu geben. Diese ist einerseits eine entwicklungsgeschichtliche, andererseits eine vergleichend anatomische.

a) Entwicklungsgeschichtliche Begründung des sechsschichtigen Grundtypus.

Es ist eine den Anatomen längst geläufige Anschauung, daß es, um das Wesen einer morphologischen Einrichtung zu verstehen, unerläßlich ist, in erster Linie ihrer ontogenetischen

Entwicklung nachzugehen. Nach dem in den allgemeinen Grundzügen in den meisten Fachkreisen anerkannten biogenetischen Grundgesetze Haeckels stellt die Ontogenie (embryonale Entwicklung) in Kürze eine Wiederholung der im Verlauf der Phylogenie (Stammesgeschichte) von den Vorfahren sukzessive eingenommenen Entwicklungsstufen des Organismus dar. Wenn man also den genetischen Grundplan der Rindenschichtung erkennen wollte, so lag es nahe, der Entstehung dieser Schichtung an ihrem Ursprunge beim Embryo nachzugehen und die späteren Umbildungen aus den primitiven Anfängen zu verfolgen.

Diese Aufgabe war bisher für die entscheidenden Entwicklungsstufen gänzlich vernachlässigt worden, nur für die frühesten, noch größtenteils undifferenzierten Stadien des menschlichen Gehirns innerhalb der ersten Monate sind die nötigen Unterlagen durch W. His[1]) geschaffen worden. Nach dessen grundlegenden Untersuchungen ist die ursprüngliche Cortexanlage ungeschichtet (Fig. 4). Sie besteht, als Differenzierungsprodukt des primitiven embryonalen Hirnrohrs, aus einer einfachen, nicht weiter gegliederten Zellage an der Oberfläche der Hemisphärenwand, an deren äußerstem Rande lediglich ein zellfreier Saum, der sogenannte „Randschleier", sich unterscheiden läßt. Durch ungleiches Dickenwachstum, fortgesetzte Einwanderung von Neuroblasten aus der Matrix (Innenplatte von His) und durch Einwachsen von Fasermassen bereiten sich sodann innerhalb der ersten Monate jene tektonischen Umwandlungen vor, welche die definitive Schichtung der fertigen Rinde einleiten. Erst im Verlaufe des fünften Monates und von diesem ab vollzieht sich aber die Gruppierung der embryonalen Rindenzellen (Neuroblasten) zu eigentlichen Schichten, d. h. zu parallel der Oberfläche verlaufenden Verdichtungen und Auflockerungen der Zellelemente. Zunächst legen sich fast durchweg etwa im 6. Monat die V. und VI. Schicht als besondere Zellstrata an, indem jene sich als zellarmer und heller, diese als zellreicher Streif markiert. Die II., III. und IV. Schicht treten noch nicht einzeln hervor, sondern bilden eine einzige dunkle Lage dichtstehender Neuroblasten. Mit diesen Vorgängen ist die erste Grundlage für eine stratigraphische

[1]) W. His, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.

Gliederung des Cortex gegeben. Den mannigfachen Zwischenstufen nachzugehen, welche sich bis zur abgeschlossenen tektonischen Ausgestaltung der Rinde einschieben und welche für verschiedene Regionen der Hemisphärenoberfläche wieder sehr verschiedenartige sein können und sind, entspricht nicht der Aufgabe dieser Abhandlung. Hier interessiert uns nur jenes Stadium, das den gemeinsamen Grundriß der definitiven Cortexschichtung klar zutage treten läßt und so gewissermaßen den Schlüssel für den einheitlichen Bauplan der Cytoarchitektonik bei Mensch und Tier darstellt.

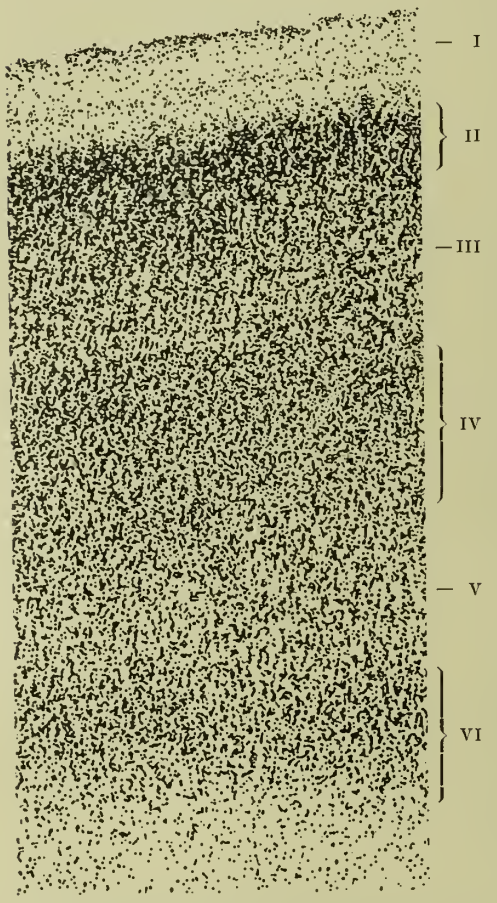


Fig. 1. Menschlicher Fetus von 6 Monaten. 66:1, 10 μ. Erste Anlage der tektogenetischen Grundschichten. Die II., IV. und VI. Schicht sind zellreicher und dunkler, die I., III. und V. Schicht heller und zellärmer.

Dieses Entwicklungsstadium entspricht beim Menschen annähernd dem 6.—8. embryonalen Monat. Die Großhirnrinde tritt um die genannte Zeit, und zwar in verschiedenen Teilen zu etwas verschiedener Zeit, in eine Phase der Sechsschichtung ein, welche über die ganze Oberfläche — ausgenommen natürlich die heterogenetischen Gebiete des Archipallium und die sog. „defekte Rinde“ Meynerts — sich ausdehnt und allenthalben, sowohl auf der freien Fläche, wie in der Tiefe der sich eben anlegenden Furchen überaus deutlich und geradezu schema-

tisch ist. Die zumeist noch undifferenzierten neuroblastenförmigen Rindenzellen gruppieren sich etagenförmig in abwechselnder Reihenfolge zu drei hellen und drei dunkleren Zellstreifen oder Schichten, den *„tektogenetischen Grundschichten"*, welche zwiebelschalenförmig übereinander gelagert sind. In Fig. 1 ist die Schichtung bei einem sechsmonatlichen menschlichen Fetus eben angedeutet, ausgesprochener ist sie in Fig. 2 vom achten fetalen Monat.

Die einzelnen Schichten sind — in Anlehnung an die Nomen-

Fig. 2. Tektogenetische Grundschichtung im 8. fetalen Monat am Übersichtsschnitt durch die Rinde des Lobus parietalis. 20 : 1, 10 μ.
Die Schichten heben sich deutlicher gegeneinander ab und kleiden Windungsoberfläche und Furchentiefe gleichermaßen aus.

klatur von Meynert, Betz, Clarke, Lewis und Hammarberg — von außen nach innen gezählt folgende (Fig. 3):

I. *Lamina zonalis* — Molekularschicht.
II. *Lamina granularis externa* — äußere Körnerschicht.
III. *Lamina pyramidalis* — Pyramidenschicht.
IV. *Lamina granularis interna* — innere Körnerschicht.
V. *Lamina ganglionaris* — Ganglienschicht.
VI. *Lamina multiformis* — Spindelzellenschicht.

Diese sechsschichtige Phase währt an verschiedenen Stellen der Hemisphärenoberfläche nicht gleich lange, setzt auch nicht überall genau zu gleicher Zeit ein. Manche Gebiete haben eine sehr beschleunigte Entwicklung und eilen der übrigen Rinde nicht unbeträchtlich voraus[1]), andere dagegen entwickeln sich lang-

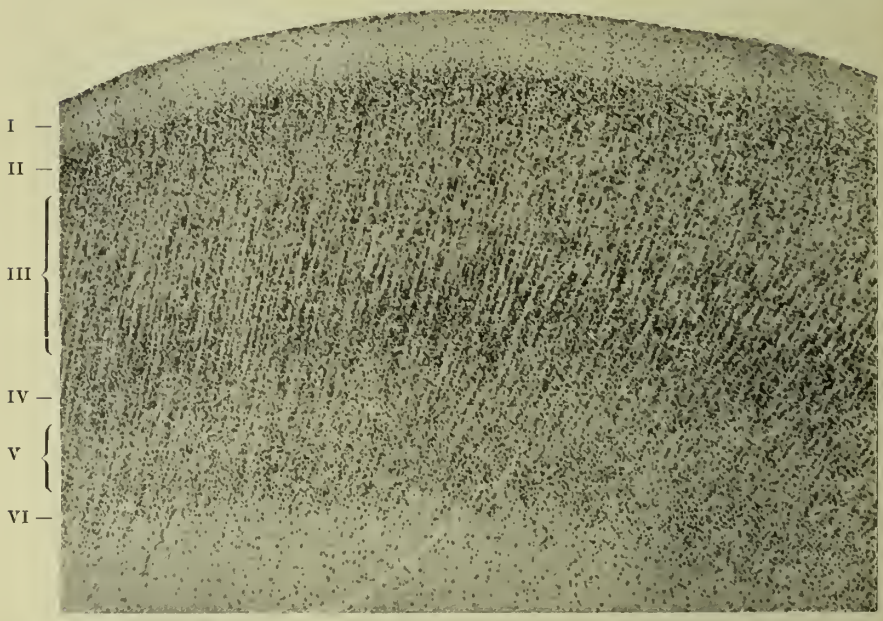


Fig. 3. Dasselbe wie Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. 46 : 1, 10 μ.
Die Radienstellung der Zellen als Ausdruck der späteren Markstrahlen ist bereits gut angelegt.

samer und treten erst später aus dem primitiveren Vorstadium in die typische Sechsschichtung ein. Der Prozeß der tektonischen Umgestaltung kann sich dabei stellenweise derart beschleunigen und abkürzen, daß das sechsschichtige Durchgangsstadium zeitlich sehr zusammengedrängt wird und daher nur ganz vorübergehend und schwer nachweisbar ist; es handelt

[1]) Für die Fibrillogenie des Cortex ist dies neuerdings ebenfalls einwandfrei bewiesen. (Vgl. Brodmann, Bemerkungen über die Fibrillogenie und ihre Beziehungen zur Myelogenie. Neurol. Zentralbl. 1907. Nr. 8.)

sich hierbei um eine *„ontogenetische Akzeleration"* der phylogenetischen Rekapitulation im Sinne Haeckels, und es wäre die Frage aufzuwerfen, ob nicht auch manche der sogenannten heterogenetischen Rindenbezirke eine solche abgekürzte Entwicklung besitzen, infolge deren das tektogenetische Durchgangsstadium sich unserem Nachweise nur entzieht, obwohl es als äußerst zusammengedrängter Vorgang tatsächlich vorhanden ist. Faßt man die Sache so auf, daß unter dem Einflusse der ontogenetischen Akzeleration Teile eines Organes in der Ontogenie gewissermaßen unterschlagen werden und verloren gehen, dann liegt ein Prozeß vor, den man als *„defektive Homologie"* im Sinne Gegenbauers deuten kann.

Wie dem auch sei, jedenfalls steht so viel fest, daß die gesamte homogenetische Rindenfläche in allen ihren Modifikationen, also in der Hauptsache das ganze Neopallium und beim Menschen demnach der weit überwiegende Teil der gesamten Großhirnrinde, den sechsschichtigen Grundtypus unverkennbar durchmacht und erst durch sekundäre Umbildung aus ihm hervorgeht. Dies sind gerade auch jene Formationen, welche im ausgewachsenen Gehirn eine Sechsschichtung nicht mehr erkennen lassen und zwar sowohl die Rindentypen mit vermehrter wie diejenigen mit verminderter Schichtenzahl.

Wie vollzieht sich nun dieser Umwandlungsprozeß? Schon zu einer Zeit, wo die Rindenplatte im übrigen noch völlig undifferenziert ist, beobachtet man, wie W. His eingehend dargelegt hat, gewisse örtliche Verschiedenheiten namentlich in der Rindenbreite. Das Dickenwachstum der ganzen Hemisphärenwand und mit ihr der äußeren „Randschicht" oder Rindenplatte, erfolgt an verschiedenen Teilen ungleichzeitig, am frühesten in den basalen, an den Streifenhügel anstoßenden Strecken, am langsamsten an der medialen Fläche. Daher erscheint die Hemisphärenwand von der Basis zur Decke und von da nach dem Grunde der Medianfurche stetig verjüngt, und in gleichem Sinne erfolgt die Entwicklung der eigentlichen Rindenschicht (Fig. 4). Zu diesen regionären Dickenunterschieden kommen dann bald auch, bereits im Anfang des 5. Monats, Differenzen in der Zelldichtigkeit: frontale Teile sind durchschnittlich zellärmer, occipitale zellreicher. Darin prägen sich die ersten örtlichen Differen-

zierungen aus, welche jedoch von der späteren Rindengestaltung noch wenig Kunde geben.

Erst etwa vom Beginne des 7. Monats ab beginnen jene wesentlichen örtlichen Umgestaltungen in der Urtektonik,

Fig. 4. Menschlicher Embryo von 3 Monaten. Frontalschnitt durch das Vorderhirn am vordersten Ende des III. Ventrikels. Die Hemisphärenwand setzt sich aus 3 Lagen zusammen: der Innenplatte, der Zwischenschicht und der Rindenplatte; die letztere besteht aus einer einheitlichen dichten Zellage, welche auf der Medialfläche am schmälsten ist. (Aus W. His, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns. S. 85. Fig. 56.)

d. h. in der Sechsschichtung, welche die definitiven Strukturbildungen einleiten. In der Hauptsache sind es zwei prinzipiell verschiedene Vorgänge, welche daran teilhaben und an vielen Stellen der Rindenoberfläche sowohl beim Menschen wie beim Tier mit linear scharfer Grenze sich vollziehen, nämlich:

erstens Zurückbildung resp. Auflösung gewisser Schichten, welche zur *Schichtenverminderung* führt,

zweitens einseitiges Wachstum einzelner Schichten, das eine Teilung resp. Spaltung von Grundschichten im Gefolge

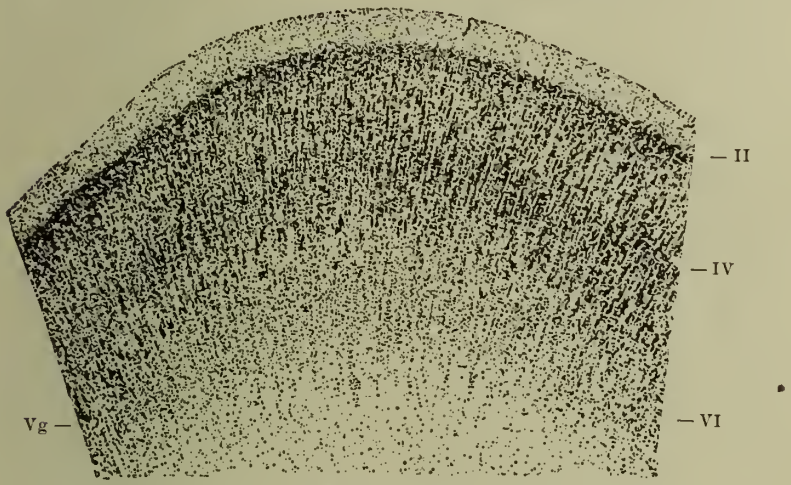


Fig. 5. Menschlicher Fetus im 8. Monat. *Riesenpyramidentypus.* Vergr. 40 : 1, Schnittdicke 5 μ.
Die tektogenetische Sechsschichtung als embryonales Durchgangsstadium gut entwickelt. Lamina granularis externa und interna (II. u. IV. Schicht) deutlich ausgebildet. Die Riesenpyramiden innerhalb der zellarmen und hellen Lamina ganglionaris (Vg) in der ersten Entwicklung begriffen. Rinde und Mark scharf geschieden.

hat und so eine *Schichtenvermehrung* und die Anlage von Unterschichten bedingt.

Wir wollen hier nur diese beiden Hauptformen ontogenetischer Differenzierung an zwei Beispielen kurz erläutern, da alle weiteren Abwandlungen der Tektonik unten im Zusammenhang besprochen werden sollen.

1. Das wichtigste und biologisch interessanteste Beispiel einer Schichtenrückbildung und damit Schichtenverminderung stellen die sogenannten *agranulären Rindentypen* dar, d. h. jene Typen, welche im ausgewachsenen Gehirn keine „innere Körner-

schicht“ (IV) mehr besitzen. Dazu gehört vor allem der Riesenpyramidentypus, also die sogenannte „motorische Rinde“ der Autoren, welche im Gyrus centralis anterior liegt (Feld 4 unserer Hirnkarten). Sie besitzt in ihrer Jugendform und zwar noch zu einer Zeit, wo die Zentralfurche bereits angelegt ist, eine ausgesprochene Lamina granularis interna (innere Körnerschicht), d. h. die typische Sechsschichtung, wie die übrige Rindenfläche, während jene beim erwachsenen Menschen gänzlich fehlt.

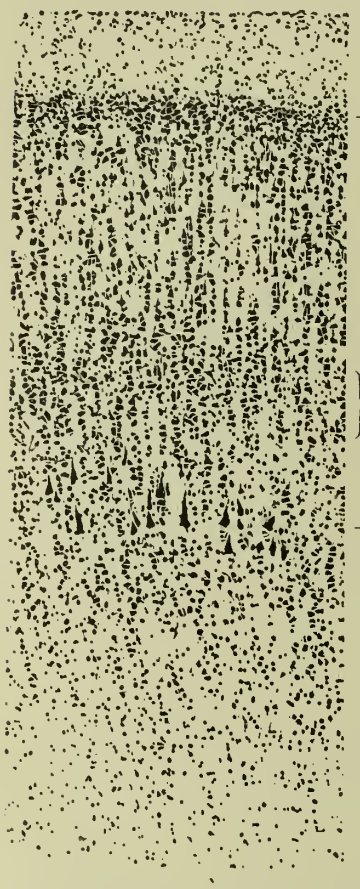


Fig. 6. Dasselbe wie in Fig. 5 bei einer Vergrößerung von 66 : 1.
Die Auflockerung der Lamina granularis interna (IV) und die Entwicklung der Riesenpyramiden in der Lamina ganglionaris (V) tritt deutlicher hervor.

In **Fig. 5** und **6** ist das entsprechende embryonale Stadium dargestellt. Von dem gewöhnlichen Grundtypus (Fig. 3) unterscheidet es sich einerseits dadurch, daß die innere Körnerschicht doch bereits weniger dicht ist, also aufgelockerter und zellärmer erscheint, andrerseits dadurch, daß in der V. Schicht die Ausbildung der spezifischen großzelligen Elemente beginnt, welche im weiteren Verlaufe zu den Betzschen Riesenzellen werden. Auch ist der Zellreichtum im ganzen wohl etwas geringer als in dem Schnitte der Fig. 3 aus dem Parietallappen; ferner beginnt die innerste oder VI. Schicht sich deutlich zu verbreitern und aufzulockern, so daß die Grenze gegen das Mark mehr verwischt wird. Es sind also hier in den Anfängen bereits jene Merkmale, namentlich die Auflösung der inneren Körnerschicht und die Ausbildung der Betzschen Zellen, in der Ausbildung begriffen, welche den fertigen Riesenpyramidentypus des ausgewachsenen Gehirns kennzeichnen.

Fig. 7 stellt diesen dar. Hier fehlt eine IV. Schicht gänzlich; die in Fig. 6 nur eben angedeuteten embryonalen Riesenzellen haben eine mächtige Entwicklung

erlangt und beherrschen, in „Nestern“ zusammenliegend, das Strukturbild des ganzen Rindenquerschnittes (**Fig. 43**); die III., V. und VI. Schicht fließen zusammen. Dadurch und durch das Fehlen einer inneren Körnerschicht erscheint

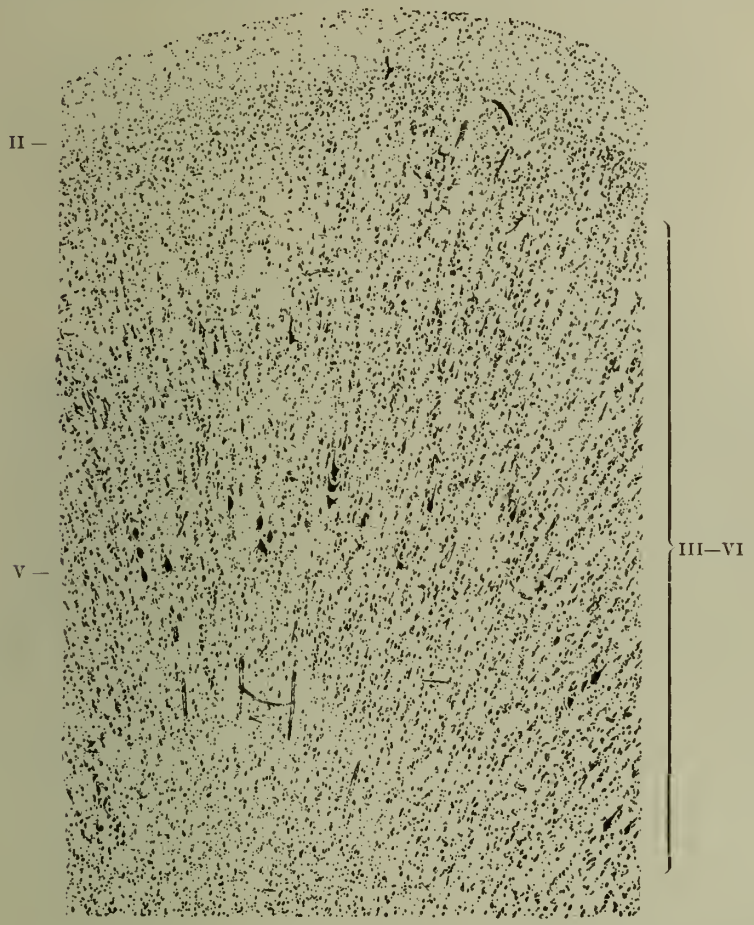


Fig. 7. Dasselbe wie Fig. 5 u. 6 vom erwachsenen Menschen. (Kuppe des Gyr. centr. ant.) 25 : 1, 10 μ.
Die Lamina granularis interna ist völlig zurückgebildet, es fehlt daher fast jede Schichtung des Rindenquerschnittes. — Die Betzschen Riesenzellen liegen in Nestern „kumulär“ angeordnet (Text Seite 102 ff.). Rinde und Mark haben eine fließende Grenze. (Vgl. Fig. 58 von der Tiefe der Zentralfurche.)

die Rinde so gut wie gänzlich ungeschichtet, nur die II. Schicht hebt sich, worauf besonders aufmerksam gemacht sei, wie im embryonalen Stadium durch ihren Reichtum an kleinen Zellformen etwas deutlicher ab. Die weitgehende Rückbildung der ontogenetischen Grundschichten und die Entwicklung einer

spezifischen Riesenzellenschicht charakterisieren diesen Typus und lassen ihn nicht nur beim Menschen, sondern auch bei den meisten übrigen Säugern auf den ersten Blick von den anderen Formationen, namentlich von der Nachbarrinde des Gyrus centralis posterior, unterscheiden.

2. Als prägnantestes Beispiel der im Laufe der Embryonalentwicklung sich vollziehenden Schichtenvermehrung kann der Calcarinatypus oder die sogenannte „Sehrinde" der Autoren gelten. Er ist im wesentlichen gekennzeichnet durch eine Drei-

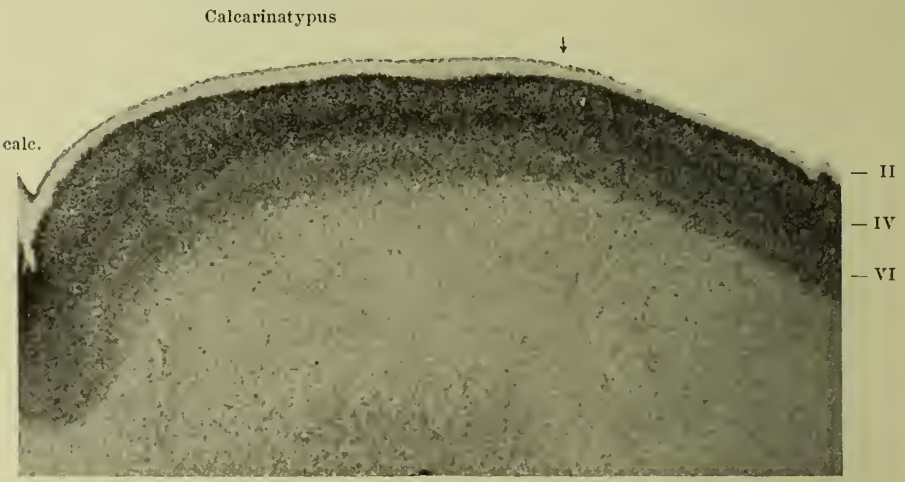


Fig. 8. Menschlicher Fetus vom 6. fetalen Monat. Übersichtsschnitt durch den Cuneus an der Übergangsstelle des Calcarinatypus. 15 : 1, 10 μ.
Der sechsschichtige Grundtypus besteht in der ganzen Rindenfläche auch in der Umgebung der Fissura calcarina (calc.). Die Übergangsstelle des spätcren Calcarinatypus (↓) markiert sich lediglich in einer Verdichtung und Verbreiterung der IV. Schicht. Die darunter gelegene Ganglienschicht hellt sich bei ↓ auf.

teilung der inneren Körnerschicht und besitzt so statt der sechs Schichten des Grundtypus acht Schichten. Seine Ableitung aus dem Urtypus ergibt sich aus den Fig. 8—12.

Fig. 8 entspricht einem Schnitt durch die Gegend der Fissura calcarina aus dem sechsten fetalen Monat. Es besteht die typische embryonale Sechsschichtung auch in unmittelbarer Umgebung der Furche, wo später der schichtenreichere Bau vorkommt; es fällt hier lediglich eine gewisse Verdichtung der IV. Schicht auf. Vergleicht man damit einen Schnitt der gleichen Gegend vom Anfang des achten Monats, so ergibt sich eine prinzipielle Veränderung der Gesamtstruktur.

Fig. 10 und **11** zeigen diesen tektonischen Umbildungsvorgang in voller Entwicklung. Die innere Körnerschicht (IV) spaltet sich in zwei zellreiche

dunkle Lagen, eine Sublamina granularis interna superficialis (IVa) und eine Sublamina granularis interna profunda (IVc), während sich dazwischen ein zellarmer heller Streif, die Sublamina granularis interna intermedia sc. Stria Gennari (IVb), ausbreitet.

Das fertige Produkt dieser Umwandlung demonstriert **Fig. 12** aus dem Occipitallappen eines erwachsenen Gehirns. In den Grundzügen ist es die nämliche Schichtung, welche bereits im Embryo sich differenziert hat, nur daß einzelne Schichten noch eine spezifischere Ausprägung erhalten haben. Die II. Schicht ist fast völlig mit der III. verschmolzen, worin wir eine Art Rückbildung von Grundschichten zu erblicken

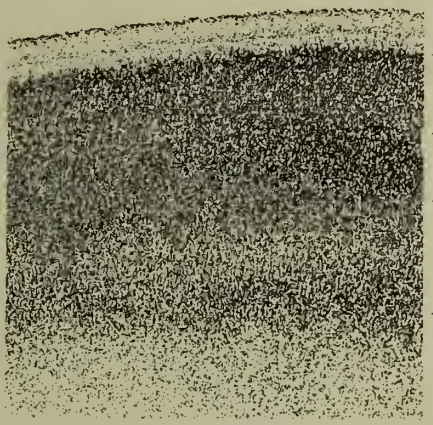


Fig. 9. Menschliche Calcarinarinde vom 6. fetalen Monat bei stärkerer Vergrößerung. 46 : 1, 10 μ.
Die innere Körnerschicht (IV) ist noch einfach und ungespalten, aber stärker ausgebildet und zellreicher als in der Nachbarrinde. (Ausschnitt aus Fig. 8.)

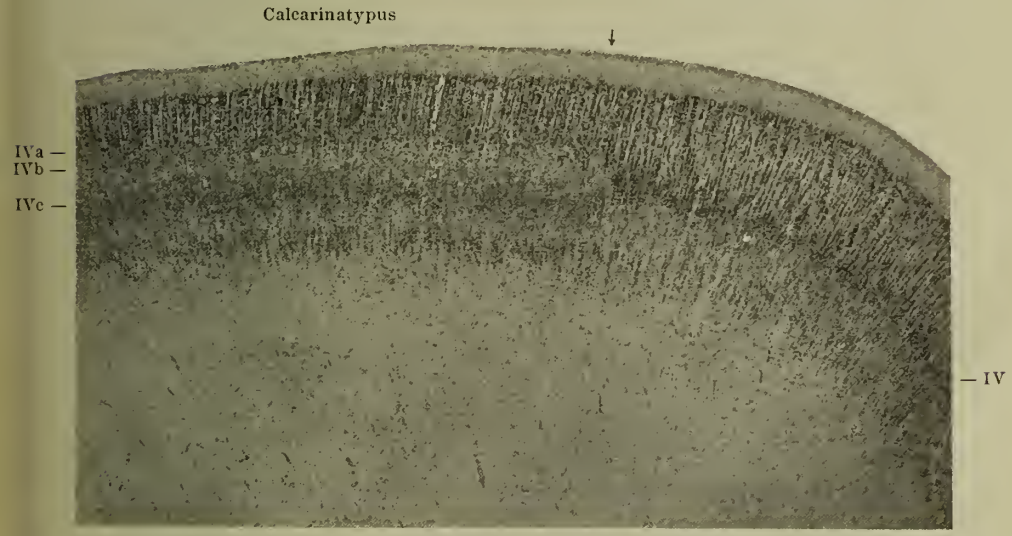


Fig. 10. Dasselbe wie in Fig. 8 vom Anfang des 8. fetalen Monats. 22 : 1, 10 μ.

haben. Dafür hat sich die VI. Schicht deutlicher im Sinne der obigen Ausführungen in zwei Unterschichten, VIa und VIb, differenziert.

Es gehen also gerade in diesem Falle wie so häufig zwei gegensätzliche ontogenetische Prozesse nebeneinander her: auf der einen Seite eine Schichtenver-

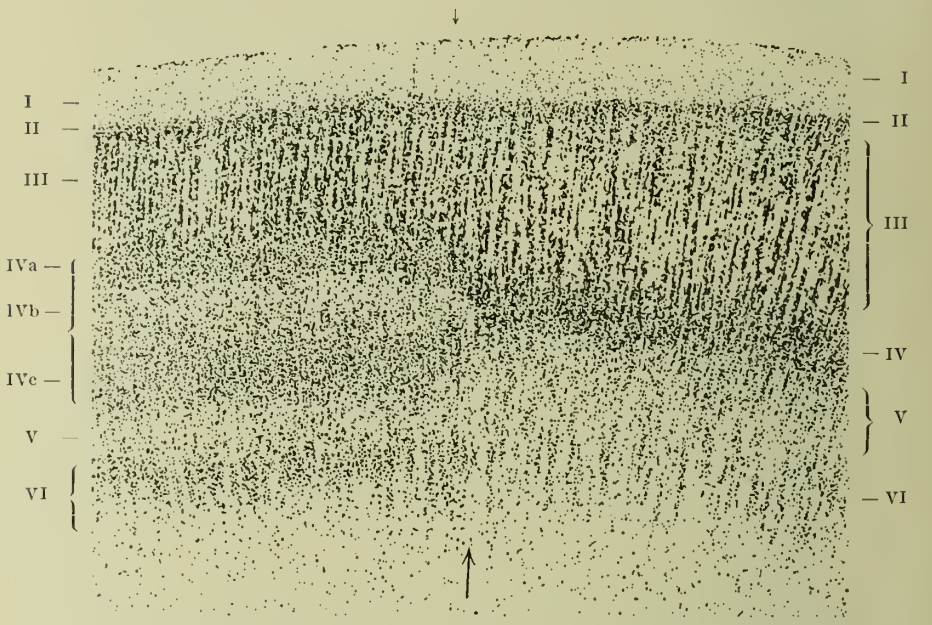


Fig. 11. Menschlicher Fetus von 8 Monaten. Querschnitt durch die Rinde der Fissura calcarina (wie Fig. 8 u. 10). Die Übergangsstelle ↓ stärker vergrößert. 46 : 1, 10 μ.

Rechts sechsschichtiger Grundtypus, links Calcarinatypus, bei ↓ linear scharfer Übergang der beiden Strukturtypen mit Schichtenvermehrung. Die Schichtungsumwandlung im Calcarinatypus zeigt sich von außen nach innen in

1. starker Verschmälerung der III. Schicht,
2. Spaltung der inneren Körnerschicht in 3 Unterschichten IVa, IVb und IVc,
3. Verschmälerung der V. Schicht,
4. Verdichtung der VI. Schicht.

Die Schichten in Fig. 10, 11 und 12 sind:

I. *Lamina zonalis,*
II. *Lamina granularis externa,*
III. *Lamina pyramidalis,*
IV. *Lamina granularis interna,*
IVa. *Sublamina granularis interna superficialis,*
IVb. *Sublamina granularis intermedia (Stria Gennari sive Vicq d'Azyri),*
IVc. *Sublamina granularis interna profunda,*
V. *Lamina ganglionaris,*
VI. *Lamina multiformis,*
VIa. *Sublamina triangularis,*
VIb. *Sublamina fusiformis.*

mehrung durch Abspaltung von Unterschichten aus einer Grundschicht, auf der andern Seite eine Schichtenverminderung durch Verschmelzung von Grundschichten.

Weitere Beispiele tektonischer Umgestaltung des embryonalen Schichtungstypus anzuführen, erübrigt sich, da hier nur das

Prinzip der Ableitung sekundärer Bildungen aus einer gemeinsamen Ausgangsform erläutert werden soll.

Dagegen ist es von grundsätzlicher Bedeutung, daß auch bei niederen Tieren die nämlichen differenzierenden Prinzipien in der Ontogenie wirksam sind, wie beim Menschen. Einige Beispiele vom Raubtier und Beuteltier mögen dies zeigen.

Fig. 13 ist das Photogramm eines Rindenschnittes von einer fetalen Katze. Die Ähnlichkeit der Schichtenbildung mit der in Fig. 1 und 9 vom Menschen dargestellten kann kaum bestritten werden. Die Verdichtungs-

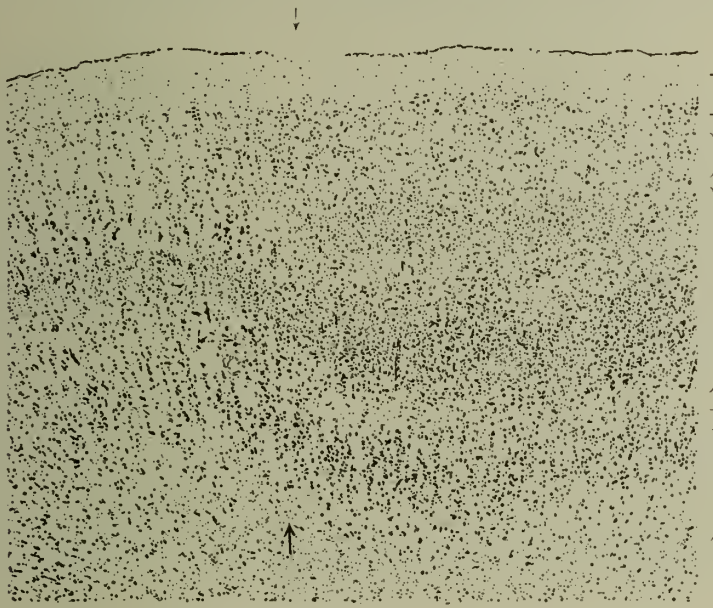


Fig. 12. Erwachsener Mensch. 25 : 1, 10 μ.
Übergangsstelle des Calcarinatypus (↓) wie in Fig. 11. Die Schichten sind die gleichen: rechts die achtschichtige Rinde der Area striata (Feld 17 unserer Hirnkarten), links der sechsschichtige Occipitaltypus der Area occipitalis (Feld 18).

zone der inneren Körnerschicht (IV) hebt sich ganz deutlich ab, ebenso diejenige der II. und VI. Schicht. Der III. und V. Schicht entsprechend besteht dagegen eine deutliche Aufhellung. Mit anderen Worten, es ist eine ausgesprochene Sechsschichtung vorhanden wie beim menschlichen Fetus.

Die Umgestaltung dieser Sechsschichtung in einem späteren Stadium sieht man an der folgenden Figur.

Fig. 14. Frontaler Hemisphärendurchschnitt durch die Gegend des Sulcus cruciatus von einer 14tägigen Katze. Er veranschaulicht das Verschwinden der inneren Körnerschicht in den agranulären Formationen, speziell im Riesenpyramidentypus. In den übrigen Teilen des Schnittes ist der sechs-

schichtige Grundtypus überaus deutlich und viel schematischer als beim erwachsenen Tier. Im Riesenpyramidentypus um den S. cruciatus fällt an Stelle der inneren Körnerschicht die geschlossene Lage der Riesenpyramiden auf (V).

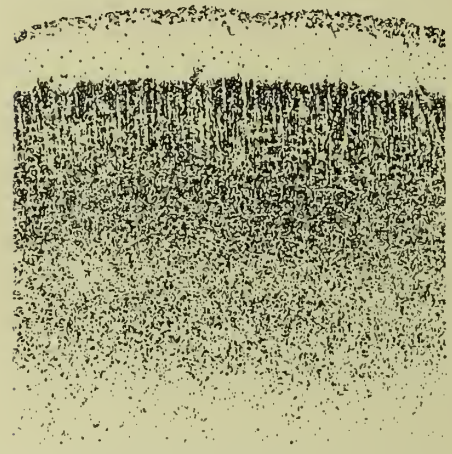


Fig. 13. Embryonale Katze. 66 : 1, 10 μ.
Sechsschichtiges tektogenetisches Durchgangsstadium wie beim menschlichen Fetus in Fig. 9.

In **Fig. 15**, einem Querschnitt durch die Occipitalrinde vom fetalen Känguruh (Onychogale frenata) — ist das gleiche Entwicklungsstadium des Calcarinatypus abgebildet, wie in Fig. 10 und 11 vom Menschen. Es ist der nämliche Vorgang der Spaltung der inneren Körnerschicht (IV) in drei Unterschichten IVa, IVb und IVc, nur daß letztere dem ungeübten Auge weniger deutlich hervortreten; namentlich die Lamina intermedia (IVb) zeigt nicht die starke Aufhellung wie beim Menschen. Die äußere Körnerschicht (II) dagegen besitzt einen ausgesprochen embryonalen Verdichtungscharakter. Man vergleiche damit das entsprechende Photogramm von einem erwachsenen Känguruh (Fig. 22).

Wir haben damit die Entstehung jener Formationen kennen gelernt, welche aus dem sechsschichtigen Grundtypus ontogenetisch unmittelbar hervorgehen.

b) Vergleichende anatomische Begründung des sechsschichtigen Grundtypus.

Neben der Keimesgeschichte ist es in erster Reihe die vergleichende Anatomie, welche uns mit ihrem reichen und vielseitigen Material Einblicke in den natürlichen Organisationsplan eines Organes gewährt. Indem sie von den niedrigsten Organisationsformen in der Tierreihe ausgeht, führt sie, gleich der Embryologie, nur von einem anderen Ausgangspunkte her, ebenfalls an den Ursprung morphologischer Differenzierung und enthüllt uns so gewissermaßen im Entwurfe den von der Natur aufgestellten Bauplan.

Über diese Grund- oder Urform der strukturellen Differenzierung der Großhirnrinde in der Säugetierreihe bestehen nun aber, wie wir gesehen haben, recht divergierende Anschauungen.

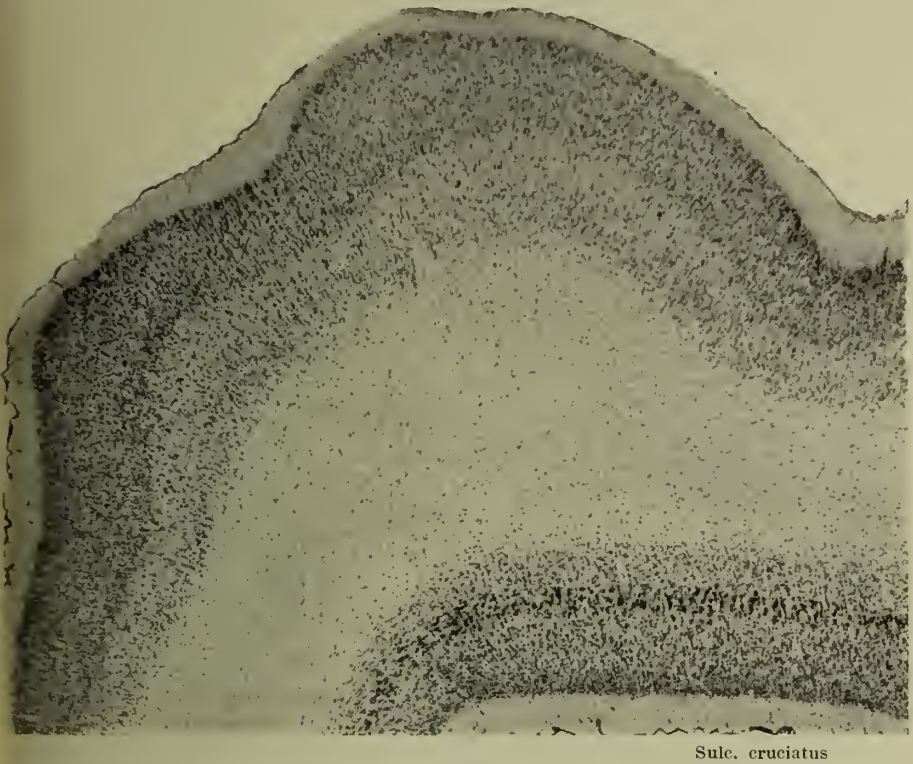


Fig. 14. Neugeborene Katze (14 Tage alt). Frontalschnitt durch die Gegend des Sulcus cruciatus. 46 : 1, 10 μ.

Regionäre Modifikationen des tektogenetischen Grundtypus. Im Gyrus marginalis die Sechsschichtung I—VI wie beim Menschen. Um den Sulcus cruciatus mächtige Entwicklung der Riesenpyramidenschicht (V) und Rückbildung der inneren Körnerschicht wie in Fig. 7 vom Menschen. Die II. Schicht hebt sich allenthalben gut von der III. Schicht ab. (Siehe auch Fig. 80 im II. Abschnitt.)

Haller leitet die höheren Stadien der Rindenentfaltung, welche er mit mir gleichfalls als sechsschichtig auffaßt, aus einer *dreischichtigen Urarchitektonik* niederer Säugetiere ab. Er findet dieses primitive Entwicklungsstadium bei Marsupialiern und teilweise auch bei Chiropteren noch deutlich ausgeprägt und meint daher, wir könnten „in Anbetracht des Balkenmangels auch

ohne weiteres annehmen, daß diese drei-, mit der weißen Substanz vierschichtige Großhirnrinde sich auch bei den Monotremen vorfindet und die für die Säugetiere primärste Großhirnrindenarchitektur ist".

Cajal dagegen macht einen prinzipiellen Unterschied zwischen „niederen" furchenlosen Tieren einerseits (von den Rodentiern abwärts), denen er infolge Fehlens der inneren Körnerschicht

Fig. 15. Fetales Känguruh (*Onychogale frenata*). 25 : 1, 10 μ.
Übergang des achtschichtigen Calcarinatypus in den sechsschichtigen Grundtypus. Links von ↓ spaltet sich die Lamina granularis interna (IV) des Grundtypus. Im Prinzip ist es der gleiche Vorgang wie in Fig. 10 u. 11 vom fetalen Menschen. Man beachte auch die starke Ausbildung der Lamina granularis externa (II).

eine *Vier- resp. Fünfschichtung* zuschreibt, und den „höheren" gefurchten Gehirnen andrerseits, welche, analog dem Menschen, eine 6—9schichtige Rinde besitzen sollen[1]).

Meine eigene Auffassung geht dahin, daß allen Säugern ein gemeinsamer Urtypus der zellulären Cortex-

[1]) Auf die eigentümliche Gegenüberstellung der (höheren) gyrencephalen Säuger und der (niederen) lissencephalen Säuger gehe ich nicht ein. Es muß als bekannt vorausgesetzt werden, daß die Ausbildung resp. das Fehlen der Großhirnfurchen von der höheren oder niederen Rangordnung

tektonik, eben die *Sechsschichtung,* zukommt und daß es sich, wo diese fehlt, nur um sekundäre Umgestaltungen der Ausgangsform handelt.

Sie wird durch neuere Untersuchungen an niederen Tierformen und zwar insbesondere solchen, bei denen Cajal und

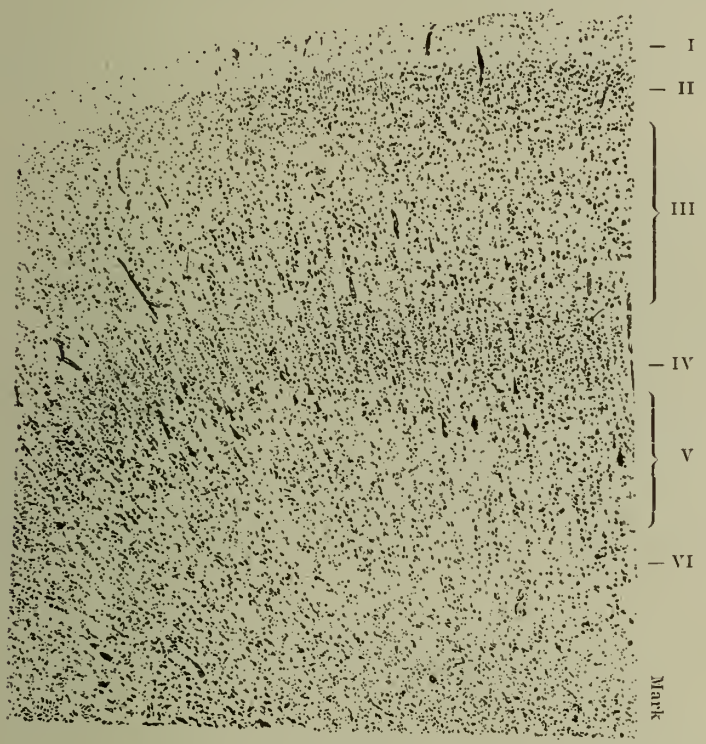


Fig. 16. Erwachsener Mensch. 25 : 1, 10 μ.
Typus praeparietalis (Feld 5 der Hirnkarten) als Beispiel einer sechsschichtigen homogenetischen Rindenformation. Die IV. Grundschicht stark ausgebildet, in der V. Grundschicht mächtige Ganglienzellen ähnlich den Betzschen Riesenpyramiden (vgl. Fig. 7).

Haller eine abweichende, vereinfachte Schichtungstektonik annehmen, gestützt. Daß von den Beuteltieren Macropus eine sechsschichtige Rinde besitzt, habe ich schon in der V. meiner

eines Tieres im zoologischen System unabhängig ist; gibt es doch unter den Primaten, also der höchsten Säugetierordnung, eine lissencephale Gruppe (die Krallenaffen), während andrerseits die niedrigste Säugetierordnung in Echidna einen ausgesprochen gyrencephalen Vertreter besitzt.

Mitteilungen zur histologischen Rindenlokalisation gezeigt, indem ich dort das Vorhandensein des aus dem Grundtypus hervorgegangenen Calcarinatypus nachweisen konnte.

Das **Material**, auf das sich meine Untersuchungen stützen, ist im Laufe der Jahre ein recht umfangreiches geworden. Ich besitze jetzt aus allen Ordnungen der Mammalierklasse — ausgenommen die Cetaceen — von einer oder mehreren Arten einen Vertreter. Meist handelt es sich um lückenlose Schnittserien durch ganze Hemisphären, teilweise auch, namentlich bei größeren Tieren, um mehr oder weniger umfangreiche Ausschnitte aus Hemisphären. Außer den Gehirnen erwachsener Exemplare standen mir

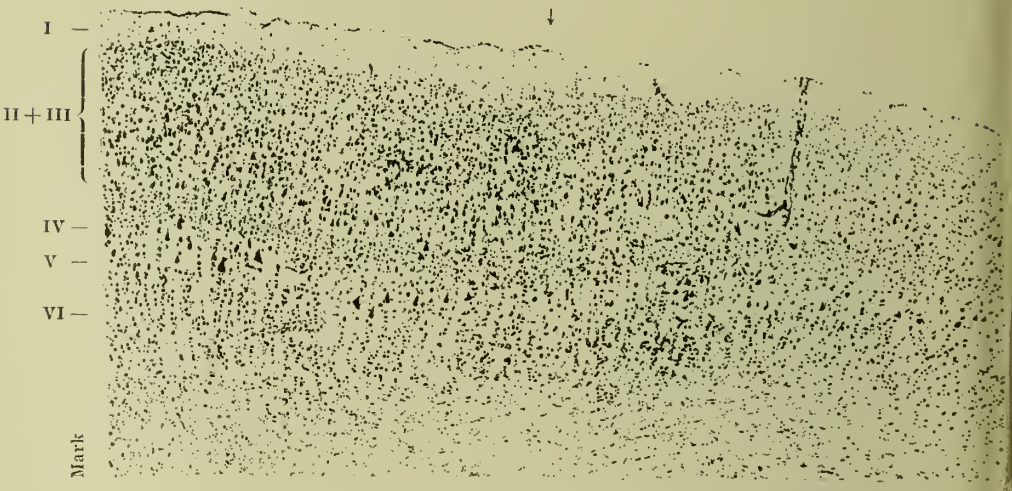


Fig. 17. Dasselbe wie Fig. 16 vom Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*). 25 : 1, 10 μ. Der homologe Typus praeparietalis (links vom ↓). Allmählicher Übergang in den Typus parietalis (rechts vom ↓).

mehrfach auch fetale und jugendliche Stadien zur Verfügung. Die technische Verarbeitung des Materials war überall die gleiche, wie früher beschrieben: Formolfixierung, Paraffineinbettung, Zellfärbung mit Anilinfarben (vereinfachte Nißlmethode).

Nach Ordnungen zusammengestellt besitze ich Rindenpräparate von folgenden Arten bzw. Gattungen.

I. Primates: *Homo, Simia satyrus, Anthropopithecus troglodytes, Semnopithecus leucoprymnus, Cercocebus fuliginosus, Cercopithecus mona, Macacus rhesus, Cynocephalus mormon, Ateles ater, Lagothrix lagothrica, Cebus capucinus, Pithecia satanas, Saimiris sciurea, Hapale jacchus, Hapale penicillata, Hapale ursula.*

II. Prosimiae: *Propithecus coronatus, Indris brevicaudatus, Lemur macaco, Microcebus minimus, Pterodicticus potto, Nycticebus tardigradus.*

III. Chiroptera: *Pteropus edwardsi, Versperugo pipistrellus.*

IV. Insectivora: *Erinaceus europaeus, Talpa europaea, Centetes ecaudatus.*

V. Carnivora: *Ursus syriacus, Cercoleptes caudivolvulus, Mustela foina, Canis lupus, Canis familiaris, Canis vulpes, Herpestes griseus, Paradoxurus hermaphrodytus, Felis leo, Felis tigris, Felis domestica.*

VI. Pinnipedia: *Phoca vitulina.*

VII. Rodentia: *Sciurus indicus, Mus musculus, Mus rattus, Lepus cuniculus.*

VIII. Ungulata: *Hyrax capensis, Elephas africanus, Sus scropha, Dicotyles torquatus, Tragulus minima, Capra hircus.*

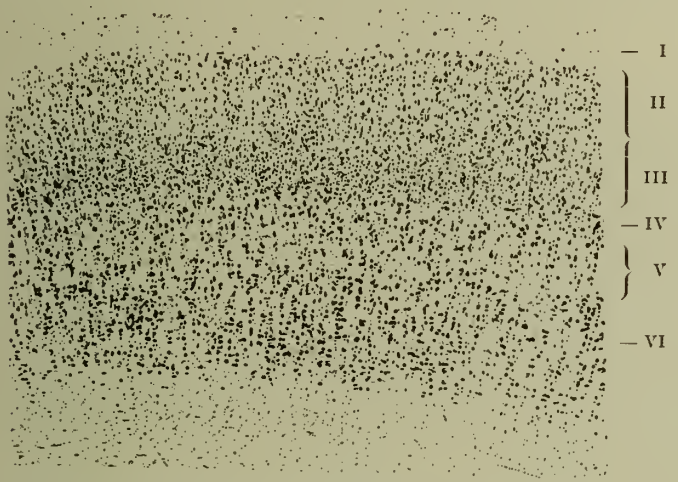


Fig. 18. Erwachsenes Kaninchen (*Lepus cuniculus*). 25 : 1, 10 μ.
Sechsschichtiger Elementartypus in der Parietalrinde. IV deutlich ausgeprägt, VI sehr breit, II und III verschmolzen.

IX. Edentata: *Bradypus tridactylus.*

X. Marsupialia: *Phalangista vulpina, Macropus dorsalis, Onychogale frenata, Didelphys marsupialis.*

XI. Monotremata: *Echidna aculeata.*

Inzwischen war mir Gelegenheit geboten, noch andere Gattungen von Marsupialiern, darunter besonders auch *Didelphys*, näher zu studieren und ich konnte feststellen, daß sie alle, in voller Übereinstimmung mit höheren Säugern, eine typische Sechsschichtung besitzen. Bei Didelphys ist allerdings der Ausbreitungsbezirk der sechsschichtigen Rinde relativ klein im Gegensatz zu den Makropiden (M. rufus, M. dorsalis und Onychogale), wo er ein sehr umfangreiches Gebiet bedeckt, aber er

ist unzweifelhaft vorhanden. Ebenso konnte ich die Sechsschichtung der Großhirnrinde, allerdings in wesentlich modifizierter Form, bei einem Monotremen, *Echidna aculeata,* von dem mir neuerdings ein Gehirn zugänglich war, feststellen. Rindenphotogramme von Didelphys und Echidna, welche dies demonstrieren könnten, stehen mir leider nicht zur Verfügung. Dagegen zeigen die Figuren 16, 17, 18 und 19 neben einem Querschnitte der menschlichen Hirnrinde den sechsschichtigen Rindentypus von einer Reihe anderer Mammalier, nämlich von einem Karnivoren, einem Rodentier und einem Makropiden. (Chiropteren siehe Fig. 77.)

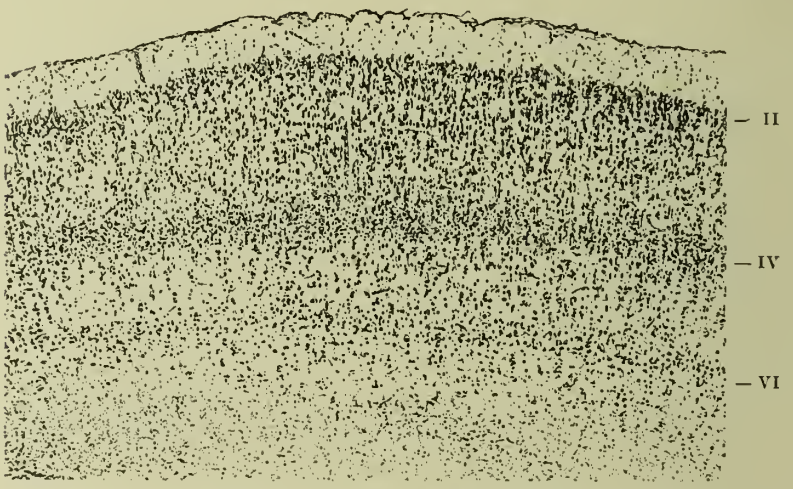


Fig. 19. Erwachsenes Känguruh (*Macropus dorsalis*). 25 : 1, 10 μ.
Typische Sechsschichtung wie in Fig. 16—18. Die Lamina granularis interna tritt noch deutlicher hervor wie beim Menschen. Auch die Lamina granularis externa (II) ist deutlich angelegt. VI sehr schmal.

Alle homologen Schichten sind homonym bezeichnet und ergeben sich aus den Abbildungen von selbst. Die Übereinstimmung im Grundriß ist bei allen Tieren eine augenfällige und eine so weitgehende, daß es bei dieser schwachen Vergrößerung schwer halten würde, sichere Unterscheidungsmerkmale anzugeben. An dem Vorhandensein einer inneren Körnerschicht (IV) dürfte wohl kaum ein Zweifel bestehen, ja es will scheinen, als ob diese Schicht bei den niederen Formen (Macropus) eher noch deutlicher ausgeprägt sei, als in dem vorliegenden Typus des Menschen.

Man beachte besonders auch die verschwindende und ganz unwesentliche Differenz in der Rindenbreite der vorliegenden Typen bei diesen so verschiedenartigen Ordnungen.

Der gleiche sechsschichtige Cortexbau besteht nun, wie ich Cajal gegenüber ganz besonders hervorheben möchte, auch bei anderen furchenlosen Tieren, so den Insektenfressern, kleinen Nagern usw. Damit ist aber die Reihe von den höchsten bis zu den niedrigsten Säugern geschlossen, da jetzt von allen Ordnungen, einschließlich der Monotremen (außer den Cetaceen), Belege aus einer der mehreren Familien für die oben entwickelte Anschauung vorliegen.

Gerade jene niederen Formen, denen Cajal und Haller einen einfacheren, schichtenärmeren Cortexbau zuschreiben, besitzen zweifellos den auch den höchsten Mammaliern eigentümlichen sechsschichtigen Grundplan. Wo Modifikationen im Rindenbau vorkommen, lassen sie sich auf jenen zurückführen. Bei den Nagern ist die Sechsschichtung sehr typisch ausgesprochen und nimmt sogar einen großen Teil der neopallialen Rinde ein, wie wir im II. Kapitel bei der Abgrenzung der Strukturfelder sehen werden. Cajals Satz, daß die Nager und übrigen lissencephalen Säuger einen anatomisch vereinfachten Rindenbau besitzen, der sich in Verringerung der Schichtenzahl äußere, kann daher nicht als richtig anerkannt werden. Ebenso ist Hallers Annahme einer dreischichtigen Urarchitektonik als irrtümlich zurückzuweisen.

Man darf nur nicht vergessen — was wir bei der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung kennen gelernt haben — daß auch beim Menschen weite Rindengebiete mit stark zurückgebildeter, verminderter Schichtenzahl, speziell fehlender innerer Körnerschicht vorkommen und daß diese gleichwohl, keimesgeschichtlich betrachtet, dem homogenetischen sechsschichtigen Grundtypus angehören, da sie sich unmittelbar aus ihm, wenn auch nur in einem rasch vergänglichen Durchgangsstadium ableiten. Die definitiv verringerte Schichtung stellt demnach nicht einen primitiven oder phylogenetisch älteren Zustand dar, sondern repräsentiert, als Produkt einer sekundären ontogenetischen Umbildung, eher ein höheres Stadium. Irgendwo ist natürlich in der Vorfahrenreihe ein echt primitiver Zustand (mit

der Drei-, Zwei- oder Einschichtung) gegeben, nur daß dieser nicht mit jenen umgewandelten Sechsschichtungsformen verglichen werden darf. Es handelt sich dabei lediglich um eine sogenannte *„imitatorische Homologie"* nach Fürbringer: der Rückbildungsprozeß (in die verminderte Schichtung) bei den Mammaliern stellt nur eine rein äußerliche Ähnlichkeit mit einem längst durch die Phylogenie überholten Stadium (der Dreischichtung niederer Vertebraten) dar und ist dieser daher „imitatorisch homolog"; den sechsschichtigen Typen dagegen sind diese rückgebildeten oder heterotypischen Formationen „defektiv homolog". Auf solchen sekundären Umgestaltungen beruht nun aber, wie wir gleich sehen werden, gerade die reiche Differenzierung der Rindenstruktur, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die Rindentypen mit fehlender Sechsschichtung, also die sogenannten agranulären Formationen, wie sie bei niederen Säugern, z. B. Mikrochiropteren, Didelphys, Erinaceus, Mus, Lepus, in nicht geringem Umfange vorkommen, eben jenen Formationen der höheren Ordnungen (Primaten, Prosimier) entsprechen, welche infolge Rückbildung der inneren Körnerschicht im ausgewachsenen Zustande ebenfalls keine Sechsschichtung mehr besitzen, also agranulär sind. Die nähere Begründung hierfür ergibt sich aus dem folgenden Abschnitte.

II. Kapitel.

Die regionären Variationen im Zellenbau der Großhirnrinde.

1. Die allgemeinen Gesetze der Variabilität.

Die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung hat gezeigt, daß die ursprüngliche Querschnittsschichtung der Großhirnrinde im Laufe der Ontogenie weitgehende örtliche Abänderungen erfährt, durch welche völlig neue Bildungen entstehen, die ihren gemeinsamen Ursprung aus dem sechsschichtigen Grund- oder Ausgangstypus nicht ohne weiteres erkennen lassen. Diese erst bedingen die Reichartigkeit und Vielgestaltigkeit topischer Differenzierungen, welche die fertige Hirnrinde des erwachsenen Individuums kennzeichnen. Die tektonischen Verschiebungen betreffen stets entweder die Zahl und besondere Ausbildung der Einzelschichten, oder die Dichtigkeit und Größe der zelligen Elemente auf dem Gesamtquerschnitt und innerhalb einzelner Schichten, oder die Ausbildung bestimmter Zellformen, oder schließlich die Breite der Gesamtrinde und das relative Breitenverhältnis der verschiedenen Schichten zueinander. Sie vollziehen sich teils mit linearscharfen Grenzen, wie die Figuren 10, 11, 12, 15, 20—22, 24—26 zeigen, teils mit fließenden Übergängen (Figur 17, 23, 28—32).

Auf die genannten Kriterien gründet sich die Lehre von den örtlichen Verschiedenheiten im Zellbau. Sie sollen nunmehr im einzelnen besprochen und soweit es angängig ist, durch Abbildungen erläutert werden. Für viele von ihnen finden sich mikrophotographische Belege in meinen früheren Beiträgen zur histologischen Lokalisation, besonders in der III. und VII. Mitteilung über die Rindengliederung der Affen und Halbaffen.

Prinzipiell hat man zunächst zwei Hauptkategorien tektonischer Umbildungen des Grundtypus, welche überall in der ganzen Säugetierreihe wiederkehren, zu unterscheiden.

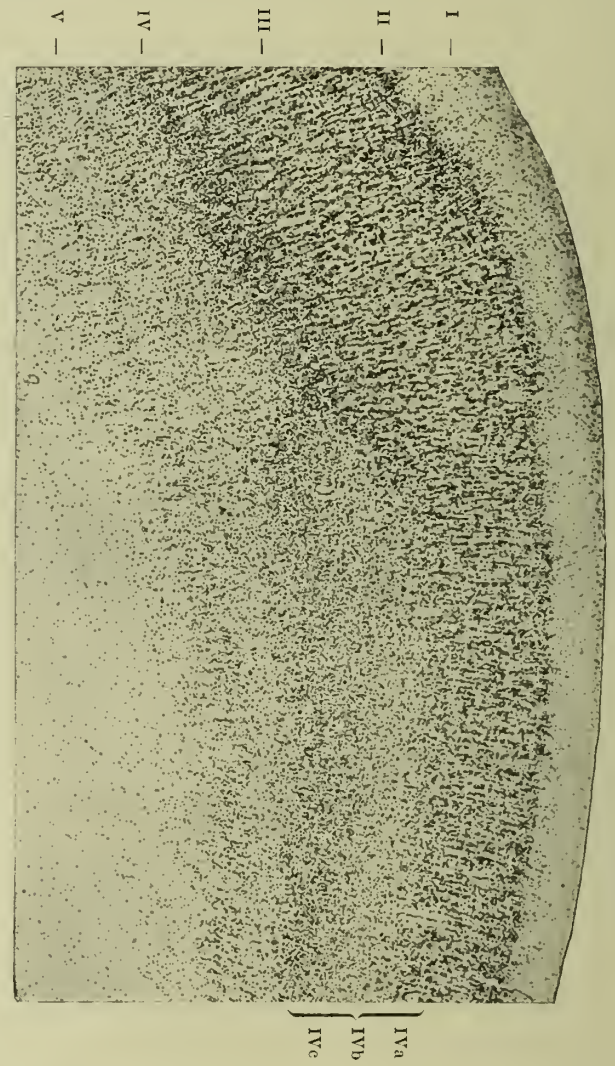


Fig. 20. Menschlicher Fetus von 8 Monaten. 46 : 1, 10 μ.
Übergangsstelle des Calcarinatypus (↓) mit plötzlich einsetzender Zellvermehrung und Schichtenverschiebung. Auch in der I. Schicht ändert sich bei ↓ der Zellreichtum. (Siehe Seite 58.)

1. Variationen der Tektonik bei erhaltener Sechsschichtung. Wir nennen alle hierhergehörigen Typen *„homo-*

typische Formationen", da sie zeitlebens den gleichen Grundtypus behalten.

2. Extreme Varianten mit abgeänderter Schichtenzahl oder „*heterotypische Formationen*", welche die Sechsschichtung im ausgewachsenen Gehirn infolge der oben beschrieben sekundären Umbildungen nicht mehr besitzen.

I. Bei **gleichbleibender Schichtenzahl,** also in den *homotypischen Formationen,* kann sich das zelluläre Strukturbild des Rindenquerschnittes durch folgende Momente modifizieren.

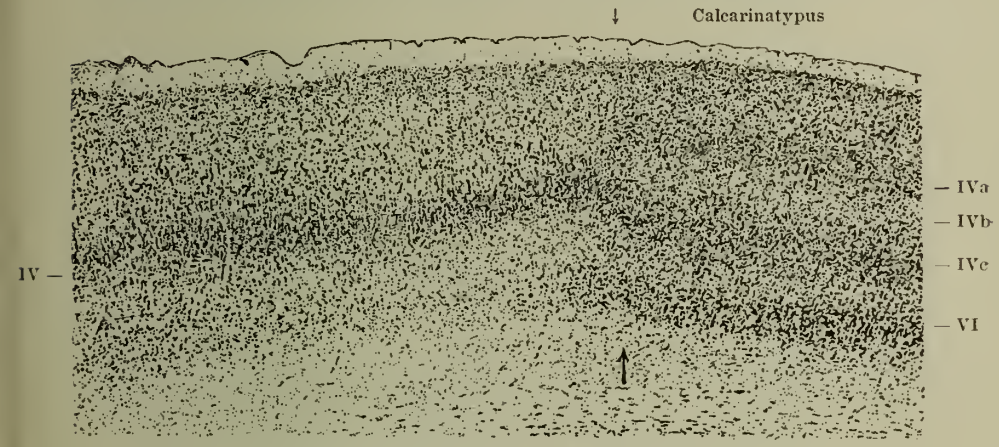


Fig. 21. Pinselohräffchen (*Hapale penicillata*). 25 : 1, 10 μ.
Linearer Übergang des Calcarinatypus (Feld 17) in die Area occipitalis (Feld 18 der Hirnkarten) wie in Fig. 20. Vermehrung des Zellenreichtums auf dem Gesamtquerschnitt in allen Schichten.

a) Durch Veränderung der Zelldichtigkeit oder des Zellreichtums, mit anderen Worten der Zellzahl in der Raumeinheit. Nicht selten wird der Rindenquerschnitt an einer Stelle der Hemisphärenoberfläche in seinem ganzen Umfange zellreicher resp. zellärmer, oder aber dieser Vorgang beschränkt sich auf einzelne Schichten. Die **Fig. 20, 21** und **22** sind charakteristische Beispiele der ersteren Art, indem sich hier an einer umschriebenen Stelle linearscharf eine starke Dichtigkeitszunahme der Zellen im ganzen Querschnitt zeigt. Als Beispiel der zweiten Art kann **Fig. 23** gelten; bei im übrigen ziemlich unveränderter Zelldichtigkeit wird die innere Körnerschicht (IV) im Gebiet der Area praeparietalis (zwischen $\downarrow_1$ $\downarrow_2$) plötzlich viel zellreicher.

Welchen Grad die örtliche Verschiedenheit der Zelldichtigkeit in einem Gehirn annehmen kann, ergibt ein Vergleich der unten

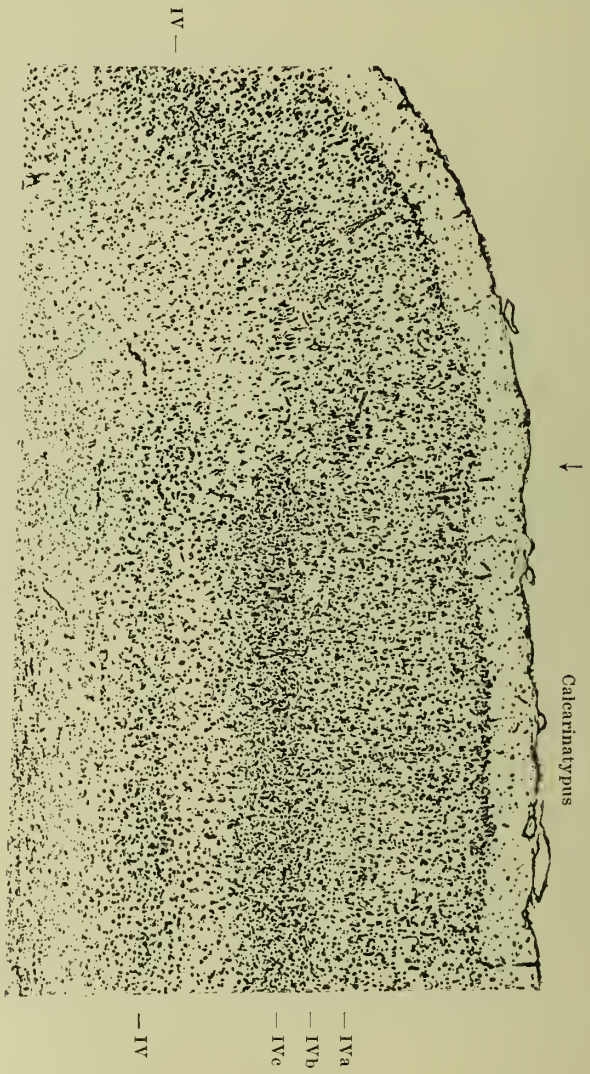


Fig. 22. Erwachsenes Känguruh (*Macropus dorsalis*). 25 : 1, 10 *μ*.
Dasselbe wie in voriger Figur. Vermehrung der Zelldichtigkeit über die ganze Rindendicke, besonders der IV. und VI. Schicht. Verbreiterung des Rindenquerschnittes. Verschiebung der Schichtenbreite.

folgenden Photogramme stärkerer Vergrößerung vom Menschen, Affen und Wickelbär, speziell **Fig. 50—52.**

b) Durch Veränderungen der Zellgröße und der

speziellen Zellart in einer oder mehreren Schichten. Man kann zwei Kategorien dieser Modifikationsform unterscheiden: entweder nehmen die Zellen an einer bestimmten Stelle in mehr oder weniger plötzlichem Wechsel in ihrer Gesamtheit andere Formen an, z. B. sie werden durchschnittlich viel kleiner, so daß körnerartige Elemente überwiegen, oder aber es tritt innerhalb einer Einzelschicht ein ganz neuer Zelltypus auf. Als Beispiel der ersteren Art ist der Calcarinatypus hauptsächlich anzuführen (**Fig. 12**), für die zweite der Riesenpyramidentypus (**Fig. 7**) und der Präparietaltypus (**Fig. 16** u. **23**), welch letztere in ihrer Lamina

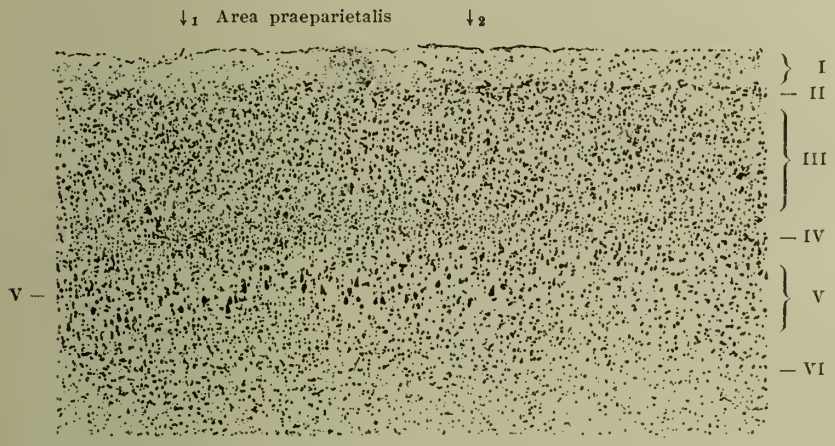


Fig. 23. Halbaffe (*Lemur macaco*). 25 : 1, 10 μ.
Übergang des Typus praeparietalis in die Area parietalis ($\downarrow_2$) einerseits, in die Area postcentralis ($\downarrow_1$) andererseits. Der Typus praeparietalis ist gekennzeichnet durch sehr große Ganglienzellen in der V. Schicht und eine Verdichtung der „Körner" in der IV. Schicht bei im übrigen gleichbleibendem Zellreichtum des Rindenquerschnittes.

ganglionaris (V) Zellen von ungewöhnlichem Volumen aufweisen. Die überraschenden Differenzen der Zellgröße in verschiedenen Abschnitten des Cortex treten ebenfalls wieder an den stärker vergrößerten Photogrammen der **Fig. 43—57** deutlich hervor. Es sind dort Ausschnitte aus dem großzelligen Riesenpyramidentypus und dem kleinzelligen Calcarinatypus vom Menschen, Affen und Wickelbär nebeneinandergestellt.

c) Durch Verschiebungen in der relativen Breite einzelner Schichten zueinander. Eine Schicht kann sich auf Kosten der Nachbarschichten stark verbreitern und umgekehrt;

besonders häufig sieht man eine solche isolierte Schichtenverbreiterung an der Lamina pyramidalis (III) und ganglionaris (V). Aber auch die Lamina multiformis (VI) unterliegt häufig erheblichen Schwankungen ihrer Breite, welche oft ganz plötzlich einsetzen. Hierfür ist, wie die nebenstehenden Fig. 21 und 22 besonders deutlich zeigen, der Übergang des Occipitaltypus in

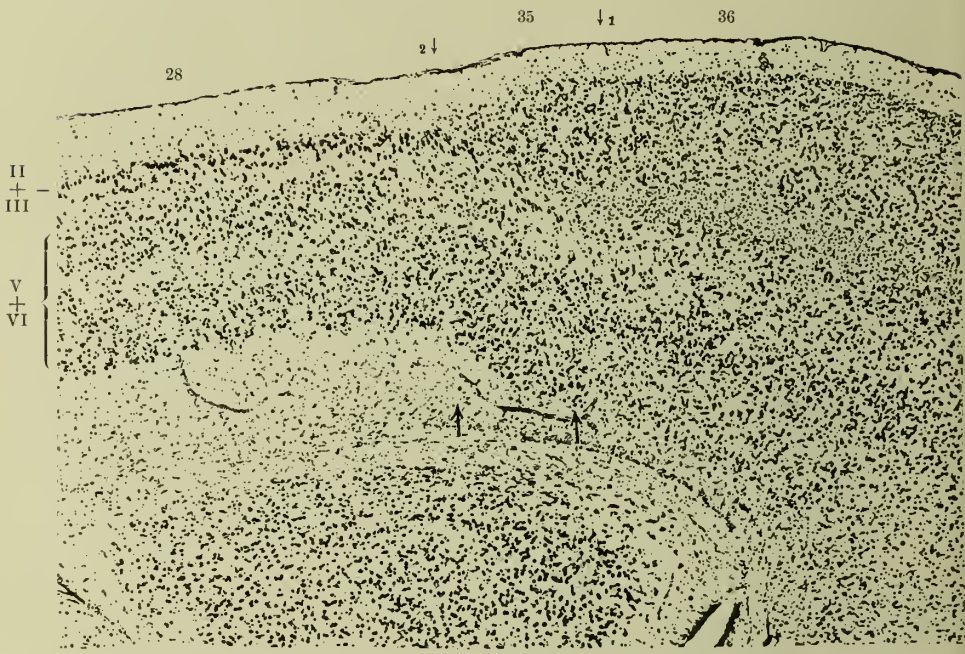


Fig. 24. Krallenaffe (*Hapale jacchus*). 25 : 1, 10 μ.
Übergang der homogenetischen Rinde des Neopallium (rechts) in die heterogenetische Formation des Archipallium (links): Verschmälerung des Gesamtquerschnittes, Verbreiterung der I. und VI. Schicht unter starker Reduktion der II. und III. Schicht, Auflösung der IV. Schicht ($\downarrow_1$). Zwischen $\downarrow_1$ und $\downarrow_2$ liegt der *Typus perirhinalis* (Area 35 der Hirnkarten), rechts davon der *Typus ectorhinalis* (Area 36), links der *Typus entorhinalis* (Area 28). Vgl. II. Abschnitt.

den Calcarinatypus ein charakteristisches Beispiel. Auch der Übergang des Archipalliums in das Neopallium, also der homogenetischen Rinde in eine heterogenetische Formation, zeigt den gleichen Vorgang. Man vergleiche die drei identischen Übergangsstellen vom Affen und Halbaffen in **Fig. 24—26.**

d) Durch Zu- resp. Abnahme der Rindendicke im ganzen. Die Rinde kann in ihrer Gesamtheit schmäler resp.

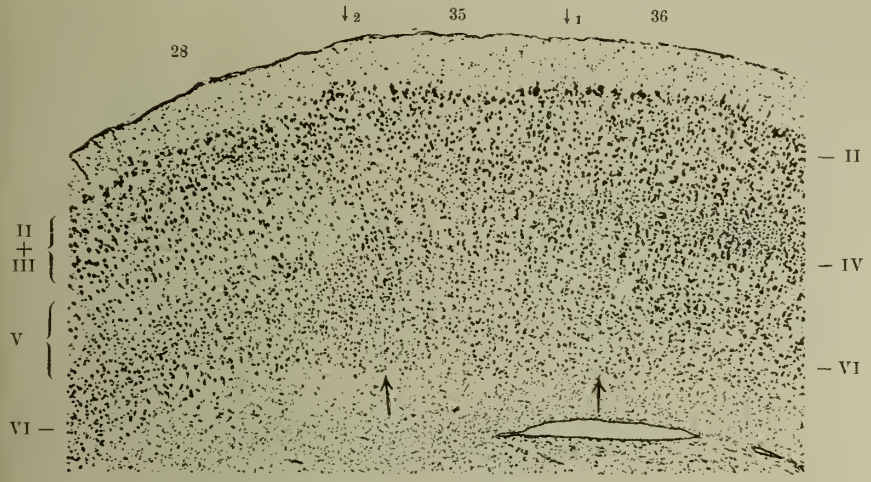


Fig. 25. Halbaffe (*Lemur macaco*). 25 : 1, 10 μ.
Dasselbe wie in Fig. 24. Die Rindenbreite verändert sich an der Übergangsstelle nicht, nur die V. und VI. Schicht erfahren eine Verbreiterung auf Kosten der II. und III. Schicht. Die IV. Schicht hört bei ↓1 mit ziemlich scharfer Grenze auf. Die I. Schicht wird eher schmäler als breiter.

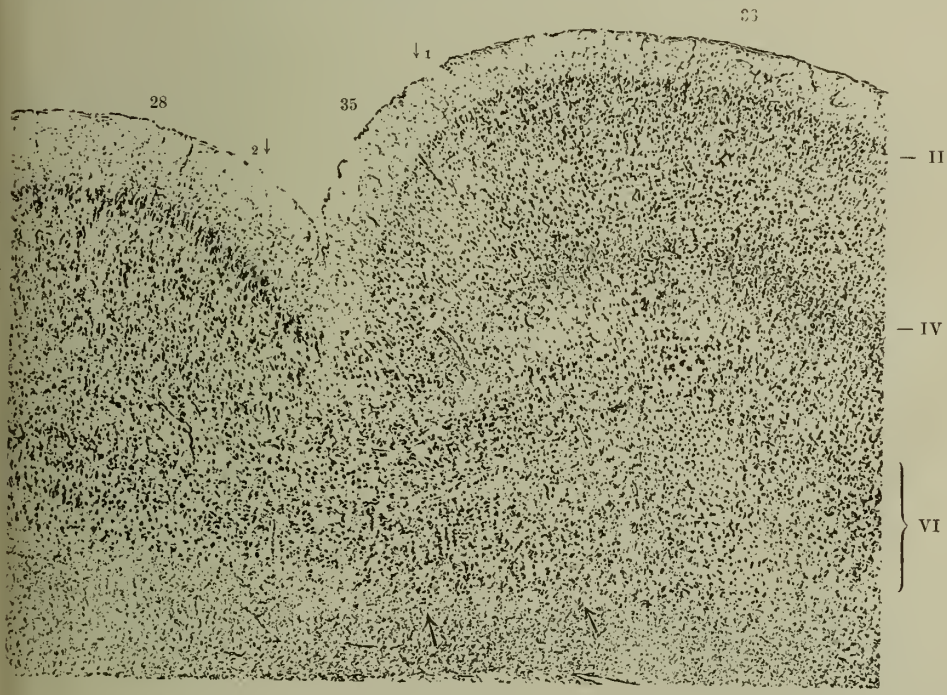


Fig. 26. Der gleiche tektonische Umbildungsvorgang wie in Fig. 24 und 25 vom Rhesusaffen (*Macacus rhesus*). 25 : 1, 10 μ.
Die Übergangsstelle in das Archipallium wird durch eine Furche, den Sulcus rhinalis posterior, markiert. Die Bezeichnungen sind in Fig. 24—26 die gleichen.

breiter werden, während die Einzelschichten ihr relatives Dickenverhältnis nicht verändern.

II. Die mit **abgeänderter Schichtenzahl** einhergehenden extremen Variationen der kortikalen Cytotektonik oder die *heterotypischen Formationen* können zunächst auf Vermehrung oder Verminderung der Grund- oder Urschichten beruhen.

1. Eine Vermehrung der Schichten kommt zustande:

a) Durch Spaltung einer Grundschicht in zwei oder mehrere Lagen. Ein charakteristisches Beispiel dieser Art ist der *Cal-*

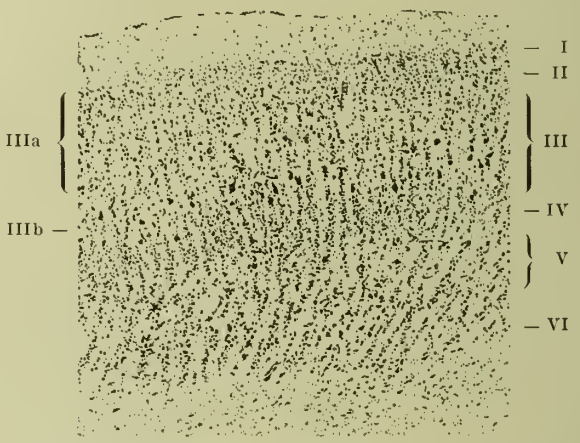


Fig. 27. Occipitaltypus vom Menschen. 25 : 1, 10 μ.
Teilung der Pyramidenschicht (III) in zwei Unterschichten: IIIa Sublamina parvopyramidalis und IIIb Sublamina magnopyramidalis. (Siehe auch Fig. 42.)

carinatypus, wo die ursprünglich einheitliche *Lamina granularis interna* (IV) in drei Unterschichten, eine superfizielle, intermediäre und profunde Lage zerfällt **(Fig. 20, 21** und **22).**

Ferner gehört hierher die Inselrinde; sie ist bekanntlich durch Ausbildung des Claustrums als einer besonderen zellulären Unterschicht gekennzeichnet. Dieses entsteht, wie Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie übereinstimmend bekunden, dadurch, daß sich von der innersten Grundschicht (VI) eine Zellage gegen das Marklager absprengt und durch Zwischenschaltung der Capsula extrema mehr und mehr selbständig wird **(Fig. 36—37).**

b) Durch Differenzierung und Abgruppierung neuer Zellformen innerhalb einer Hauptschicht des Grundtypus. Es trennt sich dadurch ebenfalls eine Unterschicht innerhalb der Grund-

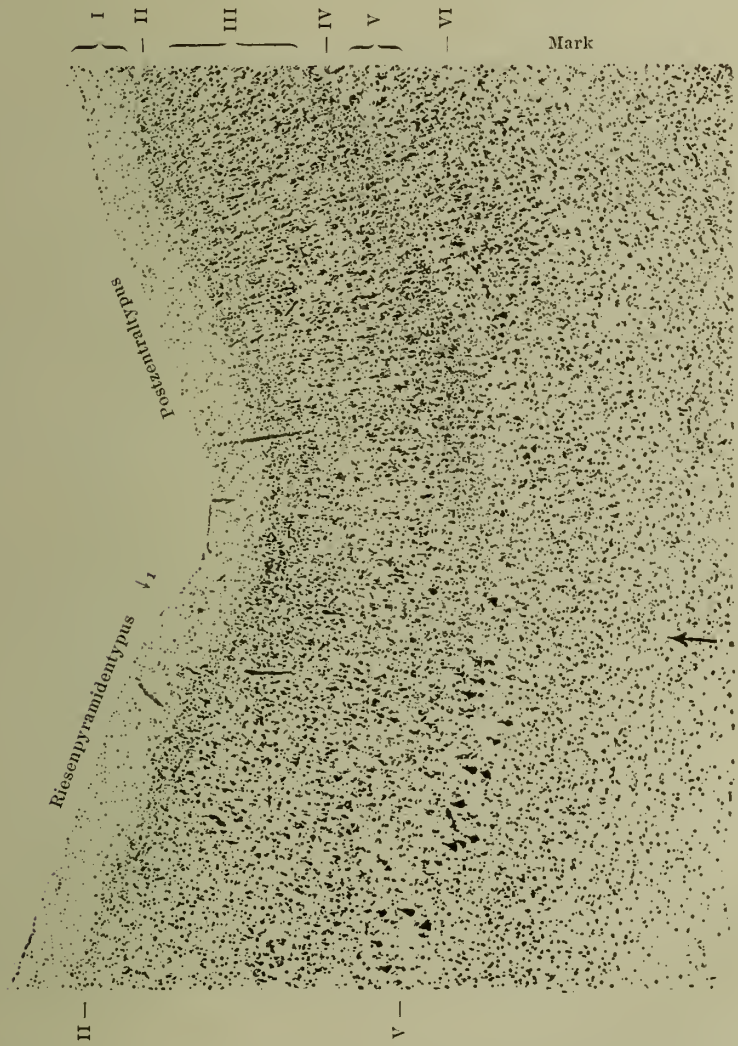


Fig. 28. Erwachsener Mensch. 20 : 1, 20 μ. (Erklärung s. Fig. 31.)

schicht ab. Charakteristisch hierfür ist beispielsweise der Occipitaltypus des Menschen **(Fig. 27)**, bei dem sich innerhalb der Lamina pyramidalis (III) besonders deutlich eine Teilung in

eine äußere kleinzellige Lage (*Sublamina parvopyramidalis,* IIIa) und eine innere großzellige (*Sublamina magnopyramidalis,* IIIb) vollzieht. Ähnliche Vorgänge finden sich zahlreich, namentlich auch in der Ganglienschicht (vgl. z. B. die **Fig. 16, 17** und **23**).

2. Eine Verminderung der Schichtenzahl entsteht ebenfalls auf doppeltem Wege.

a) Entweder löst sich eine ursprünglich vorhandene Schicht des tektogenetischen Grundtypus an einer Stelle mehr oder weniger plötzlich völlig auf. Diesen Vorgang können wir an verschiedenen Typen der Frontalrinde und einem Teil der Insel sowie im vorderen Teil des Gyrus cinguli beobachten, wo die im fetalen Leben deutlich angelegte Lamina granularis interna (IV) später völlig verschwindet, indem sich ihre granulären Elemente zurückbilden oder über die Nachbarschichten derart zerstreuen, daß von einer Zellschicht keine Rede mehr sein kann. Auch beim Übergang des Neopalliums in das Archipallium tritt eine Schichtenverminderung ein, indem die innere Körnerschicht plötzlich aufhört, wie die Fig. 24—26 zeigen.

Ein besonders charakteristisches und physiologisch wichtiges Beispiel der plötzlichen Unterbrechung einer kortikalen Grundschicht, also der Schichtenverminderung, bildet der Übergang des Riesenpyramidentypus (Feld 4) in den Postzentraltypus (Feld 1—3). Dieser tektonische Umbildungsvorgang ist, wie an anderem Orte ausgeführt wird, durch die ganze Säugetierreihe in übereinstimmender Weise zu verfolgen. Die innere Körnerschicht (IV) hört an dieser Stelle bei allen Tieren ziemlich plötzlich auf, und statt dessen treten in der darunter gelegenen Lamina ganglionaris (V) die Betzschen Riesenzellen auf. In den **Fig. 28, 29, 30** u. **31** ist diese Übergangsstelle von vier verschiedenen Säugetieren dargestellt.

b) Mehrere ursprünglich getrennte Schichten des Grundtypus verschmelzen während der Entwicklung miteinander und fließen im ausgewachsenen Gehirn zu einer einheitlichen Zellschicht zusammen. Es ist hier besonders an gewisse Typen der Regio retrolimbica zu denken, welche ich eingehend von den Lemuriden beschrieben habe (VII. Mitteilung); vor allem aber fällt unter diese Kategorie der Schichtungsumwandlung die Tatsache, daß die äußere Körnerschicht Meynerts (*Lamina granularis externa,* II), welche an jugendlichen Gehirnen überaus deutlich als besondere Zellschicht ausgeprägt ist, wie die **Fig. 1—3** und **5—11** zeigen, in ausgewachsenem Zustand vielfach sich

so weit zurückgebildet hat, daß sie von der darunter gelegenen *Lamina pyramidalis* (III) kaum oder gar nicht mehr zu trennen ist (Fig. 12, 13, 16—18). Gerade dieser letztere Umstand war, wie

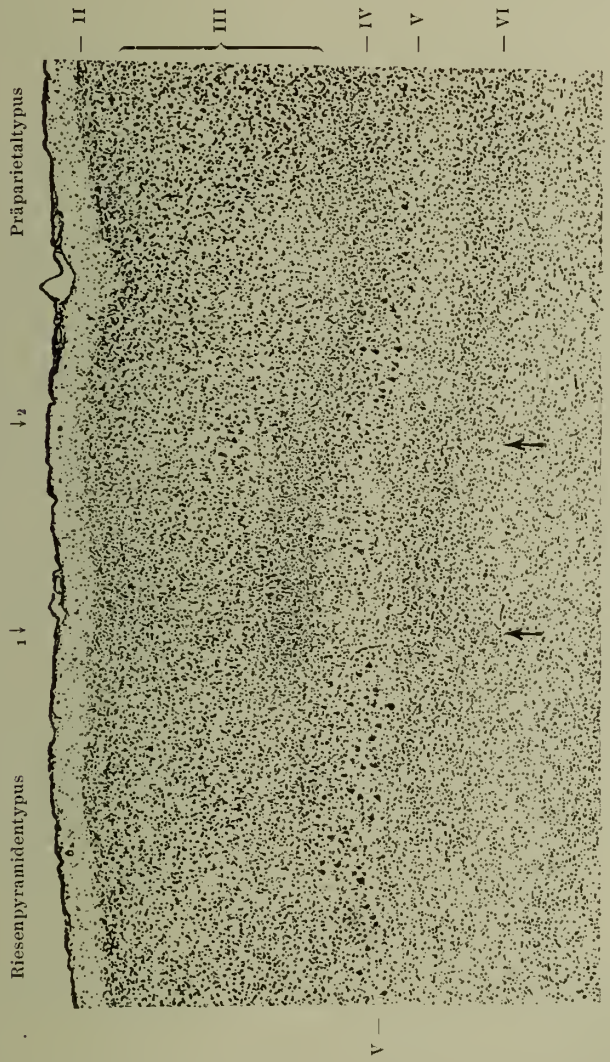


Fig. 29. Krallenaffe (*Hapale penicillata*). 25 : 1, 10 μ.
Übergang des Riesenpyramidentypus (1/1) und des letzteren in den Präparietaltypus (1/2). Die Grenzen sind recht scharfe. Im Typus praeparietalis treten innerhalb der Lamina ganglionaris (V) große Ganglienzellen, ähnlich den eigentlichen Riesenpyramiden, auf.

ich verschiedentlich ausgeführt habe, Veranlassung, daß die Mehrzahl der Autoren eine Lamina granularis externa gar nicht anerkannt haben und daher auch zu einer gänzlich abweichenden

Schichtenauffassung gelangt sind. Bei Marsupialiern ist diese II. Schicht in vielen Typen zeitlebens deutlich von der Pyramidenschicht (III) getrennt (**Fig. 15, 19** und **22**).

Eine Art Verschmelzung zweier Schichten liegt schließlich auch in jenen nicht seltenen Fällen vor, wo die *Lamina ganglionaris* (V) und die *Lamina multiformis* (VI) sich derart

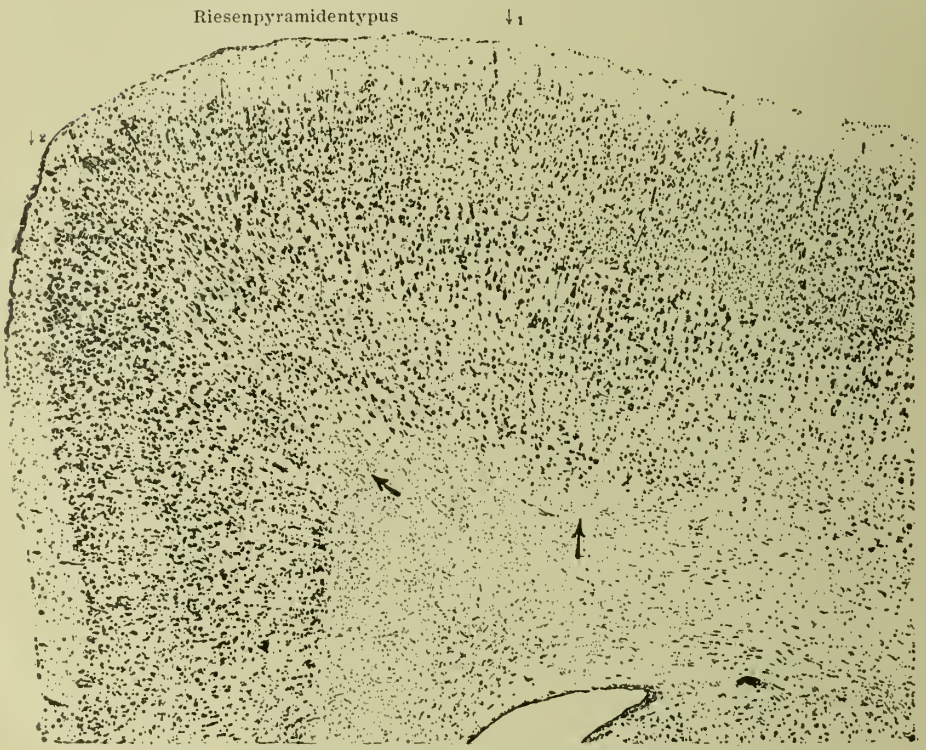


Fig. 30. Kaninchen (*Lepus cuniculus*). 25 : 1, 10 μ.
Übergang des Riesenpyramidentypus in den Postzentraltypus ($\downarrow_1$) einerseits und den prälimbischen Typus andererseits ($\downarrow_2$).

mit ihren Zellelementen vermischen, daß sie eine einzige Schicht zu bilden scheinen. Hierher gehören beim Menschen die oralen Typen des Gyrus cinguli (Typus 24, 25, 33), einzelne frontale Typen (6, 8), ferner Typus 30 und 35 meiner Hirnkarten. Abbildungen zum Belege hierfür stehen mir hier nicht zur Verfügung, finden sich aber in der III. und VII. Mitteilung.

c) Ein völliges Ineinanderfließen und Verschmelzen aller Schichten des Rindenquerschnittes schließlich beobachtet man in manchen Formationen des Lobus frontalis bei Tier und Mensch, von denen feststeht, daß sie in fetalen Stadien deutlich gut geschichtet und im Besitz einer inneren Körnerschicht waren (Fig. 32 u. 33).

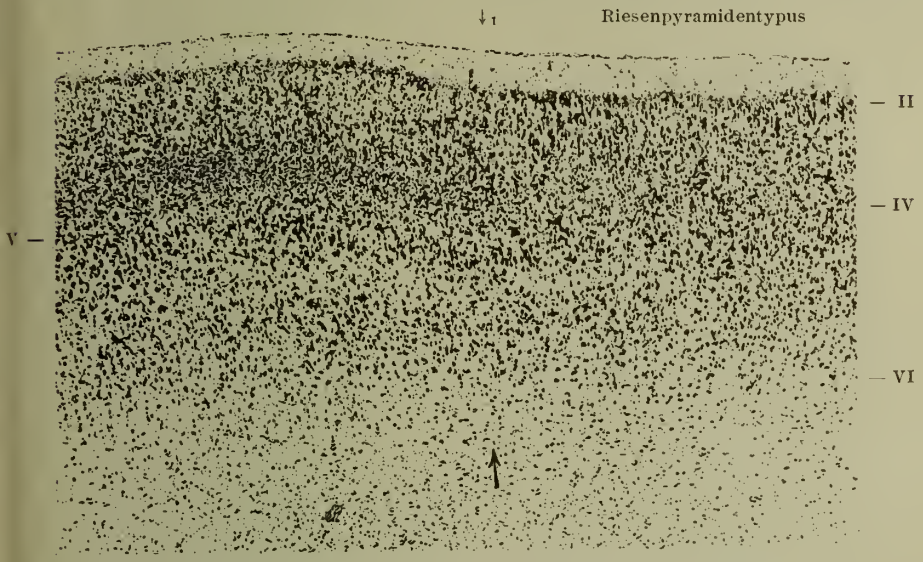


Fig. 31. Fetales Känguruh (*Onychogale frenata*). 25 : 1, 10 μ.
Dasselbe wie in den vorigen Figuren. Scharfes Aufhören der inneren Körnerschicht (IV) bei ↓1.

Fig. 28—31. Übergangsstelle des Riesenpyramidentypus in den Postzentraltypus vom Menschen, Krallenaffen, Kaninchen und Bergkänguruh.
Im Riesenpyramidentypus fehlt die innere Körnerschicht (IV), statt dessen treten in der V. Schicht die Riesenpyramiden auf; im Postzentraltypus dagegen ist eine deutliche IV. Schicht ausgebildet, während die Riesenpyramiden fehlen.
Man vergleiche die Differenzen in der Rindenbreite, dem Zellreichtum und der Schichtenbildung bei den verschiedenen Tieren.

2. Regionäres Verhalten der Einzelschichten. (Konstanz und Inkonstanz.)

Wir haben unserer bisherigen Betrachtung den sechsschichtigen Ur- oder Ausgangstypus als Ganzes zugrunde gelegt und die Prinzipien untersucht, nach denen sich eine differenzierende Umwandlung an diesem überhaupt vollziehen kann. Dabei hat sich ergeben, daß die Modifikationen der zellulären Schichtung in den Grundzügen bei allen Säugern auf den gleichen Gesetzmäßigkeiten beruhen, nämlich einerseits der Auflösung bzw.

Verschmelzung einzelner Urschichten, andererseits der Abspaltung und Differenzierung von Unterschichten aus einer Grund- oder Elementarschicht und schließlich drittens unwesentlicheren Abänderungen in der Schichtenbreite, dem Zellreichtum, der Zellgröße und der speziellen Zellform.

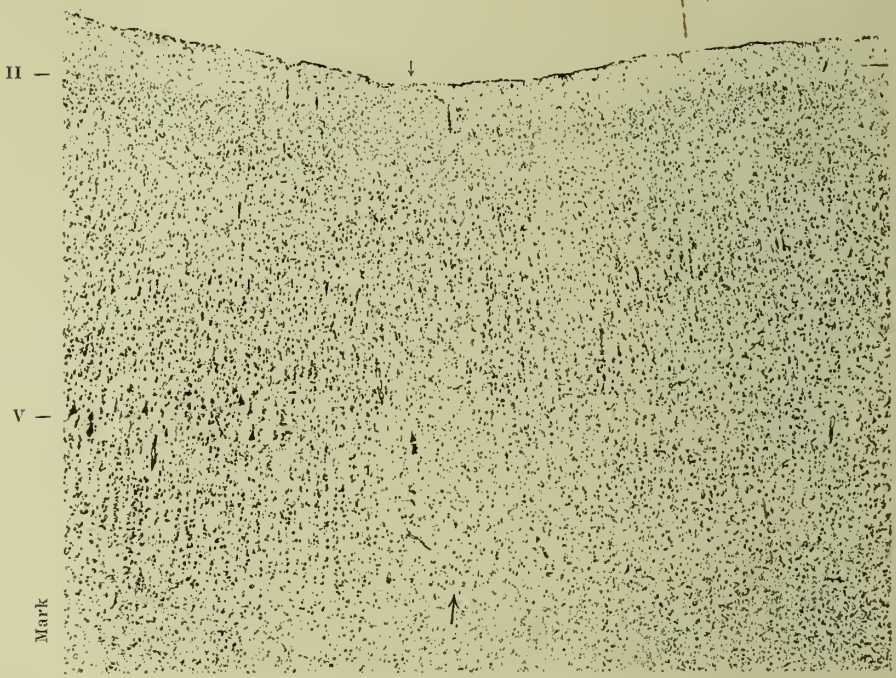


Fig. 32. Agranuläre Frontalrinde vom erwachsenen Menschen. 25 : 1, 10 μ.
Übergang des Typus gigantopyramidalis (links) in den Typus frontalis agranularis mit fließenden Grenzen. Nach rechts von ↓ verschwinden die Riesenpyramiden allmählich. — Beispiel einer heterotypischen Formation mit Verschmelzung der Grundschichten und völliger Rückbildung der inneren Körnerschicht. (Solitäre Anordnung der Riesenzellen; siehe Seite 102—104.)

Für die nachfolgende vergleichend-anatomische Untersuchung ist es nun angezeigt, zunächst noch einmal jede von den Einzelschichten des Grundtypus gesondert für sich auf ihre regionären Variationen zu betrachten.

Dies ist schon deswegen notwendig, weil die besprochenen Veränderungen am Rindenquerschnitte vielfach gar nicht plötzlich und unvermittelt an einer Stelle eintreten, sondern sich ganz

allmählich über eine weite Strecke vollziehen können. Nur der Vergleich entfernter gelegener Stellen läßt in solchen Fällen den Unterschied an einer Schicht für den Ungeübten hinreichend deutlich erkennen. Man muß also, wenn man ein zutreffendes Bild von dem Grade der Umgestaltung einer Schicht bekommen will, jede Schicht in ihrer Gesamtausdehnung über die Rindenfläche als Einheit auffassen und für sich untersuchen.

Fig. 33. Agranulärer Frontaltypus vom Halbaffen. 25 : 1, 10 μ. Verschmelzung aller Grundschichten und Fehlen der inneren Körnerschicht wie bei Fig. 32.

Dabei ergibt sich, was schon aus den vorstehenden Ausführungen ersichtlich ist, die wichtige Tatsache, daß man ganz allgemein gewisse von den Grundschichten als sehr konstant und unveränderlich, andere als äußerst inkonstant und variabel bezeichnen kann. Und es darf ferner als feststehend angesehen werden, daß jene Schichten, welche sich beim Menschen regionär nur wenig modifizieren, dies im großen ganzen auch bei

den übrigen Säugern nur wenig tun, während umgekehrt solche Schichten, welche beim Menschen starke örtliche Umwandlungen erfahren, im allgemeinen in der ganzen Mammalierreihe ebenfalls eine große Variabilität zeigen.

1. Als konstanteste Schichten in diesem Sinne darf man die I. und VI. Schicht des Grundtypus — *Lamina zonalis* und *Lamina multiformis* — betrachten. Sie fehlen bei keiner Tierart und in keinem Rindengebiet und lassen sich auch in gewissen abortiv entwickelten Formationen des Gyrus cinguli und in der Ammonsformation selbst nachweisen. Ihr Zellbau variiert innerhalb viel engerer Grenzen als die aller übrigen Grundschichten.

Die *Lamina zonalis* oder die äußerste Rindenschicht (I) erfährt im Zellbilde überhaupt nur Veränderungen ihrer Breite[1]). Nicht selten findet die Verbreiterung resp. Verschmälerung ganz plötzlich an einer Stelle statt (Fig. 24—26, 31). Die geringen Verschiedenheiten in der Zahl der Zellelemente, welche meist nicht nervöser Natur sind, können lokalisatorisch unberücksichtigt bleiben. In Fig. 20 tritt eine solche Zellvermehrung in der I. Schicht an der fetalen Calcarinarinde des Menschen deutlich hervor. Dagegen variiert die Dicke der Schicht sehr beträchtlich und vielfach beim Tier stärker als beim Menschen. Man vergleiche beispielsweise beim Affen die Occipitalrinde mit basalen Teilen der Frontalrinde. Letztere besitzt eine annähernd dreifach breitere Molekularschicht als jene. Ähnlich ist es bei den meisten übrigen Säugern. Durch ungewöhnliche Breite der I. Schicht ist die Inselformation sowie ein Teil der limbischen Typen ausgezeichnet. Beispiele finden sich in meinen Monographien über die Affen- und Halbaffenrinde.

Die *Lamina multiformis* oder die innerste Rindenschicht (VI) ist ebenfalls absolut konstant und fehlt, wie die äußerste, in keinem Rindengebiet, auch nicht in der sogenannten „Defektrinde" Meynerts. Gerade die letztere besteht überhaupt nur aus Bestandteilen der I. und VI. Schicht des Grundtypus. Im Gegensatz zu der älteren Lehre (Schaffer, Cajal), daß in das Ammonshorn sich alle Schichten der typischen Rinde fortsetzen[2]), muß ich auf Grund vergleichend-anatomischer Feststellungen behaupten, daß die Rinde der Ammonsformation lediglich die Fortsetzung der innersten und äußersten

[1]) Anders verhält es sich mit der Myeloarchitektonik. Hier zeigen sich nach O. Vogt, Mauß, Zunino sehr wesentliche Differenzen gerade in der I. Schicht, und zwar beim Menschen wie bei anderen Säugern.

[2]) Cajal hält sowohl die Ammonsrinde wie die Fascia dentata auf Grund ihrer besonderen Struktur für „besondere Organe des Gehirns", schreibt aber dann: „Was dagegen die Zahl der Schichten und die allgemeine Zusammensetzung derselben anlangt, so stimmen dieselben, wie schon Schaffer dies ausführlich dargelegt hat, vollkommen mit denen der typischen Rinde überein." Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 56. 1893. S. 619.

Schicht des Neopalliums darstellt und also nur aus zwei Elementarschichten des allgemeinen Grundtypus gebildet wird. Die II. bis einschließlich V. Schicht hören am Subiculum mit scharfer Grenze auf, und nur die innerste und äußerste Schicht ziehen weiter. Dieses Verhalten ist an den **Fig. 34** und **35** deutlich zu

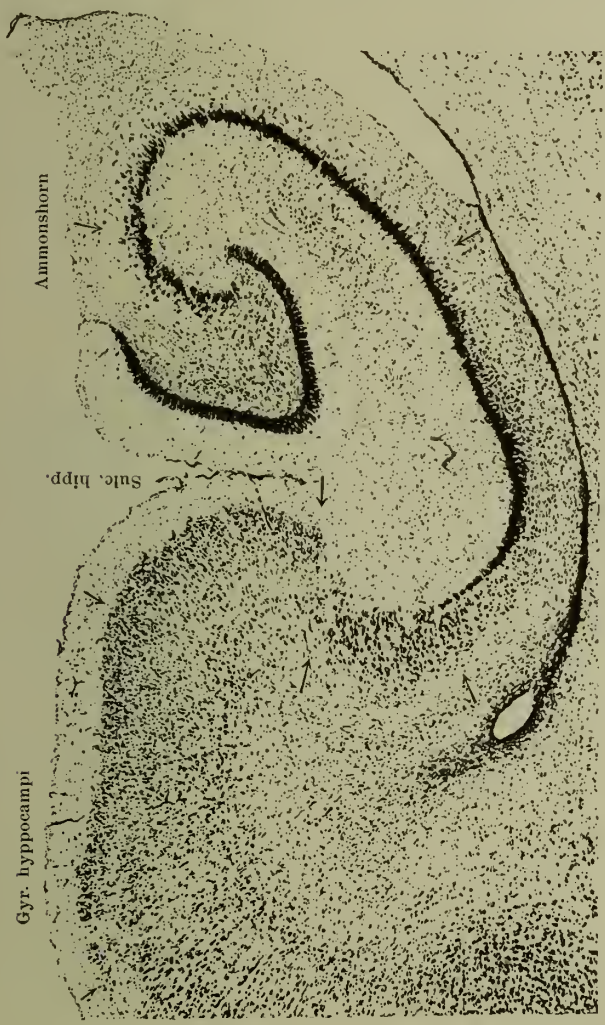


Fig. 34. Jugendliches Känguruh (*Onychogale frenata*). 25 : 1, 10 μ.
Querschnitt des Gyrus hippocampi mit dem Übergang in die Ammonshornformation. Scharfe Unterbrechung der II.—V. Schicht beim Beginn des Subiculums (—), nur die I. und VI. Grundschicht setzen sich unter starker Verbreiterung in die Ammonsrinde fort. Vgl. auch Figur 35.

sehen, namentlich tritt die Unterbrechung der II.—V. Schicht und die enorme Verbreiterung der I. Schicht in Fig. 35 von Makropus prägnant hervor.

Die Lamina multiformis bildet also mit der Lamina zonalis eine kontinuierliche, die ganze Rindenfläche bekleidende Gewebslage und findet sich

nicht nur in den homogenetischen Rindentypen, sondern auch — im Gegensatz zu den anderen Grundschichten — in allen heterogenetischen und „abortiven oder rudimentären“ Formationen.

Ihre örtliche Ausbildung ist trotz aller Konstanz eine ziemlich verschiedene. Sowohl was ihre Breite als was ihre Zelldichtigkeit anlangt, kommt an nicht wenigen Stellen der Rindenfläche ein plötzlicher Wechsel vor. Ein charakteristisches Beispiel dieser Art ist immer wieder der Übergang des Calcarinatypus in den Occipitaltypus (Fig. 11, 12, 21, 22), wo sich die Schicht linearscharf verbreitert und verdichtet. Andere ziemlich plötzliche Veränderungen der VI. Schicht finden sich vielerorts; namentlich am Übergang in das Rhinencephalon erfährt die VI. Schicht stets eine beträchtliche Verbreiterung, wie überhaupt in fast allen heterogenetischen Bildungen diese

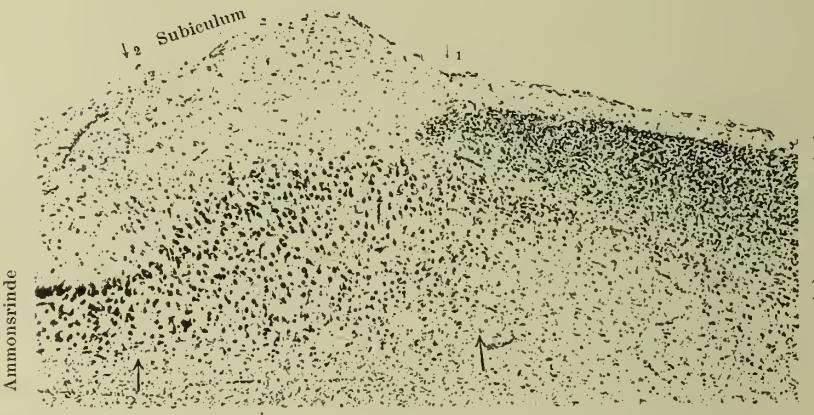


Fig. 35. Querschnitt durch den Gyrus hippocampi vom Känguruh am Übergang in das Ammonshorn. 25 : 1, 10 μ.

Verschmelzung der II.—V. Schicht im Typus praesubicularis (rechts von $\downarrow_1$). Plötzliche Unterbrechung der II.—V. Schicht im Subiculum ($\downarrow_1 - \downarrow_2$) mit enormer Verbreiterung der I. und VI. Schicht.

Schicht durchschnittlich viel mächtiger entwickelt ist als in den homogenetischen (Fig. 24—26, 34 u. 35).

Die Breite der VI. Schicht im Neopallium unterliegt ebenfalls größeren örtlichen Schwankungen. Während sie in manchen Rindentypen, z. B. beim Menschen in der Occipitalrinde und in der vorderen Lippe des Gyrus centralis posterior (Typus 3), nur wenige Mikren mißt, macht sie in anderen Gebieten, besonders in frontalen und temporalen Typen, $^1/_3$ der ganzen Rindendicke, also den zehnfachen Betrag, aus. Ähnliches gilt vom Zellreichtum und der Zellgröße. Eine besondere regionäre Umbildung erfährt die Schicht in manchen Bezirken dadurch, daß sie sich gewissermaßen in zwei Unterschichten teilt, in eine äußere zellreichere, vorwiegend aus dreieckigen und sternförmigen Elementen bestehende *Lamina triangularis* (VIa) und eine

innere lockere, zumeist Spindelzellen führende *Lamina fusiformis* (VIb). Vielfach auch verändert die Schicht ihre Tektonik dadurch, daß sie mehr oder weniger mit der V. oder Ganglienschicht verschmilzt; es ist dann eine Trennung der beiden Schichten oft nicht mehr möglich, und das Persistieren der Lamina multiformis ergibt sich nur aus dem Vorhandensein der für sie besonders charakteristischen Spindelzellen. Eine hochgradige Verschmelzung der V. und VI. Grundschicht findet sich in den Fig. 38—41.

Die wesentlichste örtliche Modifikation der VI. Schicht findet sich bei allen Säugern in der Inselbildung. Hier spaltet sich die Schicht, wie wir

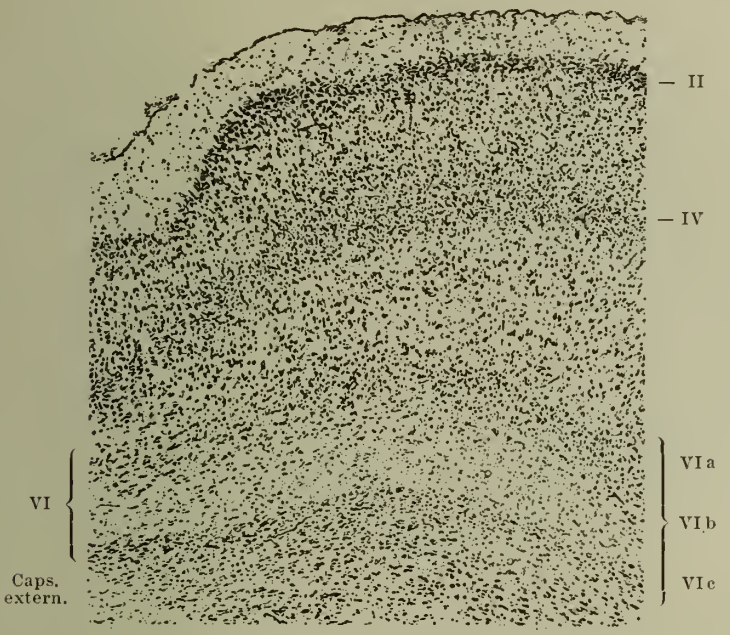


Fig. 36. Känguruh (*Macropus dorsalis*). 25 : 1, 10 μ.
Granulärer Inseltypus. Deutliche Schichtung des Gesamtquerschnittes; Teilung von VI in drei Unterschichten VIa, VIb und VIc. VIb = Capsula extrema, VIc = Claustrum. Die Lamina granularis externa (II) und die Lamina granularis interna (IV) gut ausgebildet.

gesehen haben, durch Einschiebung der Capsula extrema in zwei deutlich geschiedene Zellagen, von denen die innere als Claustrum, wenigstens bei höheren Säugern, eine gewisse morphologische Selbständigkeit erlangt hat. Man kann also hier an Stelle der gewöhnlich einheitlichen VI. Grundschicht drei Unterschichten VIa, VIb und VIc unterscheiden (Fig. 36 u. 37), ähnlich wie im Calcarinatypus die ursprünglich einheitliche IV. Grundschicht sich in drei Unterschichten geteilt hat. Der Vorgang ist entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch betrachtet in beiden Fällen der nämliche, und

wir dürfen gerade in diesem Beispiel eine Bestätigung unserer Auffassung von dem Ursprung der Cortexschichten aus dem tektogenetischen Grundtypus erblicken.

b) Die inkonstantesten bzw. variabelsten Schichten sind die beiden sogenannten Körnerschichten Meynerts oder die II. und IV. Schicht unseres Grundtypus *(Lamina granularis externa* und *Lamina granularis interna).* Sie verändern im Laufe der Ontogenie ihren ursprünglichen tektonischen Charakter so weitgehend, daß es vielfach nur durch Verfolgung des ganzen Entwicklungsganges möglich ist, die spätere Form auf den tektogenetischen Grundtypus zurückzuführen; an ihnen hauptsächlich vollziehen sich jene extremen Variationen, die wir oben als Schichtenauflösung und Schichtenverdoppelung kennen gelernt haben und ebenso stark variiert, wie wir sehen werden, ihre spezielle Ausgestaltung in der Säugetierreihe.

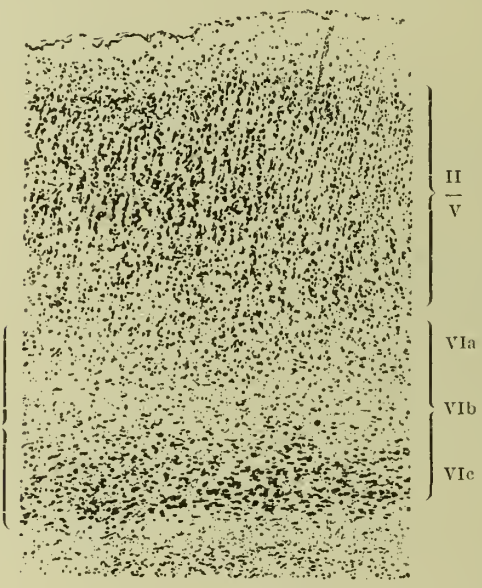


Fig. 37. Dasselbe wie in Fig. 36.
Agranulärer Inseltypus. Die Lamina gran. int. (IV) fehlt ganz, die Schichten fließen zusammen, so daß die Schichtung stark zurücktritt; nur die VI. Schicht ist in VIa, VIb und VIc gegliedert wie in Fig. 36.

Die *Lamina granularis externa* (II. Schicht oder äußere Körnerschicht Meynerts) bildet im fetalen und jugendlichen Alter eine über die ganze Rindenfläche ausgedehnte einheitliche Hauptschicht des tektogenetischen Grundtypus. Sie tritt hier deutlich als dichtes, geschlossenes Zellstratum unter der zellarmen Molekularschicht hervor, wie die **Fig. 1, 2, 3, 8—11, 13—15** vom Menschen, Katze und Bergkänguruh erkennen lassen. Für die genetische Ableitung der Schichtung ist es von Wichtigkeit, daß sie nicht nur beim Menschen, sondern auch bei den ganz niederen Säugern, z. B. den Beuteltieren, im früheren Entwicklungsalter stets viel stärker ausgebildet ist, als im reifen Gehirn. Man werfe nur einen Blick auf die oben wiedergegebenen

Photogramme von jugendlicher Rinde! Je älter das Individuum wird, desto mehr tritt die Schicht zurück und ihre hauptsächliche Umgestaltung beruht gerade darin, daß sie im ausgewachsenen Gehirn in der Mehrzahl der Rindentypen als selbständige Bildung überhaupt verschwindet und mit der darunter gelegenen Pyramidenschicht mehr oder weniger vollkommen zusammenfließt. Hier handelt es sich also um Rückbildung oder Auflösung einer ursprünglich vorhandenen Grundschicht. Nur in relativ wenigen Bezirken bewahrt die äußere Körnerschicht ihren selbständigen Charakter als besondere Schicht,

Fig. 38. Kaninchen.

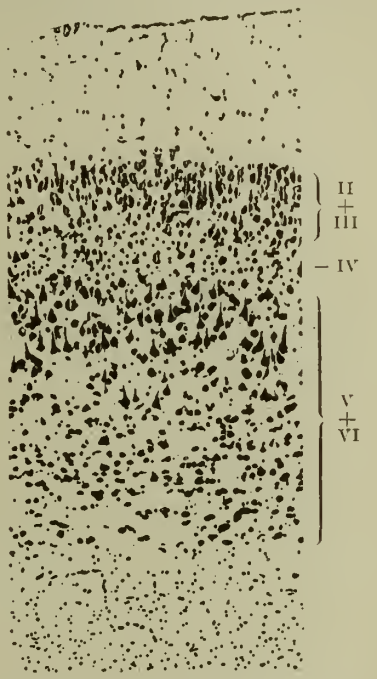


Fig. 39. Fliegender Hund.

Fig. 38–41. Der Typus retrosplenialis, Feld 29 der Hirnkarten, von 4 verschiedenen Tieren als Beispiel einer polymorphen heterotypischen Rindenformation. 66:1, 10 μ. (Siehe Seite 65 u. 107.)

Gemeinsame Merkmale bei allen 4 Tieren sind:

a) die Rückbildung und Verschmelzung der II. und III. Schicht,
b) die mächtige Entwicklung und gleichzeitige Verschmelzung der V. u. VI. Schicht,
c) die einseitige Ausbildung der IV. Schicht,
d) die sehr breite I. Schicht.

und zwar derart, daß sie eine Lage dichtestehender, kleiner, polymorpher Elemente unterhalb der Molekularschicht darstellt und sich durch ihren Zellreichtum und die kleineren Zellformen von der eigentlichen Pyramidenschicht abhebt. Beim Menschen findet sich dieses Verhalten angedeutet in **Fig. 32**; beim Affen ist eine ausgesprochenere II. Schicht in den **Fig. 21 u. 29** zu sehen, noch deutlicher tritt sie in **Fig. 15 u. 19** vom Känguruh hervor, während sie beim Kaninchen **(Fig. 18)** und Wickelbär **(Fig. 17)** so gut wie gänzlich fehlt.

Eine besondere Ausgestaltung erfährt die II. Schicht in gewissen heterogenetischen Typen des Rhinencephalon, namentlich in der Area 28

Fig. 40. Känguruh.

Fig. 41. Halbaffe (*Lemur*).

meiner Hirnkarten, sodann in Gebieten des Schläfenlappens, welche unmittelbar an den Sulcus rhinalis posterior angrenzen, also den Feldern 35

und 36, sowie schließlich in basalen Teilen der Insel. Überall hier haben sich die ursprünglich körnerartigen Elemente zu auffallend großen, vielgestaltigen Formen umgewandelt, welche als geschlossene und zusammenhängende Zellage eine besondere, deutlich abgegrenzte II. Schicht bilden. Als Beispiele dienen die **Fig. 24—26** u. **36—37**.

Eine ungewöhnliche Rückbildung der II. Schicht, gleichzeitig mit hochgradiger Verkümmerung der III. Schicht verbunden, findet sich in dem *Typus retrosplenialis granularis*, der von vier verschiedenen Tieren in Fig. 38—41 dargestellt ist. Da hier neben der Rückbildung der II. und III. Schicht eine Verschmelzung der V. und VI. Grundschicht einhergeht und zugleich eine einseitig starke Ausbildung der inneren Körnerschicht besteht, welche besonders in Fig. 38 und 39 sehr mächtig ist, so bildet dieser Typus ein charakteristisches Beispiel für das gleichzeitige Vorkommen regressiver und progressiver Umbildungen an den Grundschichten eines Cortextypus.

Noch größeren örtlichen Veränderungen als die äußere Körnerschicht unterliegt bei Mensch und Tier die *Lamina granularis interna* oder innere Körnerschicht Meynerts (IV). Sie ist die variabelste Schicht überhaupt, und auf ihrer Umgestaltung beruhten die extremsten Varianten der Cortextektonik. Die beiden hauptsächlichsten Modifikationen, namentlich die völlige Rückbildung der Schicht einerseits und ihre Verdoppelung andrerseits, wurden bereits bei der entwicklungsgeschichtlichen Ableitung des Grundtypus besprochen. Daß diese nämlichen Umwandlungsformen sich in den Grundzügen durch die ganze Mammalierreihe wiederholen, lehrt ein Vergleich der beigegebenen Photogramme; es sei namentlich auf die **Fig. 58—63** verwiesen, welche das völlige Fehlen der Schicht im agranulären Riesenpyramidentypus bei verschiedenen Ordnungen zeigen, ferner auf die **Fig. 68** bis **76**, aus denen die Spaltung der inneren Körnerschicht im Calcarinatypus ebenfalls bei mehreren Gruppen hervorgeht. Sehr erhebliche örtliche Unterschiede bestehen im Zellreichtum der Schicht auch unter den granulären Formationen. Es gibt solche homotypische Rindengebiete, also mit erhaltener Sechsschichtung, in denen die innere Körnerschicht infolge ihrer mächtigen Entwicklung das ganze Querschnittsbild beherrscht und andrerseits solche, bei denen diese Schicht, obzwar vorhanden, doch derart zurücktritt, daß sie nur bei genauestem Zusehen als Schicht erkennbar wird. Man vergleiche vom Menschen etwa die **Fig. 16** u. **28** miteinander. In ersterer bildet die IV. Schicht eine dicht geschlossene, kleinzellige Lage, in letzterer ist sie durch relativ spärliche, diffuser zerstreute Körnerzellen nur schwach angedeutet. Zahlreiche ähnliche Beispiele finden sich in meinen beiden Monographien über die Hirnrinde der Affen und Halbaffen mikrophotographisch belegt. Die speziellen Zellformen der inneren Körnerschicht sind gleichfalls in verschiedenen Gegenden recht verschiedene; stellenweise besteht sie nur oder fast nur aus kleinen protoplasmaarmen, sich dunkel färbenden Rundzellen oder Granula, in anderen Regionen wird sie aus vielgestaltigen kleineren und auch größeren Zelltypen zusammengesetzt. (Siehe auch Seite 113 ff.)

c) Eine mittlere Variabilität, verglichen mit den eben besprochenen Schichten, besitzen die III. und V. Grundschicht — *Lamina pyramidalis* und *Lamina ganglionaris.* Extreme Variationen im Sinne der obengenannten fehlen hier, nur daß es in manchen retrolimbischen Typen, namentlich von makrosmatischen Säugern, zu einer weitgehenden Verschmelzung und gleichzeitigen Rückbildung der III. und II. Schicht kommt, wie die obigen Fig. 38—41 zeigen. Ihre regionären Umgestaltungen beruhen im übrigen vorwiegend auf der Ausbildung besonderer Zellformen, welche sich vielfach zu einer neuen Unterschicht gruppieren; sodann kommen große örtliche Verschiedenheiten in der Breite der beiden Schichten vor, und schließlich beobachtet man als häufigstes Merkmal eines bestimmten regionären Typus die Verschmelzung mit den Nachbarschichten zu einem einzigen Zellstratum. Wir wollen auch diese Verhältnisse an einzelnen Beispielen illustrieren.

Die *Lamina pyramidalis* oder Pyramidenschicht Meynerts (III) ist in verschiedenen Windungsabschnitten ein und desselben Gehirnes sehr verschieden breit. Wie sich ihre Breite ganz plötzlich ändert, sieht man an der Übergangsstelle des Calcarinatypus in den Occipitaltypus bei sehr vielen Säugern; beim Menschen in **Fig. 68**, beim Affen in **Fig. 69—71.** Eine ähnliche Reduzierung der III. Schicht ist in den **Fig. 38—41** aus der Regio retrosplenialis abgebildet. Gleichzeitig besteht hier eine völlige Verschmelzung der III. und II. Schicht, so daß beide zusammen nur eine ganz schmale Lage mittelgroßer pyramidaler Zellen über der inneren Körnerschicht (IV) darstellen. Von dem gleichen Verschmelzungsvorgange in anderen Gebieten, besonders auch beim Menschen, wurden schon früher Belege gegeben. Längst bekannt und schon von Meynert beschrieben ist die Tatsache, daß sich die Pyramidenschicht häufig in zwei Lagen trennt, eine äußere vorwiegend klein- und mittelgroßzellige *Sublamina parvopyramidalis* (IIIa) und in eine tiefe großzellige *Sublamina magnopyramidalis* (IIIb), wie dies beispielsweise in **Fig. 42** am Occipitaltypus vom Menschen hervortritt.

An der *Lamina ganglionaris* (V) oder Ganglienschicht Hammarbergs ist die bekannteste Differenzierungsform die Ausbildung der Betzschen Riesenzellen im Riesenpyramidentypus, oder der „motorischen Area" mancher Autoren (**Fig. 7 u. 43**). Das Charakteristikum dieser Rindenformation beruht, abgesehen von dem Verschwinden der inneren Körnerschicht, gerade in der Ausgestaltung jener monströsen Zellformen, welche zuerst Betz beschrieben hat. Auch im Typus praeparietalis (Feld 5 der Hirnkarten) ist die V. Schicht durch solche mächtige Ganglienzellen ausgezeichnet (**Fig. 16, 17 und 23**). In manchen Stirnhirntypen des Menschen bildet sich innerhalb

der Ganglienschicht dicht unter der inneren Körnerschicht eine besondere Lage mittelgroßer vielgestaltiger Ganglienzellen aus, so daß die ganze Schicht in zwei Unterschichten, eine äußere zellreiche und eine innere zellärmere, zerfällt. Das gleiche Verhalten habe ich vom Affen und Halbaffen in der III. und VII. Mitteilung beschrieben und abgebildet. In wieder anderen Formationen vermischen sich die Zellen der Schicht so mit denen der darunter gelegenen VI. Schicht, daß beide völlig miteinander verschmelzen; dies kommt besonders in rostralen Abschnitten des Gyrus cinguli und in oromedialen Teilen des Stirnhirns vor. Für alle Einzelformen hier Belege zu geben muß ich mir versagen; es mag genügen, die Richtungen anzudeuten, nach denen sich eine Schicht aus ihrer Urform modifiziert.

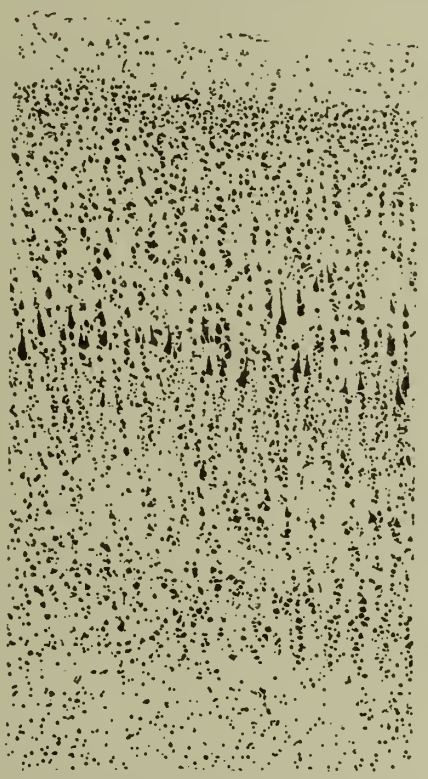


Fig. 42. Occipitaltypen vom erwachsenen Menschen. 66 : 1, 10 μ.
Teilung der Lamina pyramidalis (III) in eine klein- und großzellige Sublamina IIIa und IIIb.

Es sind demnach im Prinzip sehr verschiedenartige Vorgänge der embryonalen und postembryonalen Entwicklung, welche die im Keime ursprünglich einheitliche Anlage der Rindenschichtung zu einer Vielheit struktureller Gewebsbezirke, also zu einer Art Organkomplex, umwandeln und so die reichgestaltete Differenzierung der fertigen Großhirnrinde bedingen. Die differenzierenden Umbildungen vollziehen sich, wie aus den beigegebenen Mikrophotogrammen hervorgeht, beim Menschen wie beim Tier, teilweise örtlich eng begrenzt, so daß an einer Stelle ein scharfer Übergang zwischen zwei verschiedenen Struk-

turformationen entsteht. Teilweise aber gehen, räumlich betrachtet, die tektonischen Umgestaltungen im Rindenquerschnitt nur ganz allmählich vor sich, so daß von scharfen Grenzen keine Rede sein kann. Die Veränderungen im Schichtenbilde haben dann einen fließenden Charakter, ähnlich oder noch mehr als es z. B. in Fig. 17 und 23 der Fall ist. In solchen Fällen bedarf es großer Übung und Erfahrung, um die Strukturunterschiede resp. Grenze zwischen zwei ineinander übergehenden Feldern überhaupt zu erkennen. Beim menschlichen Gehirn speziell bilden diese letzteren die überwiegende Mehrheit; dies gilt besonders bezüglich vieler Formationen des Scheitel- und Stirnlappens und ich gestehe gerne, daß es nicht selten erst an photographischen Übersichtsbildern möglich ist, eine sichere Entscheidung über das Vorhandensein solcher Differenzen zu treffen. Die Mikrophotographie hat mir in dieser Hinsicht unschätzbare Dienste für die Lokalisation geleistet.

Die Modifikationen der Tektonik bestehen, wie wir gesehen haben, ganz allgemein entweder in der Auflösung bzw. Verschmelzung einzelner ontogenetischer Grundschichten oder in der Abspaltung und Differenzierung von Unterschichten aus einer Grundschicht oder schließlich in Verschiebungen der Breitenverhältnisse der Schichten, der Zellgröße, Zellform und des Zellreichtums. Dabei ist aber zu beachten, daß keines dieser modifizierenden Prinzipien jemals für sich allein eine neue Strukturformation entstehen läßt; stets ist es vielmehr das Zusammenwirken und die Vermischung mehrerer variierender Momente, durch welche an einer umschriebenen Stelle die tektonische Umbildung und Differenzierung eines Rindengebietes herbeigeführt wird.

So beobachtet man beispielsweise sehr häufig, daß eine Verschmälerung der Rinde gleichzeitig mit Vermehrung des Zellreichtums und mit Verkleinerung der Zellformen einhergeht und umgekehrt Verbreiterung der Rindendicke mit Verminderung und Vergrößerung der Zellen; mit anderen Worten, zellreiche Rindentypen sind meist durchschnittlich schmal, während die relativ zellarmen Typen im allgemeinen zu den breiteren Formationen gehören; und ebenso besitzen großzellige Formationen meist eine sehr beträchtliche Querschnittsbreite, die kleinzelligen Typen,

speziell die körnerreichen Occipitaltypen dagegen zählen zu den relativ schmälsten. Ausnahmen hiervon kommen jedoch vor, insbesondere im Gyrus einguli und hippocampi.

Für alle diese Gesetzmäßigkeiten finden sich Belege in meinen früheren Beiträgen zur histologischen Lokalisation und in den beigegebenen Abbildungen. Man vergleiche die Mikrophotographien des III. Beitrages über die Cercopitheeinen mit den Photogrammen der homologen Typen von den Lemuriden im VII. Beitrag und wird überall bei genauer Betrachtung des gegenseitigen Verhältnisses von Zelldichtigkeit, Zellgröße und Rindenbreite diese Ausführungen bestätigt finden. Das gleiche gilt für den Menschen.

Ähnliche Kombinationen ließen sich aber noch in großer Zahl anführen. Als wichtigstes Ergebnis unserer Feststellungen ist festzuhalten: Wo neue individuelle Zellformen an einer Stelle der Großhirnrinde auftreten, da modifiziert sich stets auch in irgendeiner Weise die übrige Schichtungstektonik des Rindenquerschnittes und umgekehrt, wo sich das tektonische Gesamtbild der Rinde ändert, da wird man immer auch irgendwelche Variationen im morphologischen resp. histologischen Verhalten der einzelnen Zellelemente erwarten dürfen. Damit ist aber schon ausgedrückt, daß wir vom lokalisatorischen Standpunkte aus unsere Aufmerksamkeit nicht der einzelnen Schicht oder der einzelnen Zelle, sondern dem Gesamtquerschnitt zuwenden müssen, und daß die gesamte Quersehnittstektonik einer bestimmten Rindenstelle die lokalisatorische Einheit darstellt. Dafür sprechen mit Nachdrücklichkeit auch die unten folgenden vergleichend-anatomischen Betrachtungen. Natürlich ist es leichter, eine einzelne neue Zellart zu erkennen, als eine Komplexität histologischer Strukturmerkmale zu identifizieren, und es erfordert im Einzelfalle große Übung und Erfahrung, um alle die genannten Eigentümlichkeiten richtig zu deuten und eventuelle pathologische Abweichungen als solche zu bewerten.

III. Kapitel.

Besonderheiten der zellulären Cortextektonik bei verschiedenen Tieren.

Wir haben bisher die Prinzipien untersucht, nach denen sich die Zellschichtung der Großhirnrinde bei einem Säugetier regionär modifizieren kann und dabei festgestellt, daß die tektonischen Umwandlungsformen in der ganzen Säugetierklasse in den Grundzügen die gleichen sind. Es ergibt sich daraus die wichtige biologische Tatsache, daß der Cortex des Säugergehirns nicht nur nach einem gemeinsamen genetischen Grundplan angelegt ist, sondern auch in seiner späteren Entwicklung nach einheitlichen Gesetzen ausgebaut wird.

Trotz dieser Übereinstimmung in Anlage, Entwicklung und Wachstum besitzt jedes Säugetier, wie das vergleichende Studium zeigt, als Produkt von Anpassung und Vererbung bestimmte, aus der speziellen Entwicklungsrichtung seines Gehirnlebens hervorgegangene besondere Struktureigentümlichkeiten sowohl der Gesamtrinde wie einzelner Rindentypen. Diese sind für jede Art oder wenigstens jede größere Gruppe von ganz bestimmtem Charakter und verleihen dem Gehirnbau sein eigenes Gepräge, so daß es unter Umständen möglich wird, aus der besonderen Form des Rindenbaues auf die Zugehörigkeit zu einer Tierart oder Ordnung zu schließen.

Wie groß die speziellen Abweichungen bei manchen Tieren sind, geht schon daraus hervor, daß die meisten Forscher für niedrigstehende Gruppen, z. B. Cajal für Nager, Haller für Monotremen, Marsupialier und Mikrochiropteren, überhaupt eine grundsätzlich andere Rindenorganisation postulieren.

Hier alle Einzelfälle von Abweichungen zu besprechen, würde zu weit führen und die Aufgabe dieser Grundlegung überschreiten.

Ich kann wieder nur die Richtungen andeuten, in denen sich in der Mammalierreihe die Umbildung der Schichtung resp. des Rindenquerschnittes vollzieht, also nur Grundlinien geben, nach denen sich künftighin das spezielle vergleichende Rindenstudium zu richten hat.

Im allgemeinen wird man drei Möglichkeiten zu unterscheiden haben:

1. strukturelle Abänderungen allgemeiner Art im Querschnittsbilde der Gesamtrindenfläche,

2. eine spezifische Ausgestaltung von Einzelschichten bei gewissen Tieren und

3. Besonderheiten in der Tektonik einzelner Rindenfelder bei einer Art oder Ordnung.

Wir wollen diese drei Variationsformen gesondert betrachten, müssen dabei aber im Auge behalten, daß sie in Wirklichkeit überall nebeneinander vorkommen und durch ihr Zusammenwirken erst den besonderen Charakter des Cortex bei einer Spezies bedingen.

1. Allgemeine Besonderheiten der Cortextektonik bei verschiedenen Tieren.

Wenn man eine Reihe von Säugetiergehirnen verschiedener Ordnungen auf ihre Rindenstruktur miteinander vergleicht, so ergeben sich schon für eine oberflächliche Betrachtung allgemeine Differenzen weitgehender Art. Die Unterschiede beziehen sich, abgesehen von den oben besprochenen speziellen regionären Modalitäten der einzelnen Typen, auf die Schichtenbildung im allgemeinen, auf die Rindendicke, auf den Zellreichtum und auf die durchschnittliche Zellgröße.

Diese Differenzen sind auch den älteren Forschern nicht verborgen geblieben, und da die örtlichen Verschiedenheiten im Rindenbau eines Gehirnes noch größtenteils unbekannt waren, suchte man in jenen die spezifischen Strukturmerkmale für die einzelnen Tiergruppen. So hat es denn auch nicht an Versuchen gefehlt, die Gehirne nach solchen allgemeinen tektonischen Kennzeichen systematisch zu gruppieren; insbesondere sollten Zellreichtum, Zellgröße und Rindendurchmesser Kriterien bilden

für die höhere oder niedrigere Rangstellung einer Art in der Tierreihe oder auch für die höhere oder niedere Organisation des Gehirns resp. des „Seelenlebens“ des betreffenden Tieres.

Allerdings stehen die Ansichten der Autoren in dieser Beziehung vielfach untereinander in kontradiktorischem Widerspruch.

Bezüglich der Rindenbreite hat man früher allgemein angenommen, daß sie in der Tierreihe absteigend geringer werde, der Mensch besitze die breiteste, niedere Tiere eine zunehmend schmälere Rinde je weiter man im System nach unten gehe. Das gleiche galt für die Zellgröße, auch sie soll bei niederen Tieren progressiv abnehmen. Marburg hat speziell bei den Affen gefunden, daß in der Reihe absteigend die Größe der Pyramidenzellen abnimmt und das kleine Element vorherrschend wird. Die Ansicht, daß die Schichtung bei niederen Tieren weniger ausgeprägt sei als bei höheren, wurde neuerdings, wie wir gesehen haben, besonders von Cajal und Haller vertreten. Im Gegensatz dazu behauptet Marburg, daß bei niederen Affen die Schichten geradezu besser hervortreten als bei höheren; je zellreicher ein Gehirn sei, desto mehr verwischen sich die Schichten. Was den Zellreichtum anlangt, so ist besonders die auf seine Theorie vom „nervösen Grau“ gestützte Auffassung von Nißl bislang maßgebend gewesen, daß bei Tieren um so mehr Zellen auf die Raumeinheit in der Rinde kommen, je tiefer die Entwicklungsstufe des Tieres sei. Danach hätten die niedrigsten Tiere die zellreichste Rinde. Dem stehen die Beobachtungen von Kaes gegenüber, welcher gerade die niedrigere (minderwertige) Rinde zellärmer findet, und Marburg stimmt ihm für die Affen bei, indem er gleichfalls feststellte, daß die Rinde um so zellärmer wird, je tiefer man in der Affenreihe hinabsteigt.

Wir haben also eine ganze Blütenlese widersprechender Angaben und Befunde. Wie verhält es sich nun tatsächlich damit? Ich denke, daß meine Abbildungen schon bei flüchtigem Vergleich eine eindeutige Antwort auf die aufgeworfenen Fragen zu geben vermögen[1]).

[1]) Es sei nochmals hervorgehoben, daß es sich um Mikrophotographien einheitlicher Vergrößerung und Schnittdicke handelt. Auch die Vorbehandlung der Gehirne war eine gleichartige. Die Figuren lassen also einen direkten numerischen Vergleich der Rindenbreite, der Schichtung, des Zellreichtums und der Zellgröße zu.

a) Die Rindenbreite.

In einer Abhandlung „Über Rindenmessungen" habe ich unlängst gezeigt, daß beim Menschen der Durchmesser oder die Dicke der Großhirnrinde schon unter physiologischen Verhältnissen in sehr weiten Grenzen gesetzmäßigen örtlichen Schwankungen unterliegt; als mittlere Grenzwerte habe ich 1,5—4,5 mm festgestellt, woraus hervorgeht, daß beim Menschen gewisse Bezirke regelmäßig eine dreifach höhere Rindenbreite besitzen als andere.

Das gleiche gilt nun auch für andere Säuger, und es läßt sich an der Hand der beigegebenen Mikrophotogramme leicht nachweisen, daß diejenigen Strukturtypen, denen beim Menschen eine große Durchschnittsbreite des Rindenquerschnittes zukommt, ceteris paribus (Ausnahmen kommen vor) auch beim Tier relativ, d. h. im Vergleich zu anderen Typen des nämlichen Gehirns, sehr breit sind. Daraus ergibt sich die Folgerung, daß man für vergleichende Messungen stets nur identische, bzw. wenn es sich um einen Vergleich verschiedener Tiere handelt, nur **homologe** Stellen heranziehen darf. Systematische Untersuchungen hierüber sind im Gange und teilweise schon abgeschlossen; die ausführlichen Tabellen können hier nicht wiedergegeben werden, und ich muß mich auf eine Zusammenstellung der Messungswerte einiger wenigen Typen von verschiedenen Tieren beschränken. Als Beispiele wurden solche Strukturformationen gewählt, über deren Homologie bei den verschiedenen Tieren kein Zweifel bestehen kann. Tabelle 3 enthält die Ergebnisse. Die Zahlen stellen Mittelwerte im Sinne der von mir kürzlich entwickelten Grundsätze über Rindenmessungen dar[1]).

Tabelle 3 auf Seite 74 zeigt nun zunächst, daß auch bei den Tieren ähnliche Differenzen der Rindenbreite zwischen verschiedenen regionären Typen bestehen wie beim Menschen. Der Riesenpyramidentypus (4) ist überall viel breiter als der Calcarinatypus (17); bei den Affen reichlich doppelt so breit; der entorhinale Typus (28) verhält sich zu den beiden genannten Typen verschieden, meist nimmt er eine Mittelstellung ein. Die Regio retrosplenialis (Typus 29) repräsentiert die schmälste Rinde.

[1]) Über Rindenmessungen. Zentralbl. f. Nervenhlk. 1908; ferner Neurol. Zentralbl. 1909.

Tabelle 3. Rindenbreite homologer Typen bei verschiedenen Tieren (Mittelwerte in mm).

Typus[1])	Mensch[2])	Meerkatze	Krallenaffe	Halbaffe (Mohrenmaki)	Fliegender Hund	Igel	Wickelbär	Kaninchen	Ziesel	Känguruh
4	3,0—4,5	3,0	2,15	2,3	1,9	1,87	2,17	2,7	2,1	2,8—3,1
6	3,0—3,8	2,5	2,17	2,3	1,6	2,1	2,0	2,33	2,18	—
7	3,08	2,0	1,73	1,67	1,7	1,78	1,7	2,2	1,73	2,2
17	2,3—2,6	1,7	1,26	1,55	1,76	1,5	1,9	1,8	1,37	1,9
28	2,5	1,6	1,14	1,35	1,52	1,6	1,9	1,2	1,13	1,7
29	2,3	1,1	1,07	1,19	1,4—1,76	0,8	1,67	0,8—1,5	0,75	1,2

Die größte Rindenbreite (Typus 4 und 6) beträgt bei vielen Tieren doppelt und dreifach mehr, als die Breite anderer Typen, beispielsweise Typus 17 und 29 des gleichen Tieres.

Vergleicht man die einzelnen homologen Typen der verschiedenen Tiere untereinander, so ergibt sich, daß zwar der Mensch die absolut breiteste Rinde hat, was die vorliegenden Formationen anlangt; aber schon bei den niederen Affen tritt eine Ausnahme von jener oben erwähnten Regel ein, sie besitzen eine außerordentliche Schmalheit der Typen 17, 28 und 29 und stehen in dieser Hinsicht weit hinter den meisten Vertretern der niedrigeren Ordnungen zurück. Von besonderer Bedeutung für unsere Frage ist die Tatsache, daß die im System tief stehende Ordnung der Marsupialier in dem hier vertretenen Känguruh eine mittlere Rindenbreite besitzt, welche die aller anderen höheren Tiere übertrifft und in manchen Regionen nahe an die des Menschen heranreicht. Auch Echidna besitzt eine verhältnismäßig breite Rinde.

Daraus geht aber unbestreitbar hervor, daß irgendwelche Gesetzmäßigkeit der relativen Rindenbreiten, welche der systematischen Stellung der Tiere parallel läuft,

[1]) Die Lage der entsprechenden Felder ist aus den im II. Abschnitt enthaltenen Hirnkarten zu ersehen. Die Messungen betreffen nur die Windungskuppe.

[2]) Über die abweichenden Zahlen der menschlichen Hirnrinde bei Kaes siehe meine Ausführungen über Rindenmessungen, Zentralbl. f. Nervenhlk. 1908 und Neurol. Zentralbl. 1909.

nicht besteht. Ich habe vielmehr feststellen können, daß die mittlere Rindenbreite eines Gehirns innerhalb gewisser Grenzen weit eher von der Körpergröße seines Trägers bzw. von dem Gehirnvolumen (Hirngewicht) abhängig ist, als von der Zugehörigkeit zu einer Ordnung.

Tabelle 4. Verhältnis von Körpergröße und Hirngewicht zur Rindenbreite.

Ordnung	Spezies	Körper- u. Hirngewicht in Gramm	Rindenbreite in mm Typus 4	Typus 7
Affen	Cercopithecus	2500 : 85,0	2,8	2,0
	Hapale	200 : 8,0	2,1	1,7
Halbaffen	Lemur	1800 : 23,0	2,3	1,67
	Microcebus	62 : 1,9	2,0	1,5
Chiropteren	FliegenderHund	375 : 7,0	1,9	1,7
	Fledermaus	23 : 0,3	0,4	—
Insektivoren	Igel	700 : 3,5	1,87	1,78
	Maulwurf	75 : 1,3	1,3	1,0
Rodentier	Kaninchen	2200 : 10,0	2,7	2,2
	Ziesel	200 : 2,2	2,1	1,8
	Hausmaus	20 : 0,4	1,25	0,8
Marsupialier	Känguruh	5000 : 25,0	2,8 (3,1)	2,2
	Didelphys	1100 : 5,5	1,4	1,1

Zum Beweise dessen habe ich von mehreren Ordnungen (Primaten, Prosimier, Chiropteren, Insektivoren, Rodentier, Marsupialier) je eine große und eine kleine Spezies untersucht; das Ergebnis ist in **Tabelle 4** zusammengestellt. Die Zahlen sind wieder Mittelwerte aus mehreren Messungen. Es zeigt sich darin offenkundig eine gewisse, wenn auch nur äußerliche Korrelation zwischen Körpergröße, Hirngewicht und Rindenbreite.

Nach dem Vorstehenden läßt sich also nur sagen, daß von zwei Spezies der gleichen Familie oder der gleichen Ordnung im allgemeinen die kleinere Form oder diejenige mit dem geringeren Hirnvolumen auch eine geringere absolute Rindenbreite besitzt. Die Verschmälerung der Rinde ist jedoch nicht annähernd proportional der Verringerung des Hirngewichts resp. Körpervolumens. Man vergleiche

die Verhältnisse bei Kaninchen, Ziesel und Hausmaus; das Körpergewicht verhält sich wie 1 : 10 : 100, die Rindenbreite dagegen nicht ganz wie 1 : 2 : 3. Kleine Tiere besitzen also eine relativ größere Rindenbreite als große Tiere der gleichen Ordnung.

Abgesehen von dieser, wie mir scheinen will, rein äußerlichen Beziehung zwischen Hirnmasse und Rindenbreite, lassen sich aber konstante Relationen der Rindenbreite in der Mammalierreihe selbst für homologe Typen nicht mehr nachweisen, auch nicht innerhalb einer Ordnung. Unbekümmert um sein nächstes Verwandtschaftsverhältnis wird in einer Gruppe das größere Tier im ausgewachsenen Zustande (!) immer auch die absolut breitere Rinde besitzen. Dafür ließen sich zahlreiche Beispiele aus der Ordnung der Raubtiere und Huftiere anführen. Über den Kreis einer Ordnung hinaus oder gar für die ganze Mammalierklasse eine feste Korrelation annehmen zu wollen, widerspricht allen Tatsachen. Solche allgemeine Sätze, wie der, daß die Rinde bei niederen Tieren schmäler wird oder jene andere noch weitergehende Fassung von Kaes, daß die höher entwickelte Rinde die schmälere sei, sind gänzlich unhaltbar. Die Unrichtigkeit des letzteren Satzes hat schon Marburg für die Affen auf Grund vergleichender Messungen nachgewiesen.

b) Die Zellgröße.

Die Verhältnisse liegen hier noch verwickelter; die Verschiedenheit des Zellvolumens an verschiedenartigen Zellen der Rinde ist beim gleichen Tiere schon außerordentlich groß. Man vergleiche beispielsweise vom nämlichen Affen einen Querschnitt durch die frontale, präzentrale und occipitale Rinde, wie es in den Fig. 50—52 bei einheitlicher Vergrößerung zu sehen ist. Hammarberg hat für den Menschen in unsäglich mühsamen Messungen numerische Feststellungen an einer Anzahl von Rindengebieten gemacht. Eine einfache Relation zwischen der Zellgröße verschiedener Tiere läßt sich überhaupt nicht aufstellen. Streng genommen dürfen natürlich nur homologe Zellelemente miteinander verglichen werden. An dem Nachweis solcher zellulärer Homologien fehlt es aber noch durchaus. Mit Sicherheit steht die Homologie nur für eine Zellart, die Betzschen Riesen-

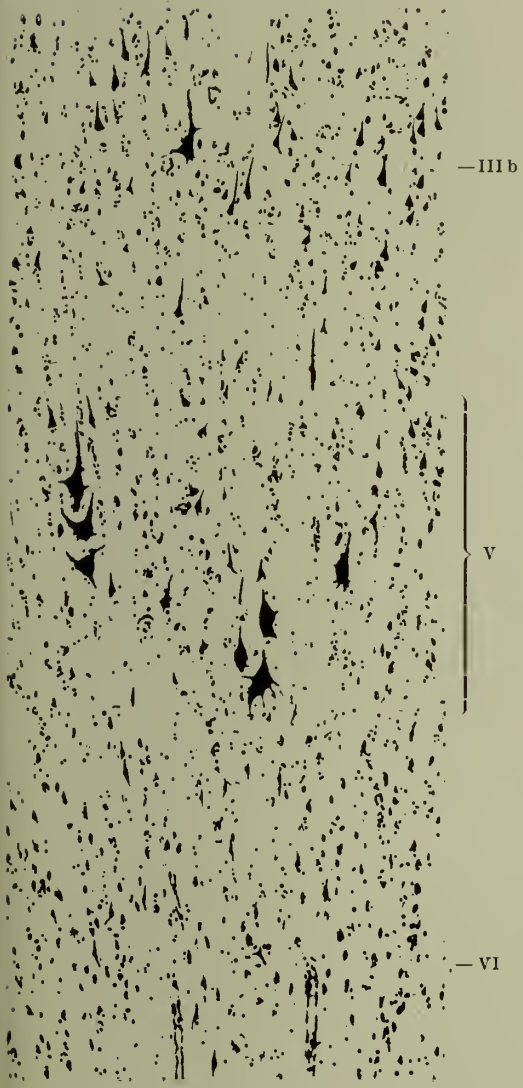


Fig. 43. Mensch.

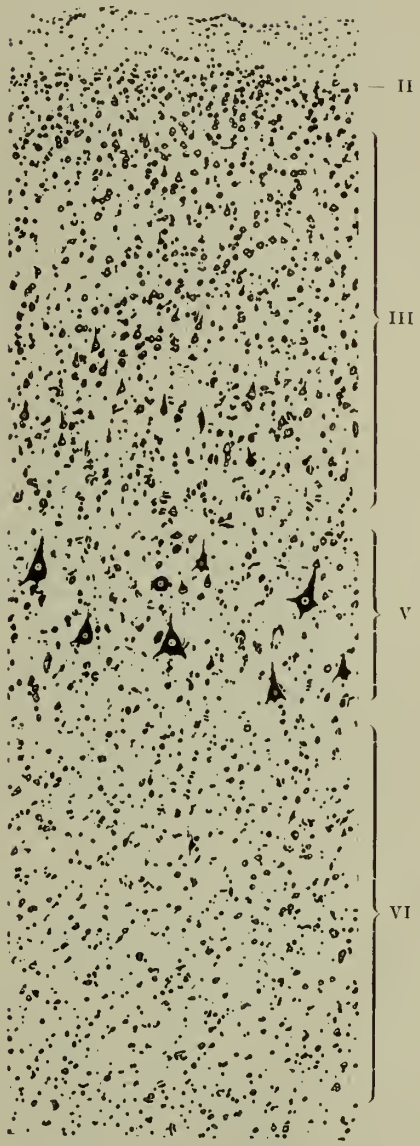


Fig. 44. Affe (*Cercopithecus*).

Fig. 43—49. Der gleiche Typus verschiedener Mammalier. 66 : 1, 10 μ. Riesenpyramidentypus (Feld 4 unserer Hirnkarten) von Mensch, Affe, Halbaffe, Wickelbär, Fliegendem Hund, Kaninchen und Bergkänguruh. Man beachte die Verschiedenheiten in der Breite der Rinde, der Zellgröße, dem Zellreichtum und insbesondere in der Anordnung der Riesenpyramiden. Vom Menschen sind aus Raummangel nur die Schichten III b—VI dargestellt.

Bezüglich der Anordnung der Risenzellen ist zu unterscheiden:

a) der kumuläre Typus (Fig. 43),
b) der unilaminäre Typus (Fig. 46),
c) der multilaminäre Typus (Fig. 44, 45 u. 48),
d) der solitäre Typus. (Siehe auch Seite 100 ff.)

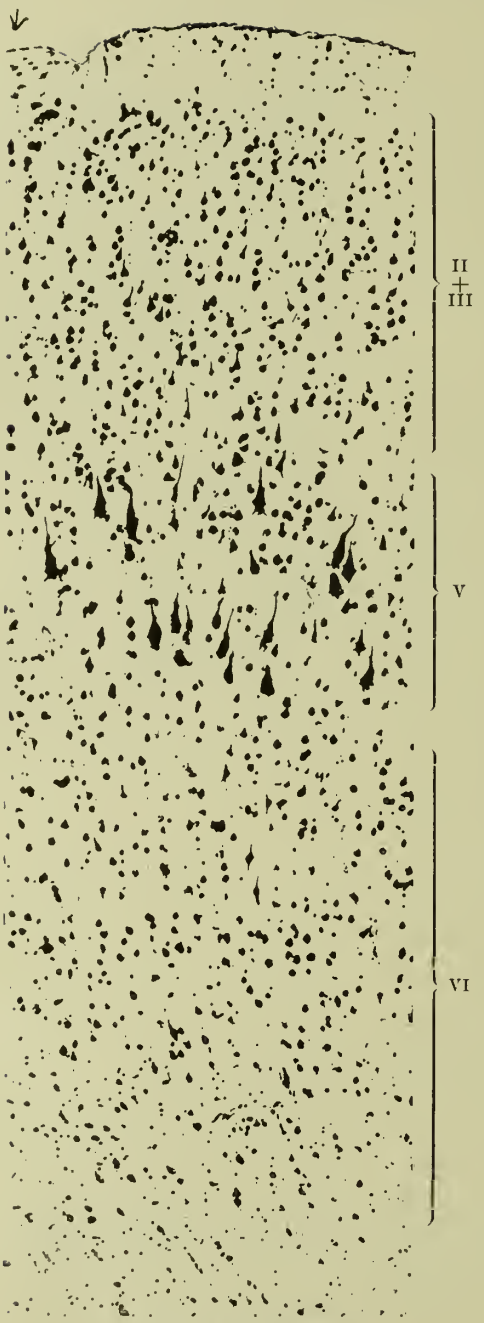


Fig. 45. Halbaffe (*Lemur*).

zellen, fest, ich werde mich daher hier zur Erläuterung des Prinzips auf dieses Beispiel beschränken.

In den **Fig. 43—49** sind die Betzsehen Riesenzellen versehiedener Tiere aus der Area 4 unserer Hirnkarten oder dem Riesenpyramidentypus bei einer einheitliehen Vergrößerung von 66 : 1 nebeneinander dargestellt. Daraus ersieht man, daß diese Zellart beim Menschen und Wickelbär annähernd gleieh groß ist. Wenn man viele Präparate miteinander vergleieht, kann man sieh allerdings überzeugen, daß die größten dieser Zellen beim Wiekelbär diejenigen beim Mensehen noeh an Umfang übertreffen. Doeh bestehen gerade in dieser Beziehung beim Menschen, und wie mir seheint aueh beim Tier, nieht unerhebliehe individuelle Differenzen, so daß man mit der Aufstellung von Relationen sehr vorsichtig sein muß.

Bei niederen gyreneephalen Affen sind diese Zellen durehsehnittlieh kleiner, bei den Halbaffen wieder kleiner und am kleinsten unter den Primaten und Prosimiern bei den lissencephalen Krallenaffen. Bei anderen Ordnungen (außer den Ungulaten) konnte ieh eine besonders auffallende Größe dieser Zellart, welehe sie von den größeren Zellformen der Naehbarrinde

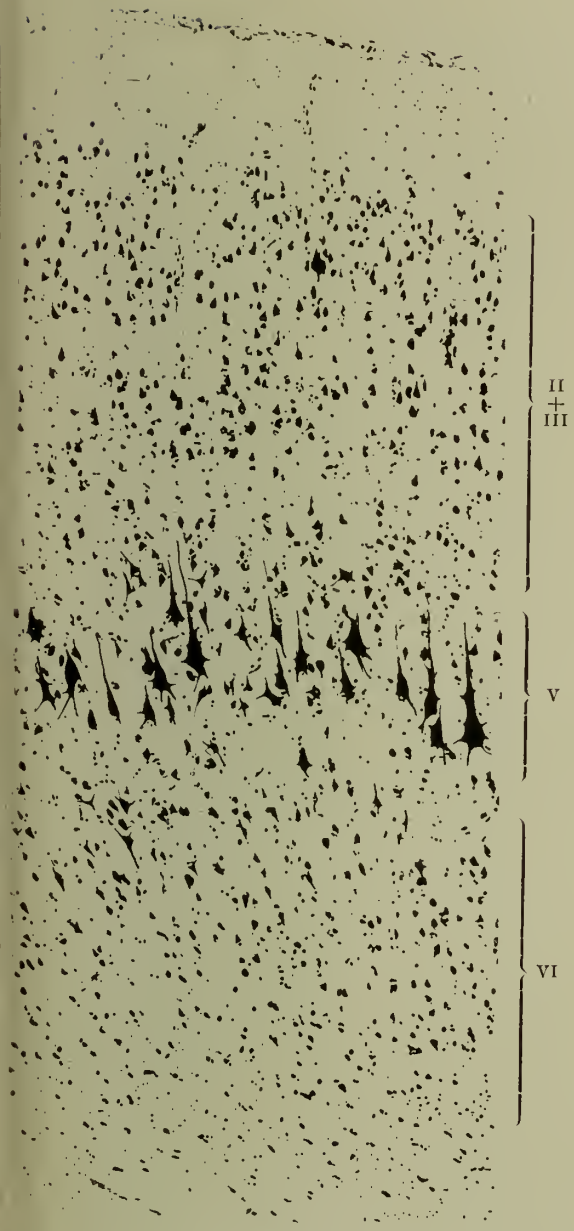


Fig. 46. Wickelbär.

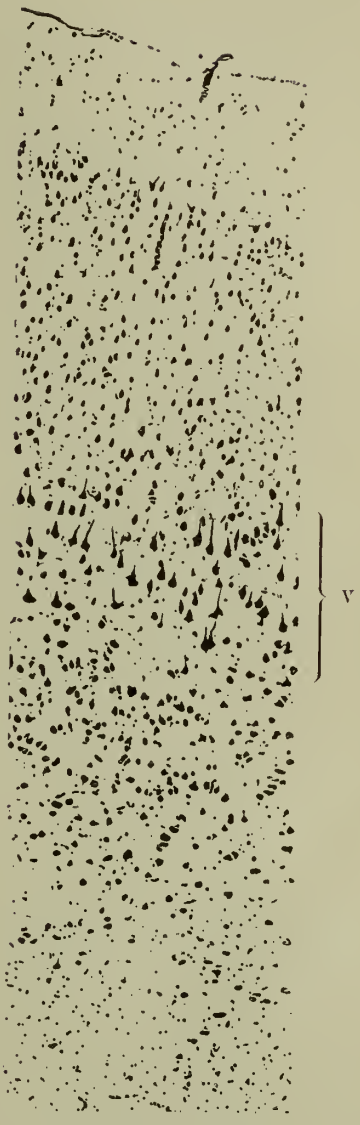


Fig. 47. Fliegender Hund.

Fig. 48. Kaninchen.

Fig. 49. Känguruh (jugendlich).

wesentlich unterscheidet, überhaupt nicht mehr feststellen. Man sehe Fig. 48 vom Kaninchen und Fig. 49 vom Bergkänguruh!

Danach stehen sich also Mensch und gewisse Raubtiere, namentlich Feliden und Ursiden (Wickelbär), am nächsten, sie besitzen die absolut größten Riesenpyramiden[1]) in dem homologen Rindentypus 4. Dann kommen die gefurchten Tieraffen, dann die Halbaffen; annähernd ähnlich den Halbaffen verhalten sich gewisse Ungulaten (mittelgroße Haustiere), und hinter diesen erst würden sich nach der Größe der Betzschen Riesenzellen die lissencephalen Affen anschließen. Chiropteren, Insektivoren, Rodentier besitzen noch kleinere Betzsche Zellen. Diese Verhältnisse sind auch an den schwächer vergrößerten Photogrammen (**Fig. 58—63**) hinreichend deutlich zu sehen[2]).

Dabei ist aber zu beachten, daß die Zellgröße bei verschiedenen Arten der gleichen Ordnung oder Familie sehr verschieden sein kann. So habe ich z. B. bei einem ausgewachsenen Halbaffen *(Indris brevicaudatus)* Riesenzellen gefunden, welche an Größe die aller anderen Lemuren weit übertreffen und nicht hinter der der Tier- und Menschenaffen zurückstehen; andrerseits besitzt unter den Lemuriden *Microcebus* auffallend kleine Betzsche Zellen[2]). Ferner gibt es kleine Karnivorenarten, besonders Musteliden, welche im Gegensatz zu anderen Raubtieren recht kümmerlich entwickelte derartige Zellen haben. Es ist ferner zu beachten, daß bei einem und demselben Tiere diese Zellart oft polymorph ist und sehr verschiedene Größen aufweist. Während beispielsweise beim Menschen die Riesenpyramiden alle eine ziemlich gleiche mittlere Größe haben, sind sie beim Wickelbär — vgl. **Fig. 46** — von sehr verschiedenem Kaliber. Man wird also eigentlich immer nur die absolut voluminösesten Zellen einer Spezies mit den voluminösesten einer anderen Spezies hinsichtlich ihrer Größe vergleichen dürfen und man könnte dann vielleicht sagen, daß die größten Betzschen Zellen beim Wickelbär (Tiger und Löwen) durchschnittlich noch größer sind als beim Menschen, während alle anderen Tiere absolut kleinere Riesenzellen haben als der Mensch.

Es bestehen also schon in bezug auf diese einzige Zellart außerordentlich verwickelte Beziehungen, welche irgendeinen Parallelismus mit dem zoologischen System durchaus nicht erkennen lassen, geschweige denn, daß sich ein generelles Gesetz über die Zellgröße für die ganze Rindenfläche und für alle Säugetiere aufstellen ließe. Mit allem Vorbehalt läßt sich nur sagen, daß gewisse Gruppen durch ein Vorwiegen durchschnittlich auffallend kleiner Cortexzellen ausgezeichnet sind; dies gilt z. B.

[1]) In der Literatur werden unter *„Riesenpyramiden"* heute alle möglichen Zellformen verstanden und beschrieben, teilweise sogar solche der Occipitalrinde. Ich gebrauche den Ausdruck nur in dem engeren, von Betz ursprünglich angewandten Sinne für die Zellen der Ganglienschicht in der vorderen Zentralwindung und deren Homologa.

[2]) Daß bei Lemur die Riesenpyramiden größer sind als bei den Affen, wie Marburg behauptet, muß ich bestreiten. (Vgl. die Fig. 44 und 45.)

von einer Familie der Primaten, den Krallenaffen (Hapaliden), ferner von Chiropteren und Rodentiern; es gilt aber ebensogut auch für ganz niedrigstehende Ordnungen, wie die Beuteltiere, z. B. das Känguruh; sie sind durch den Mangel aller größeren Zellformen ausgezeichnet. Andrerseits darf man gewisse Gruppen zusammenfassen, welche in bestimmten Rindenbezirken, namentlich im Stirnhirn, durchschnittlich viele mittelgroße und große Zellen besitzen und wieder andere, welche innerhalb eines regionären Typus wahre Riesenzellen entwickeln. Unter den letzteren haben wir die Primaten (außer den Hapaliden), Prosimier, Karnivoren und Ungulaten kennen gelernt.

Über die absolute Größe der Betzschen Riesenzellen bei verschiedenen Tieren und deren Abhängigkeit von bestimmten somatischen Faktoren sind in der Literatur ganz verschiedene Ansichten verbreitet. Wir wollen auf diese Frage hier noch mit einem Wort eingehen, weil gerade daran sich zeigen läßt, wie notwendig erst die vorurteilslose Sammlung von Tatsachenmaterial ist, bevor man an die Aufstellung irgendwelcher noch so geistreicher Theorien gehen kann.

Vielfach brachte man früher die Größe der „motorischen" Pyramidenzellen einfach in direkte Beziehung zur Körpergröße und nahm an, je größer ein Tier sei, desto größer müßten seine motorischen Rindenzellen sein. Eine zweite von Bevan Lewis aufgestellte Theorie, der sich Campbell anschließt, behauptet, daß die Größe der Zellen von der Länge des aus ihr entspringenden Axons abhänge; je länger der Weg sei, den der motorische Impuls von der Rinde aus zu durchlaufen habe, desto mächtiger müsse die kortikale Ursprungszelle sein. „The greater the distance along which a nerve cell has to transmit its energy the larger will that nerve cell probable be" (B. Lewis). Und eine dritte Theorie von Hughlings Jakson schließlich glaubt ein direktes Verhältnis zwischen der Zellgröße und der Größe des zugehörigen Muskels annehmen zu können; Zellgröße und Muskel- bzw. Bewegungsgröße seien direkt proportional; je mächtiger der Muskel resp. die von diesem auszuführende Bewegung ist, desto größer ist die zentrale, den Impuls gebende motorische Zelle.

Mir scheint, daß alle diese Theorien vor den Tatsachen nicht standhalten.

1. Bezüglich der ersteren, am meisten vertretenen Anschauung brauche ich nur auf meine Figuren zu verweisen. Außerdem habe ich von mehreren Tieren mikrometrische Messungen der Betzschen Zellen gemacht, deren Ergebnisse in Tabelle 5 zusammengestellt sind.

Tabelle 5. Größe der Betzschen Riesenpyramiden bei verschiedenen Tieren (Breite und Länge des Zellkörpers in Mikren).

	Maximum[1])	Durchschnitt
Mensch	**53 × 106**	27—50 × 66—100
Affe (Mona)	**40 × 72**	23—40 × 56— 68
Halbaffe (Indris)	**44 × 80**	20—44 × 60— 70
Halbaffe (Lemur)	**30 × 70**	10—27 × 50— 68
Fliegender Hund (Pteropus)	**16 × 36**	7—10 × 20— 30
Bär (Ursus syriacus)	**53 × 100**	30—50 × 65—100
Wickelbär (Cercoleptes)	**50 × 110**	26—50 × 67—108
Löwe	**60 × 133**	27—53 × 67—110
Tiger	**60 × 100**	33—55 × 65— 90
Kaninchen	**18 × 40**	8—16 × 27— 36

Tabelle 5. Es wurde die größte Länge und die größte Breite des Zellkörpers an zahlreichen Einzelzellen von jedem Gehirn festgestellt und daraus — neben den Maximalzahlen — die mittleren Durchschnittswerte für die einzelnen Tiere bestimmt. Die Zahlen bedürfen keiner besonderen Erläuterung; sie bestätigen die aus den Textfiguren ersichtlichen Verhältnisse. Es sei nur nochmals darauf hingewiesen, daß alle Raubtiere (Syrischer Bär, Wickelbär, Löwe und Tiger) verhältnismäßig mächtige Riesenzellen haben und daß unter ihnen auch die kleinere Art (der Wickelbär) höhere Maximalwerte aufweist, als der Mensch. Da Bevan Lewis auch für einen anderen kleinen Karnivoren, die Hauskatze, gleichfalls eine außerordentliche Größe der Riesenpyramiden bestimmt hat, nämlich 32 × 106 μ, im Durchschnitt 37—83 μ — Werte, die ich im großen ganzen bestätigen kann — während z. B. beim Schaf die größten Exemplare nur 23 × 65 μ messen, so ergibt sich daraus, daß die Raubtiere, insbesondere die Feliden und Ursiden (soweit

[1]) Vom Elefanten habe ich im Maximum 35 × 60 μ gemessen; mein Material stammt jedoch von einem septischen Tier und war außerdem mazeriert, so daß sich sichere Schlüsse nicht ziehen lassen. Bekannt ist, daß auch die motorischen Vorderhornzellen im Rückenmark des Elefanten klein sind.

untersucht), bezüglich der Größe der „motorischen" Riesenzellen allen anderen Säugern voranstehen.

Meine Zahlen vom Menschen stimmen nicht völlig mit denen anderer Autoren überein. Die Maximalwerte sind bei

Bevan Lewis	55 × 126 μ
Betz	60 × 120 μ
Hammarberg	40 × 80 μ
Brodmann	53 × 106 μ.

Die abweichenden Angaben bedürfen einer Nachprüfung. Umfassende Untersuchungen hierüber, namentlich auch nach vergleichend-anatomischer Richtung, sind im Gange.

Bezüglich der übrigen Tiere weise ich darauf hin, daß manche Gruppen vorwiegend lange und schmale Riesenzellen aufweisen (Lemur und Indris), während andere durch plumpere breite Formen ausgezeichnet sind (Feliden, besonders Tiger).

Das wichtigste Ergebnis aus den mitgeteilten Zahlen für unsere Frage ist, daß die Größe der Riesenpyramiden von der Körpergröße resp. dem Gehirnvolumen nicht ausschließlich und nicht einmal vorwiegend abhängig sein kann. Der zierliche Wickelbär mit rund 2 kg Körpergewicht besitzt viel größere Zellen als der gleichgroße Mohrenmaki (2 kg Körpergewicht) und im Durchschnitt ebenso große, in einzelnen Exemplaren sogar größere Riesenzellen als der Mensch mit einem durchschnittlichen Körpergewicht von 75 kg. Selbst innerhalb ein und derselben Ordnung ist das Körpervolumen nicht ausschlaggebend. Bei den drei mächtigen Raubtieren Löwe, Bär und Tiger mit mehreren Zentnern Körpergewicht sind die fraglichen Zellen nur unerheblich größer als bei dem ganz kleinen Wickelbär. Andererseits besitzen die Huftiere mit ihren teilweise gewaltigen Körpermassen und entsprechend schweren Gehirnen durchweg kleinere „motorische" Riesenzellen als diese Raubtiere.

2. Die zweite Theorie von Lewis und Campbell, welche in ihrer allgemeinen Fassung auf Pierret und Schwalbe zurückgeht, läßt sich mit der Tatsache nicht vereinigen, daß die Rumpfzone mindestens keine größeren Riesenpyramiden aufweist als das kortikale Gebiet der oberen Extremität, während doch der Weg von der Hirnrinde zum Rumpf länger ist, als etwa bis zu den proximalen Teilen des Armes, also der Schulter und dem Oberarm. Campbell kommt diesem Einwand zuvor und meint, daß der ganze Mechanismus, der diese Muskeln (sc. Rumpf)

versorgt, nicht so hoch spezialisiert ist, wie an den Extremitäten. Diese Annahme als richtig zugegeben, so bleibt eben doch der Widerspruch mit der obigen These, daß dem längeren Wege die größere motorische Rindenzelle entspreche, bestehen, und jene Theorie kann in ihrer allgemeinen Fassung nicht als richtig anerkannt werden [1]).

3. Das gleiche gilt für die an sich sehr einleuchtende Jaksonsche Hypothese. Die Rumpfbewegungen sind zweifellos „große Bewegungen" („large movements"), ebenso wie die Rumpfmuskeln, verglichen etwa mit denen der Hand und Finger, sehr mächtige Gebilde sind; gleichwohl finden wir für sie nicht entsprechend größere Riesenzellen in der motorischen Rindenregion [2]).

Man kann also nur sagen, daß keine von den drei Hypothesen den Tatsachen ganz gerecht wird, und muß sich mit der Annahme vorläufig begnügen, daß noch andere Momente, die wir nicht kennen, für die Größe der Riesenpyramiden (motorischen Rindenzellen) bestimmend sind. Der Gedanke liegt nahe, daß dabei vor allem auch die Zahl der intrakortikalen Verknüpfungen dieser Zellen resp. der ganzen Riesenzellenschicht, ins Physiologische übersetzt, die Differenziertheit der Aufgabe, also die Feinheit der motorischen Koordination und Assoziation sowie die motorische Kraft, eine Rolle

---

[1]) Auch für die subkortikalen Abschnitte des Zentralnervensystems wurde früher vielfach ein solches konstantes Verhältnis zwischen der Größe der Ganglienzellen und der Nervenlänge (bzw. der Dicke der Fasern) angenommen. Pierret hat zuerst allgemein behauptet, daß die Ganglienzellen um so größer seien, je länger die mit ihnen in Zusammenhang befindlichen zentripetalen und zentrifugalen Nervenfasern seien. Spätere Untersucher stimmten dem bei, insbesondere hat Schwalbe am Frosch und Menschen nachgewiesen, daß das Kaliber der Nerven zu ihrer Länge in einem direkten Verhältnis stehe und somit den Ganglienzellen sich kongruent verhalte. Umfangreiche und genaueste Messungen zeigten ihm aber später, daß dieses Gesetz keine ausnahmslose und allgemeine Gültigkeit besitze, daß es vielmehr gerade für zerebrale Gebiete und namentlich für die motorischen Bahnen zahlreiche Abweichungen und Ausnahmen zulasse. Dasselbe zeigte Gaskell für gewisse medullare und spinale Innervationsgebiete, und Fürbringer wies bei Vögeln durch vergleichende Messungen an Spinalnerven nach, daß bezüglich des Dicken-Längen-Index der Nervenfasern weit kompliziertere Korrelationen bestehen, als in den angeführten Thesen zum Ausdruck kommt.

[2]) Für manche Kopfnerven könnte man eine gewisse Bestätigung dieser Theorie zugeben. Es sei nur an die Tatsache erinnert (Kohnstamm), daß der *Nucleus Deiters* d. h. der Koordinationskern für die Körpermuskulatur, ausschließlich großzellig ist, während der *Nucleus angularis*, oder der Koordinationskern für die Augenbewegungen, aus ganz kleinen Zellen besteht.

spielen. Daß daneben auch die Körpergröße des Tieres, ferner das Muskelvolumen, mit anderen Worten die Ausdehnung des Versorgungsgebietes und die Bahnlänge von Einfluß sind, wird man ruhig zugeben können. Wahrscheinlich sind es alle diese Faktoren zusammengenommen und noch andere unbekannte, durch deren Zusammenwirken im Einzelfalle die Größe (und Zahl) der Riesenpyramiden, sowie die Mächtigkeit der Riesenzellenschicht bedingt wird. Man wird also wohl am ehesten zu einer befriedigenden Auffassung kommen, wenn man — nach dem Vorgange Fürbringers für die spinale Innervation — den morphologischen Erklärungsversuch von Merkel mit der physiologischen Theorie von Schwalbe vereinigt. Nähere Aufschlüsse hierüber kann uns nur ein genauestes Detailstudium an einem großen Material bringen, wobei alle tektonischen Einzelheiten des betreffenden Rindenfeldes (unserer Area gigantopyramidalis, Feld 4) zu berücksichtigen sind. Besondere Beachtung wird man solchen Tieren und Individuen zuwenden müssen, welche nach irgendeiner Richtung motorisch hervorragen, beim Menschen z. B. auf Naturvölker, ferner auf Athleten und Akrobaten, überhaupt Individuen, welche durch große Muskelkraft, Ausdauer und Gewandtheit sich auszeichnen.

c) Der Zellreichtum.

Bezüglich des relativen Zellreichtums oder der Zelldichtigkeit bei verschiedenen Tieren liegen die Verhältnisse ähnlich und nicht minder kompliziert. Um einwandfreie Unterlagen für eine spezielle vergleichende Betrachtung zu bekommen, müßten eingehende Zellzählungen gemacht werden[1]), und zwar wäre von jedem Tier jedes Rindenfeld und von jedem Feld jede einzelne Schicht oder besser der ganze Rindenquerschnitt für sich gesondert daraufhin zu untersuchen, wie viele Elemente auf die Flächeneinheit jeweils kommen. Ein solches Unternehmen übersteigt aber die Kraft eines einzelnen und bedarf der Kollektivarbeit vieler.

[1]) Es ist wiederum Hammarberg, der für den Mensehen zuerst derartige Untersuehungen an mehreren Regionen angestellt hat. Mit einem anderen und vereinfachten Verfahren machte H. Berger Zellzählungen an der Katzenrinde, insbesondere an Tieren, welche unmittelbar nach der Geburt geblendet worden waren.

Einen rechten Nutzen könnte ich mir vorläufig und für unsere Betrachtung auch nicht davon versprechen. Zunächst handelt es sich ja nur darum, festzustellen, ob irgendeine Gesetzmäßigkeit in dieser Richtung besteht, insbesondere ob wirklich, wie es behauptet worden ist, ein konstantes Verhältnis zwischen dem Zellreichtum der Großhirnrinde und der Rangstellung des betreffenden Tieres im System oder seiner Organisationshöhe angenommen werden muß. Meine Abbildungen genügen, um darüber zu einem Schluß zu kommen.

Man vergleiche zunächst verschiedene regionäre Typen vom gleichen Gehirn auf die Zelldichtigkeit miteinander, etwa einen Schnitt aus dem Stirnhirn, aus der vorderen Zentralwindung und aus der Calcarinarinde des gleichen Tieres. Ich habe die betreffenden Rindenausschnitte von einem Tieraffen (Meerkatze) in **Fig. 50—52** nebeneinandergestellt. Danach ist der Typus frontalis agranularis am zellärmsten, etwas zellreicher ist der unmittelbar kaudal von jenem gelegene präzentrale Typus gigantopyramidalis, und durch außerordentlich große Zelldichtigkeit ist der Calcarinatypus ausgezeichnet. Letzterer enthält — auf den Gesamtdurchmesser der Rinde bezogen — mindestens die dreifache Zahl der Zellen in der Raumeinheit als die beiden anderen Typen. Ähnlich, wenn auch nicht so enorm, ist der Unterschied beim Menschen (**Fig. 43** und **53**), und ebenso, aber noch etwas geringer, beim Wickelbär (**Fig. 46** und **55**).

Damit vergleiche man nun die homologen Typen von verschiedenen Tieren untereinander! In **Fig. 53—55** ist der *Calcarinatypus* von drei verschiedenen Säugern nebeneinandergestellt. Die **Fig. 43—49** zeigen den *Riesenpyramidentypus* mehrerer Tiere nebeneinander und die **Fig. 56** und **57** geben den agranulären Frontaltypus von zwei Tieren (Affe und Wickelbär) wieder.

Man kann aus dem Vergleich dieser Photogramme unmittelbar die folgenden Tatsachen entnehmen:

a) der Calcarinatypus besitzt beim Affen die größte, beim Wickelbär die geringste Zelldichtigkeit, und der Mensch nimmt eine Mittelstellung ein;

b) der Riesenpyramidentypus verhält sich ähnlich, er ist gleichfalls im ganzen am zellreichsten beim Affen, zellärmer beim Wickelbär und am zellärmsten beim Halbaffen, während der Mensch wieder in der Mitte steht;

c) der agranuläre Frontaltypus schließlich zeigt ebenfalls von den zwei abgebildeten Gehirnen beim Affen den größeren und beim Wickelbär den geringeren Zellreichtum. Der homologe menschliche Typus dürfte dagegen zellreicher sein als der des Affen (Fig. 32).

Der Vergleich heterologer Typen bei verschiedenen Tieren schließlich ergibt ein noch interessanteres Resultat. Die absolut größte Zelldichtigkeit besitzt danach in unseren Beispielen der Calcarinatypus der Meerkatze bzw. des Kapuzineraffen (**Fig. 52** und **54**), die absolut geringste der Riesenpyramidentypus des Halbaffen (**Fig. 45**). Der Frontal- bzw. Riesen-

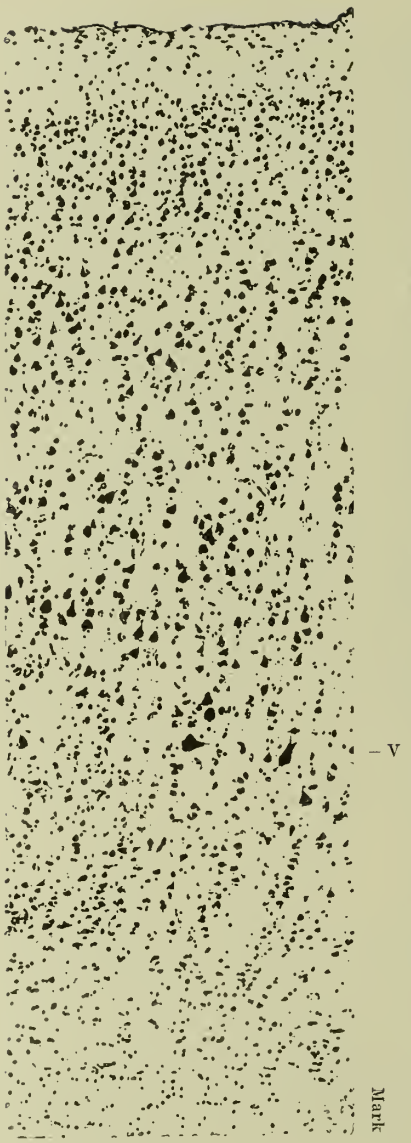


Fig. 50. Agranulärer Frontaltypus (Feld 6).

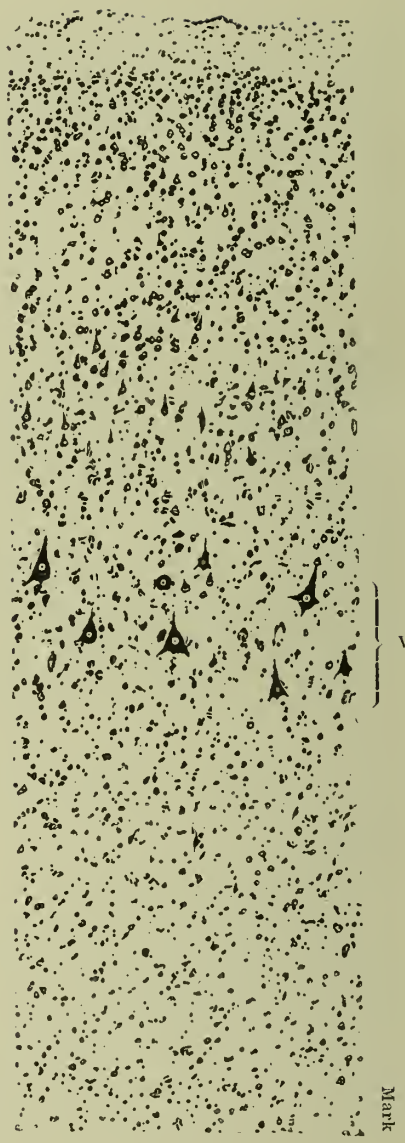


Fig. 51. Riesenpyramidentypus (Feld 4).

Fig. 50—52. Drei verschiedene regionäre Typen vom gleichen Affengehirn (*Cercocebus fuliginosus*). Die Photogramme stammen alle von der nämlichen Schnittserie. 66 : 1, 10 μ.

Man beachte die Unterschiede in der Rindenbreite, dem Zellreichtum, der Zellgröße und der Zellanordnung oder Schichtung in den drei verschiedenen Regionen.

pyramidentypus ist in allen Gehirnen durchweg viel zellärmer als der Calcarinatypus irgendeines anderen, sei es höher oder niedriger stehenden Tieres.

Nicht anders verhält es sich mit anderen Rindengebieten. Man stelle z. B. eine Anzahl von Schnitten aus der Parietalrinde verschiedener Ordnungen nebeneinander, etwa vom Menschen, Affen, Wickelbär, Kaninchen, Känguruh. Die geringste Zellzahl besitzt von diesen Tieren der Wickelbär, etwas größer ist sie beim Känguruh, noch größer beim Menschen, und am dichtesten stehen die Zellen beim Kaninchen.

Diese Beispiele dürften genügen; durch eine kritische Vergleichung der Mikrophotogramme kann sich jedermann noch weiteres Beweismaterial schaffen; besonders die heterogenetischen Typen sind in dieser Hinsicht sehr lehrreich.

Wir konstatieren also:

1. Die regionären Unterschiede im Zellreichtum der Großhirnrinde eines und desselben Tieres sind zumeist bedeutend größer als die Unterschiede zwischen homologen Typen verschiedener Tierspezies, mögen diese im System noch so weit voneinander entfernt stehen.

2. Man darf daher nur Rindenausschnitte gleicher Gegend oder vielmehr streng genommen nur homologe Gebiete von verschiedenen Tieren auf die Zelldichtigkeit miteinander vergleichen.

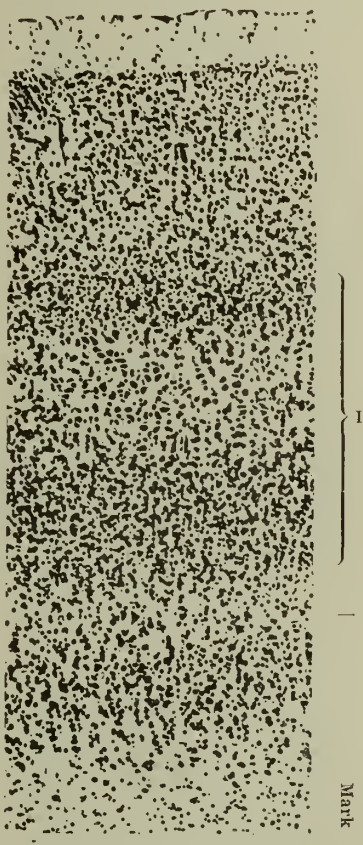


Fig. 52. Calcarinatypus (Feld 17).

3. Auch unter Berücksichtigung der topischen Lokalisation ergibt sich, daß hinsichtlich des Zellreichtums verschiedener Tiere so einfache Beziehungen, wie man sie bisher angenommen hatte, nicht bestehen. Es läßt sich

Fig. 53. Mensch.

nicht einmal ein einfaches Verhältnis zwischen Tieren der gleichen Ordnung nachweisen, geschweige denn, daß eine Gesetzmäßigkeit für die ganze Mammaliereihe besteht. Weder läßt sich sagen, daß die niedriger stehenden Tiere im Vergleich zu den höheren die zellreichere Rinde haben (Nißl), noch auch ist die gegenteilige Ansicht richtig, daß die niederere (oder die minderwertigere) Rinde die zellärmere sei (Kaes, Marburg). Eine solche Relation vermißt man selbst beim Vergleich homologer Gebiete; in einem Falle marschiert ein Primate mit dem größten Zellreichtum eines Typus an der Spitze, im anderen Falle ein niedrigstehendes Nagetier oder Beuteltier. Sogar innerhalb einer Ordnung fehlt zumeist eine konstante Proportion. Es ist nicht richtig, was Marburg angibt, „daß, je tiefer man in der Affenreihe steigt, desto zellärmer die Rinde wird". Ich finde eher, das Gegenteil könnte man als richtig bezeichnen; von allen Affen haben unstreitig die zellreichste Rinde die Hapaliden, also die niedrigste

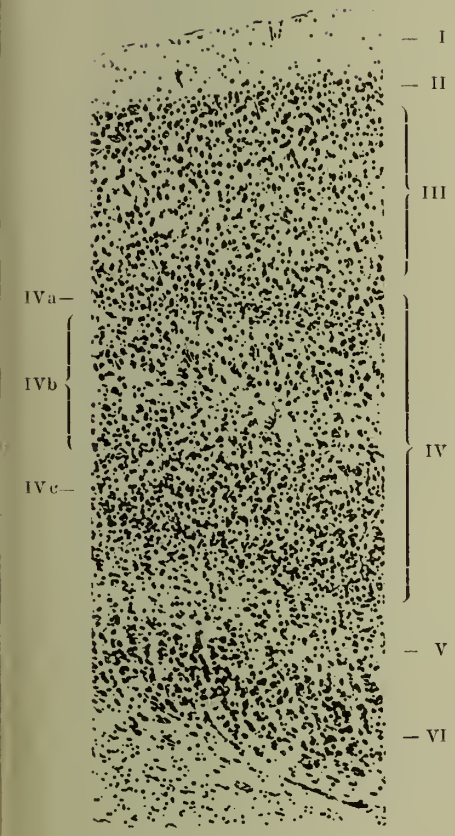


Fig. 54. Kapuzineraffe.

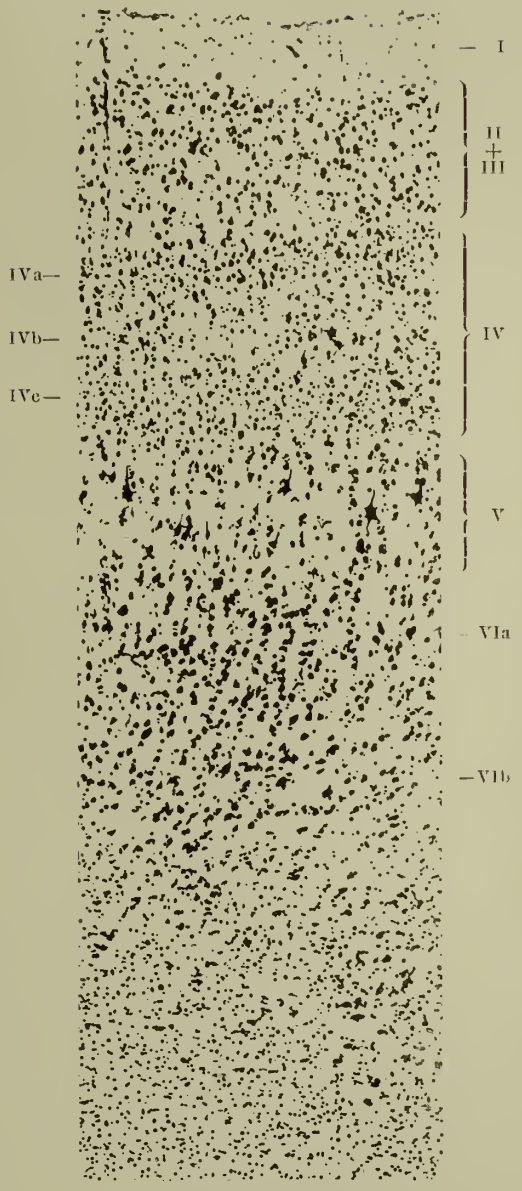


Fig. 55. Wickelbär.

Fig. 53—55. Der gleiche Typus von drei verschiedenen Tieren (Calcarinatypus oder Feld 17 von Mensch, Kapuzineraffe und Wickelbär). 66 : 1, 10 μ.

Verschiedenheit der Rindenbreite, des Zellreichtums und der Zellgröße. Auch die Schichtung zeigt gewisse Differenzen, ist aber im Prinzip die nämliche.

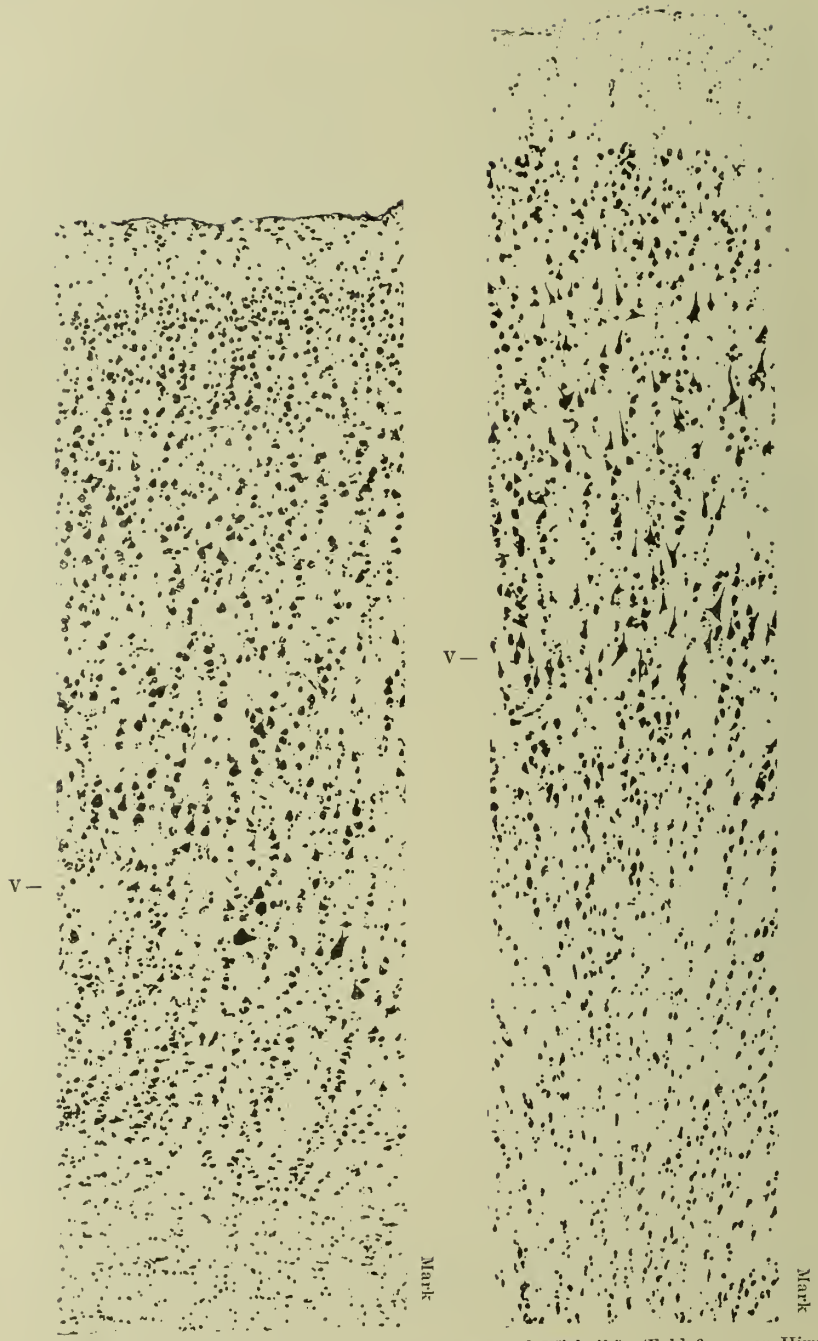


Fig. 56 und 57. Agranulärer Frontaltypus vom Affen und Wickelbär (Feld 6 unsrer Hirnkarten). 66 : 1, 10 μ.

Undeutliche Schichtung infolge Fehlens der inneren Körnerschicht; breite und zellarme Formation, vorwiegend aus mittelgroßen Zellen bestehend.

Familie[1]) (vgl. Fig. 69 und 71); aber damit ist nicht gesagt, daß nun in der Ordnung der Primaten aufsteigend der Zellreichtum in geradem Verhältnis abnimmt; es kommen vielmehr allenthalben Ausnahmen von der Regel vor. Und was von den Primaten gilt, läßt sich auch von den anderen Ordnungen sagen. Das Fehlen jeder erkennbaren Gesetzmäßigkeit bezüglich des Zellreichtums bildet die Regel.

Aus der größeren oder geringeren Zelldichtigkeit der Großhirnrinde einen Schluß auf die Organisationshöhe eines Gehirns machen zu wollen, muß daher als ein im Prinzip verfehlter Versuch bezeichnet werden. Nicht die Quantität der Zellen auf der Raumeinheit, sondern ihre Qualität, die feinere innere Differenzierung, die Oberflächenentwicklung, d. h. Dendritenzahl, der Reichtum ihrer Konnektive bilden, wie es ähnlich Bielschowsky[2]) in anderem Zusammenhange ausgesprochen hat, den Maßstab für die funktionelle Dignität des Cortex oder eines bestimmten Hirnrindenabschnittes.

Manche morphologischen Tatsachen sprechen allerdings dafür, daß die physiologische Leistung auch im Zellreichtum einen gewissen Ausdruck findet. So sehen wir — um nur ein Beispiel von motorischer Innervation zu erwähnen — daß die Augenmuskelkerne der Medulla oblongata, entsprechend ihrer hochdifferenzierten Aufgabe, einen außerordentlich großen Zellreichtum besitzen, während die Phrenicuskerne im Vergleiche zu jenen sehr zellarm sind. Gerade diese beiden Beispiele zeigen aber wiederum, daß es nicht vorwiegend die Muskelmasse und auch nicht die Arbeitsgröße ist, welche den Zellreichtum bedingen, besitzt doch die mächtige Zwerchfellmasse eine viel geringere Zahl motorischer Elemente als die schwache Augenmuskulatur. Es konkurrieren in dieser Hinsicht eben sehr verschiedene zusammenwirkende Faktoren. Unter diesen dürfte, wie wir oben auch bezüglich der Zellgrösse gesehen haben, die Differenziertheit der Gesamtaufgabe eines Innervationsgebietes, neben der Ausdehnung des Innervationsbereiches, dem

[1]) Der Irrtum Marburgs erklärt sich teilweise daraus, daß er gerade diese niederste Affenfamilie nicht untersucht hat.

[2]) Bielschowsky, Die histologische Seite der Neuronlehre. Journal f. Psychol. u. Neurolog. V, 1905.

Bewegungsumfang, der Körpergröße und vor allem der intracerebralen Verkettung die gewichtigste Rolle spielen.

Für die Bewertung aller dieser Faktoren fehlt es aber zurzeit noch an jedem objektiven Index gerade was die Großhirnrinde anlangt.

2. Modifikationen der einzelnen Grundschichten in der Säugetierreihe.

Trotzdem die sechs tektogenetischen Grundschichten (Elementarschichten), wie im II. Kapitel ausgeführt wurde, bei allen Säugetieren ganz konstante Gebilde sind, kommen doch innerhalb der Reihe so erhebliche Modifikationen einzelner Schichten vor, daß es nur dem Geübten an der Hand eines reichen vergleichenden Materials möglich wird, durch das Studium der Zwischenformen in bestimmten Fällen eine Schicht, namentlich die sog. *Körnerschichten,* als solche wiederzuerkennen. Es können hier nur kurz die Richtungen angedeutet werden, in denen ganz allgemein die verschiedenen Schichten innerhalb der Säugetierklasse nach ihrer Stärke und speziellen histologischen Differenzierung variieren.

I. Grundschicht — *Lamina zonalis.* Sie variiert cytologisch bei verschiedenen Tieren nur hinsichtlich ihrer Dicke, d. h. ihres Tiefendurchmessers[1]).

Diese Breitenunterschiede sind schon den älteren Autoren bekannt gewesen, und es ist begreiflicherweise auch schon früh der Versuch gemacht worden, aus der verschiedenen Stärke der I. Schicht auf ihre physiologische Dignität zu schließen, nur daß allerdings die Ergebnisse zumeist ganz widersprechende waren. So vertritt Meynert die Ansicht, daß die I. Schicht bei allen Tieren im Vergleich zur Gesamtrinde einen relativ viel größeren Betrag ausmache als beim Menschen und daher eine „neurologisch wertlose Schicht" darstelle, während umgekehrt Stilling gerade ihre starke Entfaltung beim Menschen betont

[1]) Auf die weitgehenden und wesentlichen Differenzen in der Markfaserstruktur der I. Schicht kann ich hier nicht eingehen. Sie gerade bilden ein Hauptkriterium für die myeloarchitektonische Gliederung der Großhirnrinde, wie aus Untersuchungen von O. Vogt, Mauß und Zunino, die im neurobiologischen Laboratorium an Mensch, Cercopithecus und Lepus gemacht sind, hervorgeht.

Tabelle 6. Breite der I. Schicht in mm und ihr Verhältnis zum Gesamtquerschnitt des betreffenden Rindentypus.

Typus[1])	Mensch	Affen		Halbaffe	Pteropus	Igel	Wickelbär	Kaninchen	Ziesel	Känguruh
		Macacus	Hapale							
4	0,35 *(1 : 12)*	0,18 *(1 : 18)*	0,13 *(1 : 15)*	0,15 *(1 : 13)*	0,25 *(1 : 8)*	0,35 *(1 : 5)*	0,23 *(1 : 9)*	0,26 *(1 : 10)*	0,18 *(1 : 12)*	0,22 *(1 : 13)*
6	0,37 *(1 : 10)*	0,16 *(1 : 15)*	0,16 *(1 : 13)*	0,19 *(1 : 12)*	0,19 *(1 : 8)*	0,32 *(1 : 6)*	0,2 *(1 : 10)*	0,22 *(1 : 10)*	0,17 *(1 : 12)*	—
17	0,25 *(1 : 10)*	0,11 *(1 : 14)*	0,10 *(1 : 13)*	0,13 *(1 : 11)*	0,16 *(1 : 11)*	0,33 *(1 : 6)*	0,17 *(1 : 13)*	0,15 *(1 : 12)*	0,12 *(1 : 11)*	0,18 *(1 : 10)*
28	0,47 *(1 : 5,5)*	0,35 *(1 : 4,5)*	0,23 *(1 : 5)*	0,18 *(1 : 7)*	0,32 *(1 : 5)*	0,35 *(1 : 4)*	0,38 *(1 : 5)*	0,3 *(1 : 4)*	0,4 *(1 : 3)*	0,36 *(1 : 4,5)*

[1]) Die Lage der gemessenen Typen siehe an den Hirnkarten im II. Abschnitt.

und sie deshalb für ein „Gebilde von hoher Dignität", ein Geflecht von feinsten Nervenkörperfortsätzen anspricht.

Wie verhält es sich nun tatsächlich mit dieser Korrelation? Ich denke, daß ein Vergleich unserer Abbildungen darauf schon eine zureichende Antwort zu geben vermag. Um sichere Vergleichsmaßstäbe zu bekommen, habe ich außerdem von einer Anzahl von Tieren mikrometrische Untersuchungen gemacht. Natürlich darf man aber auch hierbei nur homologe Typen verschiedener Tiere miteinander vergleichen.

In **Tabelle 6** sind von mehreren Tieren die Messungswerte für vier homologe Typen zusammengestellt. Die Zahlen bedürfen keiner Erklärung im einzelnen. Ich weise nur auf die großen regionären Breitenschwankungen der I. Schicht bei jedem Tier hin; relativ gering sind diese beim Menschen und beim Igel, auffallend groß dagegen beim Ziesel. Der Mensch besitzt im Durchschnitt die absolut breiteste I. Rindenschicht von allen Tieren, während durch eine außerordentliche Schmalheit dieser Schicht die Tieraffen (Macacus und Hapale) ausgezeichnet sind. Andere niedere Säuger stehen in der Mitte zwischen Mensch und Affe. In einzelnen Typen erreichen tiefstehende Arten (Känguruh und Kaninchen) eine Breite der I. Schicht, die derjenigen schmaler Typen des Menschen nahekommt oder sie weit übertrifft. Ein Vergleich der entsprechenden Textfiguren zeigt dies ebenfalls.

Man sieht daraus, daß auch hierin irgendwelche Gesetzmäßigkeit, welche der systematischen Stellung eines Tieres entspricht, nicht besteht, und daß die physiologische Dignität der äußersten Rindenschicht aus ihrer größeren oder geringeren Breite sich erst recht nicht erkennen läßt.

II. Grundschicht — *Lamina granularis externa.* Ihre weitgehende Zurückbildung bei den meisten Tieren wurde schon oben besprochen. Verhältnismäßig gut bleibt sie dauernd erhalten in manchen Rindentypen niederer Affen (Fig. 21 u. 54), auch beim Känguruh ist eine II. Schicht deutlich als Zellverdichtung angelegt, dagegen fehlt sie fast in ganzer Ausdehnung der Hirnrinde beim erwachsenen Kaninchen, wie überhaupt bei Rodentiern und Insektivoren, eine Tatsache, welche meist gerade die Veranlassung zu den erörterten irrigen Schichtenhomologien gegeben hat. Auch bei Chiropteren ist sie zumeist nur schwach ausgebildet. Andererseits sehen wir beim Känguruh und ebenso bei Phalangista die äußere Körnerschicht fast überall als deutlich abgesetzten dichteren Zellstreifen entwickelt, was ja wiederum

für die genetische Selbständigkeit der Schicht spricht. Ihre Zellen sind allerdings bei diesen Tieren stark modifiziert; um wirkliche granuläre Elemente handelt es sich nicht mehr, sondern die Schicht setzt sich aus relativ großen, zumeist multipolaren und sternförmigen Zellen zusammen, welche sich aus den ursprünglichen Körnerelementen differenziert haben. Man vergleiche die Fig. 15 u. 31 vom jugendlichen Känguruh, wo der primitive Körnerzustand noch erhalten ist, mit Fig. 19 u. 36 vom erwachsenen Tier. Etwas Ähnliches ist auch beim Menschen der Fall; eigentliche granuläre protoplasmaarme Rundzellen finden sich in der II. Schicht im erwachsenen Gehirn kaum mehr; vielmehr sind die „Körner" durch sekundäre Umbildung größtenteils zu kleinen Pyramiden umgewandelt, und man hat daher die Schicht vielfach als „Schicht kleiner Pyramidenzellen" zu der eigentlichen Pyramidenschicht (meiner III.) gerechnet. Im Gegensatz dazu bleibt bei manchen Mammaliern der granuläre Charakter der II. Schicht stellenweise dauernd gewahrt; so bei Karnivoren und manchen Ungulaten im Riesenpyramidentypus, aber nur soweit derselbe in der Tiefe des Sulcus cruciatus liegt, an der freien Oberfläche sind die „Granula" polymorph differenziert. Auch in retrolimbischen Typen, namentlich gewisser Nager, findet sich dauernd der primitive neuroblastenförmige Körnerzustand der Zellen der II. Schicht.

III. Grundschicht — *Lamina pyramidalis.* Der Unterschied in der Breite der Pyramidenschicht bei verschiedenen Tieren ist von vielen Autoren betont worden und man hat gleichfalls versucht, auf ihre stärkere oder schwächere Ausbildung die höhere oder niedere Organisation einer Rinde zurückzuführen. Allerdings stehen auch in dieser Hinsicht direkt kontradiktorische Ansichten einander gegenüber. Während die Mehrzahl der Autoren seit Meynert der Auffassung zuneigte, daß ein Gehirn um so höher stehe, je besser entwickelt, d. h. je breiter die Pyramidenschicht sei, stellte Kaes den Satz auf, daß die Höhe der Cortexentwicklung mit der guten Ausbildung gerade der inneren Hauptschicht (also der V. und VI. Schicht) parallel gehe. Daß dieser Satz selbst für eine einzige engere Gruppe nicht generell zutreffend ist, hat Marburg an den Affen gezeigt. Nach

meinen eigenen Untersuchungen läßt sich nur sagen, daß im Durchschnitt die absolut und relativ breiteste Pyramidenschicht die Hirnrinde des Menschen besitzt, daß aber sonst irgendeine feste Gesetzmäßigkeit in der Tierreihe im Sinne der obigen Thesen auch für homologe Typen nicht besteht. Die Schicht variiert in ihrer Breite regionär allzusehr und zeigt außerdem auch an homologen Typen bei verschiedenen Tieren ein äußerst wechselndes Verhalten; so ist sie z. B. in Typus 5 (Area praeparietalis) am schmälsten beim Halbaffen (Figur 23), etwas breiter bei einem Raubtier, dem Wickelbär (Fig. 17), noch breiter beim Krallenaffen (Fig. 29) und am breitesten beim Menschen (Fig. 16).

Bezüglich der Größe und Zahl der Pyramidenzellen in dieser Schicht läßt sich erst recht kein konstantes Verhältnis erweisen.

IV. Grundschicht — *Lamina granularis interna.* Jene wesentlichen Veränderungen, welche diese Schicht an bestimmten Rindentypen, z. B. dem Calcarinatypus verschiedener Tiere erfährt, sollen erst im nächsten Abschnitt besprochen werden. Hier handelt es sich zunächst um die allgemeinen Umbildungsvorgänge, denen die innere Körnerschicht, im ganzen innerhalb der Säugetierklasse und im besonderen bei einzelnen Sippen, unterliegt. Diese Modifikationen sind bei manchen Tieren so gewaltige, daß die Schicht, wie wir gesehen haben, von vielen Autoren, ebenso wie die äußere Körnerschicht, gar nicht indentifiziert wurde.

Während sie beim *Menschen* durch einen großen Polymorphismus an multipolaren, sternförmigen, dreieckigen und ähnlichen vielgestaltigen kleinen Zellformen ausgezeichnet ist, setzt sie sich bei *niederen Affen* und vielen *Halbaffen* namentlich in den occipitalen Abschnitten fast ausschließlich aus protoplasmaarmen kleinen, dunkel sich färbenden Rundzellen, wirklichen „Körnern", denen nur wenige größere multanguläre und stellare Formen beigemischt sind, von neuroblastenähnlichem Aussehen (wie es auch die Jugendzustände beim Menschen zeigen), zusammen. Bei *Karnivoren und Ungulaten* ist die Schicht in gleicher Richtung progressiv differenziert wie beim Menschen, d. h. sie besteht nicht aus granulären Rundzellen, sondern vorwiegend aus multiformen Elementen, deren Größe im Vergleich zu den Zellen der Nachbarschichten durchschnittlich recht beträchtlisch ist; hier hebt sich die Schicht in der ausgewachsenen Rinde daher vielfach strukturell kaum von den anderen Schichten ab, und erst an Jugendstadien kann

man den ursprünglich granulären Charakter dieser Zellen erkennen und die Schicht identifizieren. Im Gegensatz zu den erwähnten Gruppen setzt sich die Schicht bei vielen Lissencephalen, insbesondere kleinen *Rodentiern, Insektivoren,* aber auch bei manchen *Marsupialiern* (Didelphys) aus größeren bläschenförmigen Zellen zusammen, welche sich nur blaß färben, wenig differenziert sind und nicht sehr dicht stehen; daher kommt es, daß die ganze Schicht bei diesen Tieren stark zurücktritt und leicht als solche übersehen werden kann, wie es häufig geschehen ist.

Wir können also hinsichtlich der zellulären Differenzierung in der inneren Körnerschicht mindestens drei Modalitäten für verschiedene Tiergruppen annehmen:

1. die Zellen bewahren dauernd eine Art Jugendform, d. h. sie haben deutlich den granulären Rundzellencharakter wie in früheren Entwicklungsstadien (niedere Affen und manche Halbaffen);

2. die Zellen erfahren eine weitgehende progressive Differenzierung, verlieren ihre Neuroblastenform ganz und nehmen vielgestaltige größere Formen an, die sich wenig von den Zellen der anderen Schichten unterscheiden (Mensch, Karnivoren, Ungulaten);

3. die Schicht zeigt geradezu eine Art regressiver Umbildung; während ihre Elemente im Jugendzustand als dunkle Rundzellen eine wohl abgesetzte Schicht bilden, verliert sich später die elektive Färbbarkeit, sie nehmen eine uniforme blasenförmige Gestalt an, und die Schicht tritt im Querschnittsbilde ganz zurück.

V. Grundschicht — *Lamina ganglionaris.* Ihre Modifikationen in der Säugetierreihe bestehen sowohl in Differenzen der Breite, als auch in der verschiedenartigen Ausbildung der für sie charakteristischen „Ganglienzellen".

Bezüglich der Breite gilt das gleiche, was oben von der Pyramidenschicht gesagt worden ist. Die Größe der Ganglienzellen, wie ihre spezielle Anordnung bei einzelnen Tieren und Tiergruppen, unterliegt den größten Schwankungen. Natürlich sind nur homologe Rindenstellen miteinander vergleichbar.

Wir wollen uns auf einen Typus, den Riesenpyramidentypus, der die Verhältnisse gut illustriert, beschränken, da hier ein Teil der Ganglienzellen, in der Form der Betzschen Riesenpyramiden, eine spezifische Entwicklung erfahren hat.

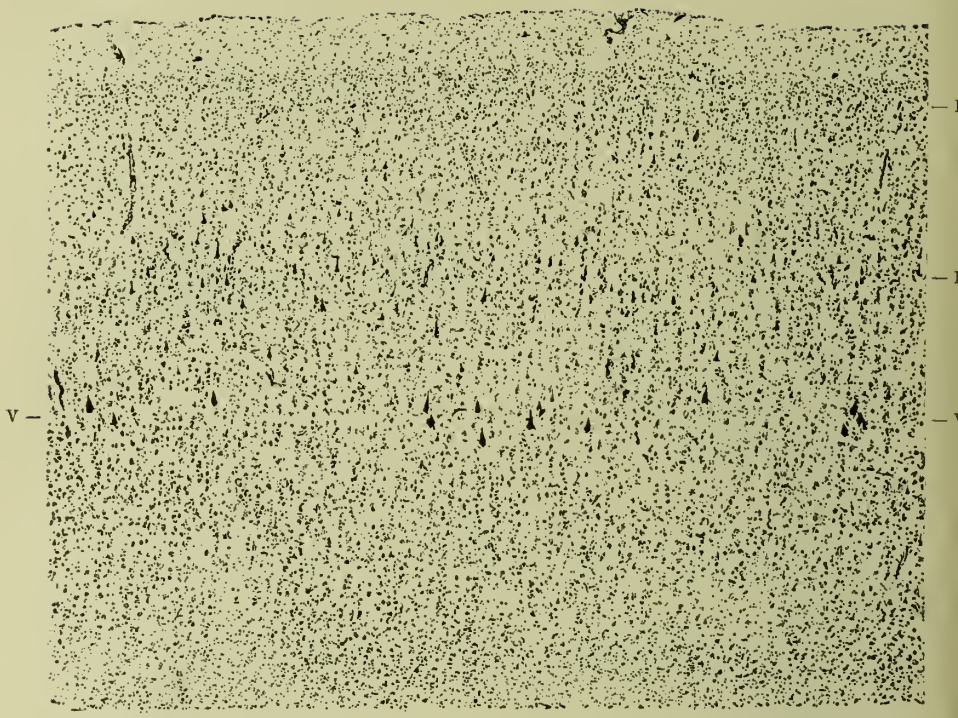


Fig. 58. Riesenpyramidentypus vom Menschen. Kaudale Lippe des Gyrus centralis anterior. 25 : 1, 10 μ.
Gemischte Anordnung der Betzschen Riesenpyramiden, teils kumulär, teils laminär, teils solitär. Vgl. damit den rein kumulären Typus in Fig. 7 von der Kuppe dieses Gyrus.

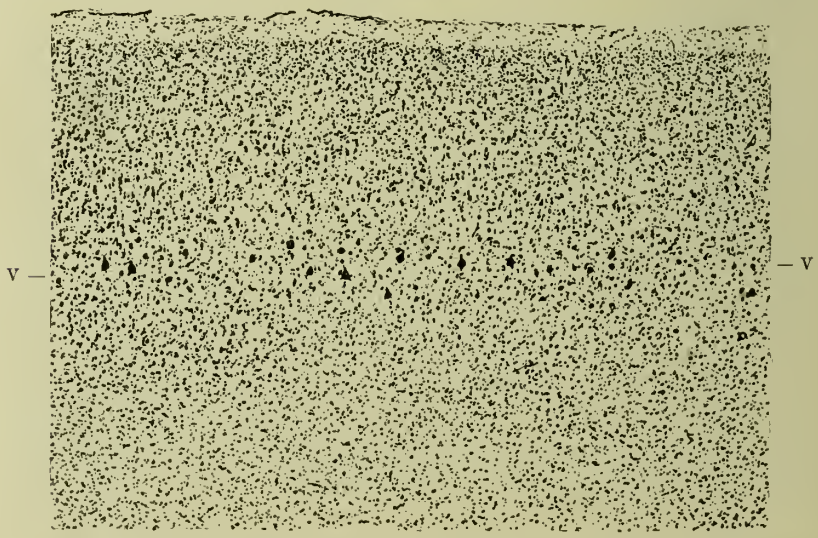


Fig. 59. Riesenpyramidentypus vom Affen (*Cercopithecus fuliginosus*). Kaudale Lippe des Gyrus centralis anterior. 25 : 1, 10 μ.
Multilaminäre Anordnung der Riesenzellen (vgl. Fig. 44).

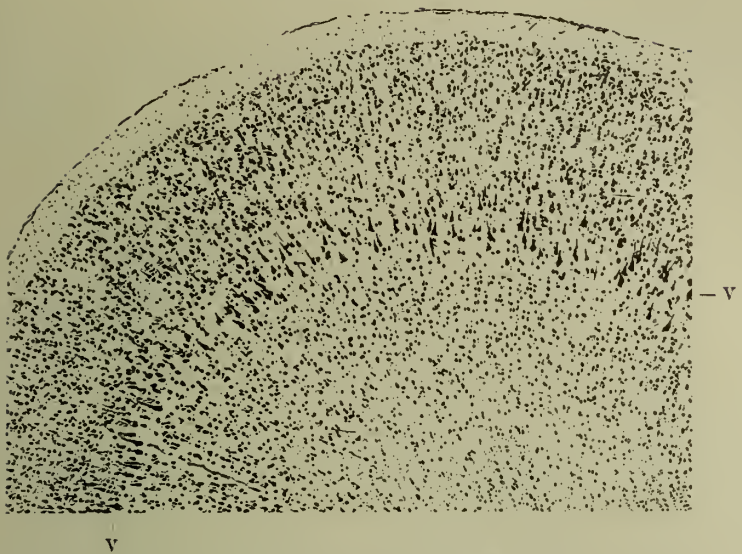


Fig. 60. Riesenpyramidentypus vom Halbaffen (*Lemur macaco*). 25 : 1, 10 μ.

Multilaminäre Anordnung der Riesenpyramiden. Diese Zellen relativ klein, aber sehr dicht und in mehreren Reihen übereinanderstehend. (Vgl. Fig. 45.)

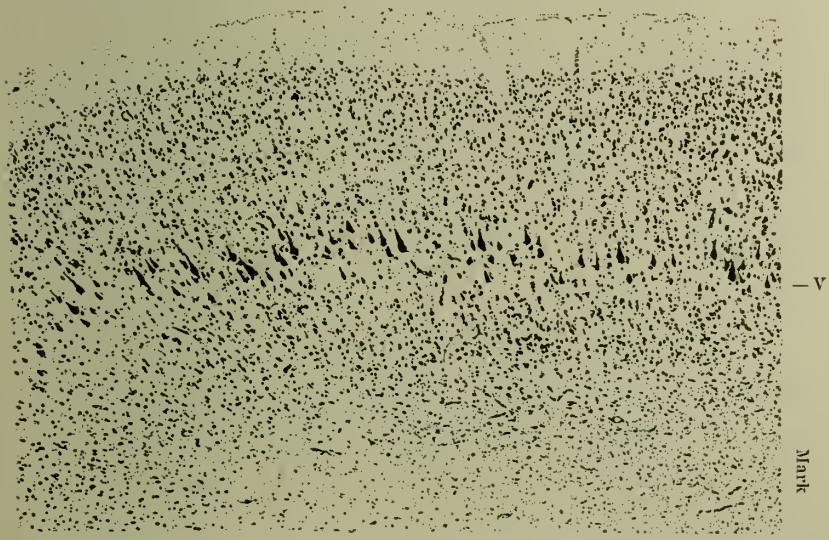


Fig. 61. Riesenpyramidentypus vom Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*) Gyr. sigmoideus posterior. 25 : 1, 10 μ.

Unilaminäre Anordnung der Riesenzellen. Die III. Schicht im Vergleiche zum Menschen (Fig. 58) auffallend schmal und zellarm. (Vgl. Fig. 46.)

In der Anordnung dieser Zellen lassen sich drei Modalitäten unterscheiden, wie schon ein Vergleich der Mikrophotogramme schwächerer Vergrößerung (Fig. 58—63) zeigt. Deutlicher tritt dies an den Figuren 43—49 bei stärkerer Vergrößerung hervor.

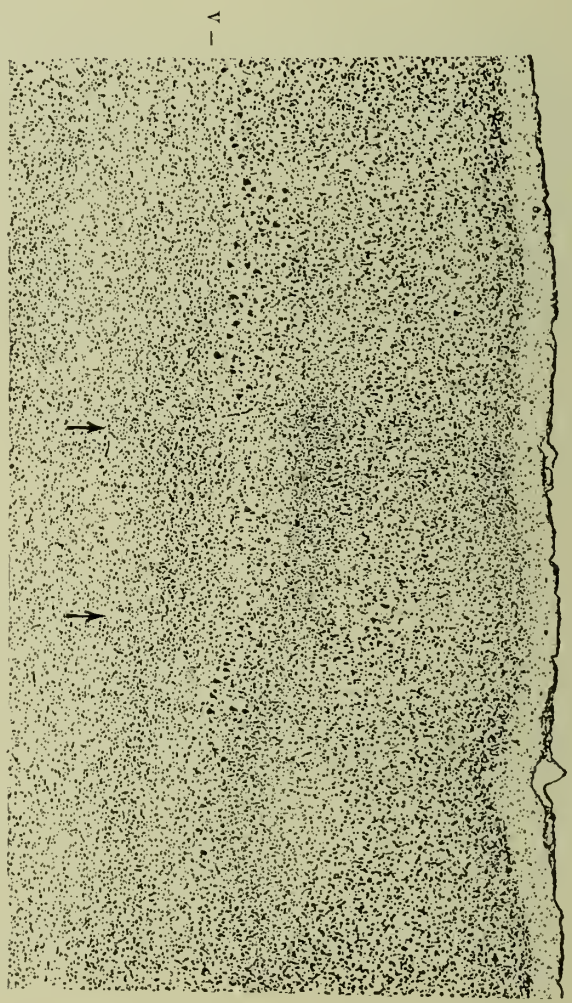


Fig. 62. Riesenpyramidentypus vom Krallenaffen (*Hapale jacchus*). 25 : 1, 10 μ. Multilaminäre Anordnung der Riesenzellen. Nach rechts von ↓1 Übergang in die Area postcentralis; scharfes Einsetzen der inneren Körnerschicht.

a) Die Zellen liegen entweder, wie es bereits Betz vom Menschen beschrieben hat, zu mehreren in Gruppen oder Haufen, sog. *„Nestern"*, zusammen, welche durch weite Zwischenräume

voneinander getrennt sind: *kumuläre Anordnung* der Betzschen Zellen; sie findet sich beim Mensch am oberen Teile des Feldes 4, namentlich im kaudalen Umfang, teilweise auch bei Affen und Halbaffen.

b) Die Zellen bilden eine geschlossene Lage dichtstehender großer Riesenzellen: *laminäre Anordnung* (niedere Affen, teil-

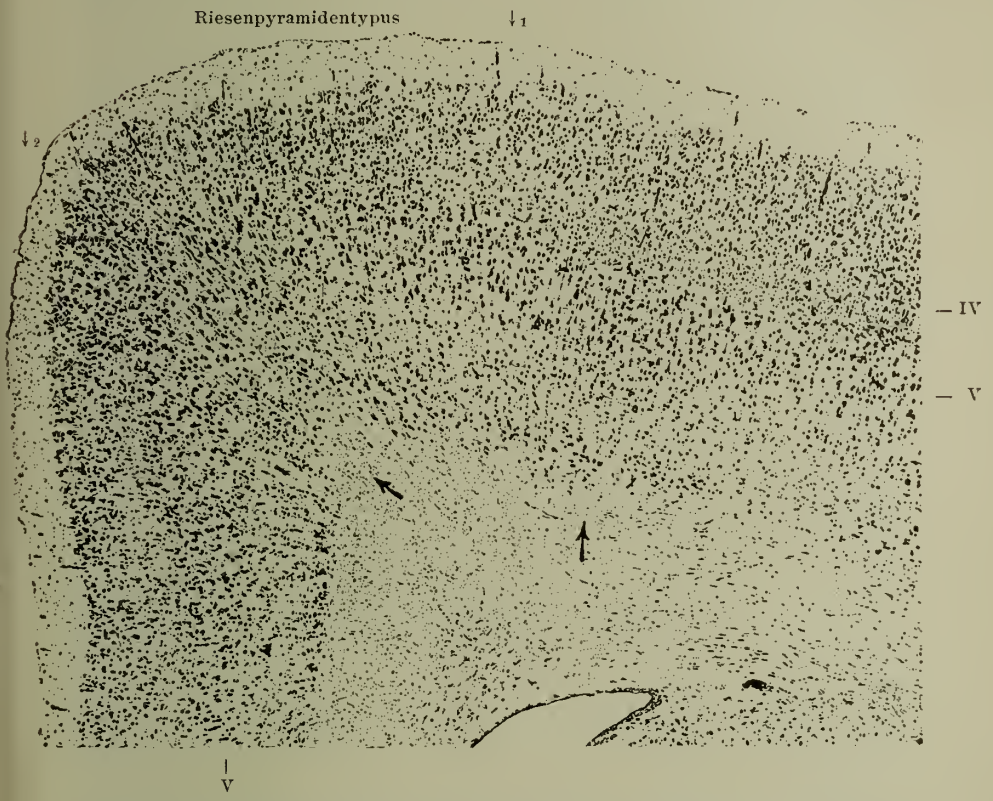


Fig. 63. Riesenpyramidentypus vom Kaninchen (*Lepus cuniculus*). 25 : 1, 10 μ. Multilaminäre Anordnung der Riesenzellen. Übergang nach rechts (↓1) in die Area postcentralis, nach links (↓2) in die Area limbica anterior (vgl. Fig. 48).

weise Lemuren, von Karnivoren die Feliden, Kaniden, Ursiden und, soweit untersucht, Ungulaten und Pinnipedier).

Bei letzterer Art der Zellverteilung können aber wieder mehrere Modifikationen vorkommen; bei manchen Tieren liegen die Riesenzellen alle fast in gleicher Höhe des Rindenquer-

schnittes und formieren so eine einzige zusammenhängende dichte Zellreihe innerhalb der sonst relativ zellarmen V. Schicht — *unilaminärer Typus* — (*Cercoleptes,* **Fig. 46** und **61**); bei anderen Sippen sind zwar die Riesenzellen auch in einer geschlossenen Lage angeordnet, aber sie liegen in verschiedenen Höhen übereinander und bilden so gewissermaßen eine mehrreihige Schicht — *multilaminärer Typus* — (*Cercopithecus,* **Fig. 44** und **59**; *Lemur,* **Fig. 45** und **60**). Sowohl bei ersterer, der unilaminären, wie bei letzterer, der multilaminären Verteilungsform kann die Zusammensetzung der Schicht ferner variieren nach der Größe der Zellen; es gibt Tiere, bei denen die Riesenzellen alle von ziemlich gleicher Durchschnittsgröße sind, wie z. B. bei Cercopithecus, Hapale und anderen niederen Affen, während bei anderen Tieren die Riesenzellenschicht sich aus Elementen sehr verschiedener Größe zusammensetzt, wie es besonders schön Fig. 46 von Cercoleptes illustriert.

c) Die dritte Hauptform der Anordnung der Riesenpyramiden ist die *solitäre Anordnung,* wobei die Zellen isoliert stehen und spärlich zerstreut über die ganze Ganglienschicht verbreitet sind. Sie findet sich beim Menschen in den unteren Abschnitten des Feldes 4 (Fig. 32), bei manchen Affen, stellenweise bei Karnivoren und bei Marsupialiern.

Die verschiedene Verteilungsart der Betzschen Zellen innerhalb der V. Schicht bringt es mit sich, daß bei manchen Tieren der Riesenpyramidentypus, namentlich die Schicht der Riesenzellen selbst, sehr deutlich in die Augen fällt, während sie bei anderen Tieren mehr zurücktritt und seine Identifizierung oft recht erschwert ist. Natürlich gibt es aber alle möglichen Übergänge zwischen den geschilderten verschiedenen Verteilungsarten der Betzschen Zellen in der Ganglienschicht.

Was die Größe dieser Zellen bei verschiedenen Tieren anlangt, so muß auf das oben Gesagte verwiesen werden (dieses Kapitel, Seite 76 ff.).

VI. Grundschicht — *Lamina multiformis.* Es ist richtig, daß manche niedrigstehende Mammalier, wie kleine Nager, Insektenfresser, eine auffallend breite Spindelzellenschicht besitzen. Man sehe z. B. Fig. 18 vom Kaninchen. Aber andererseits gibt

es auch bei den hochstehenden Säugern und unter den Primaten gerade beim Menschen gewisse Rindentypen, welche im Vergleich zum ganzen Querschnitt ebenfalls eine relativ sehr breite innerste Schicht besitzen. Ganz abgesehen von der Inselrinde sei nur an manche Typen des Temporallappens erinnert. Überdies kommen bei tiefstehenden Sippen vielfach Typen vor, welche gerade eine sehr schmale VI. Schicht aufweisen (vgl. Fig. 19 und 22 vom Känguruh).

Es läßt sich also durchaus nicht als generell richtig anerkennen, daß die Breite der innersten Rindenschicht bei niederen Tieren zunehme, wie zumeist behauptet wurde.

Man wird eben bei solchen vergleichenden Feststellungen zweckmäßigerweise nicht die einzelne Schicht ins Auge fassen; aber auch der Gesamtquerschnitt gibt keinen richtigen Maßstab. Richtiger ist es vielmehr, wie ich schon an anderem Orte über Rindenmessungen ausgeführt habe, die Rindenbreite in zwei Hauptzonen, annähernd den Kaesschen Hauptschichten entsprechend, zu zerlegen, nämlich eine „äußere Hauptzone", welche die I.—III. Schicht umfaßt und eine „innere Hauptzone", aus der IV.—VI. Schicht bestehend. Vergleicht man unter diesem Gesichtspunkte eine größere Reihe von Tieren verschiedener Ordnung und Organisationshöhe, so scheint mir schon eher ein greifbares allgemeineres Resultat möglich zu sein. Dann sieht man nämlich, daß die innere Hauptzone vielfach — aber nicht ausnahmslos! — bei niederen Tieren eine relativ größere durchschnittliche Breite besitzt als bei höheren, und man kann ferner feststellen, daß die innere Hauptzone bei niederen Sippen häufiger die äußere Hauptzone an Breite überwiegt, als dies bei höheren und speziell beim Menschen der Fall ist. Mehr aber zu sagen ist man vorläufig nicht berechtigt.

Ob sich daraus irgendwelche Schlüsse auf die funktionelle Wertigkeit der beiden kortikalen Hauptzonen ableiten lassen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Was bisher über diese Frage geschrieben wurde, steht jedenfalls mit vergleichend-anatomischen Tatsachen nicht im Einklang. Insbesondere ist die Auffassung, daß generell die größere Breite der inneren Schichten eine höhere Organisation der betreffenden Rinde repräsentiere, als irrtümlich zu bezeichnen.

3. Spezifische Differenzierungen einzelner homologer Typen bei verschiedenen Tieren.

In ähnlicher Weise, wie der Gesamtquerschnitt oder einzelne von den Grundschichten besondere Züge in einer Gruppe annehmen können, beobachtet man nun auch häufig, daß ein Strukturtypus als Ganzes bestimmte tektonische Umwandlungen in der Säugetierreihe bzw. bei einer Spezies oder Familie der Säugetiere erfährt. Dies geht nicht selten so weit, daß es möglich wird, aus der Eigenart des Zellbaues, die ein einzelnes bestimmtes Rindenfeld aufweist, die Sippe, der das Gehirn angehört, zu erkennen.

Man kann in dieser Hinsicht zunächst zwei Arten von homologen Rindentypen bei den Mammaliern unterscheiden:

1. monomorphe Typen, das sind solche, welche in der ganzen Klasse den gleichen Grundcharakter bewahren; das differenzierende Prinzip, nach dem ihre Tektonik ausgebaut ist, bleibt im großen ganzen überall, von den höchsten bis zu den primitivsten Sippen, unverändert erhalten;

2. polymorphe Typen, d. h. solche, bei denen die für den Typus charakteristische Umwandlungsform der Grundschichtung innerhalb der Reihe wieder selbst so starke Abänderungen erfährt, daß trotz der Homologie bei verschiedenen Ordnungen doch ganz neuartige Formationen zustande kommen.

Zu den **monomorphen Typen** gehört der größte Teil der oben als homotypisch beschriebenen Bildungen, also Rindentypen mit dauernd persistierender Sechsschichtung. Die Sechsschichtung bleibt hier mit gewissen strukturellen, für den betreffenden Typus eigentümlichen, Merkmalen im wesentlichen bei allen Ordnungen die gleiche; als Beispiel könnte man die Rinde des Scheitellappens anführen.

Aber auch heterotypische Formationen können sich monomorph entwickeln, und zwar sind es insbesondere manche von den limbischen und retrolimbischen Gebieten, deren spezifische Ausgestaltung sich in den Grundzügen durch die ganze Säugetierreihe nachweisen läßt, wenn sie auch ihrerseits gleichwohl unter sich wieder gewisse Spezies- und Familienunterschiede erkennen lassen.

In den **Fig. 64—67** ist der *Typus retrosplenialis granularis* von Pteropus, Lepus und Makropus dargestellt. Bei allen drei Tieren sind die Hauptkennzeichen dieser Rindenformation die gleichen, nämlich einerseits eine hochgradige regressive Transformation (Rückbildung) der II. und III. Schicht und eine entsprechende progressive Entwicklung der IV. Schicht oder der innern Körnerschicht mit gleichzeitiger Verbreiterung der I., V. und VI. Schicht;

Fig. 64. Fliegender Hund (*Pteropus edwardsi*). 25 : 1, 10 μ.

Regio retrosplenialis (Feld 29 der Hirnkarten) mit Übergang in das Subiculum des Ammonshorns einerseits ↓1 und den Typus retrosplenialis agranularis andrerseits ↓2 (Feld 30). (Vgl. auch die stärkere Vergrößerung in Fig. 39.)

dadurch kommt es zu einem starken Überwiegen der inneren Hauptzone (IV.—VI. Schicht) über die äußere Hauptzone (I.—III. Grundschicht). Deutlicher treten diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung in den **Fig. 38—41** hervor. Das nämliche Prinzip der Schichtungsumwandlung findet sich nun bei allen von mir untersuchten Tieren in dieser Rinde wieder, allerdings bei manchen Formen nur schwach ausgeprägt, aber immerhin so charakteristisch, daß die Identifizierung des Typus möglich ist.

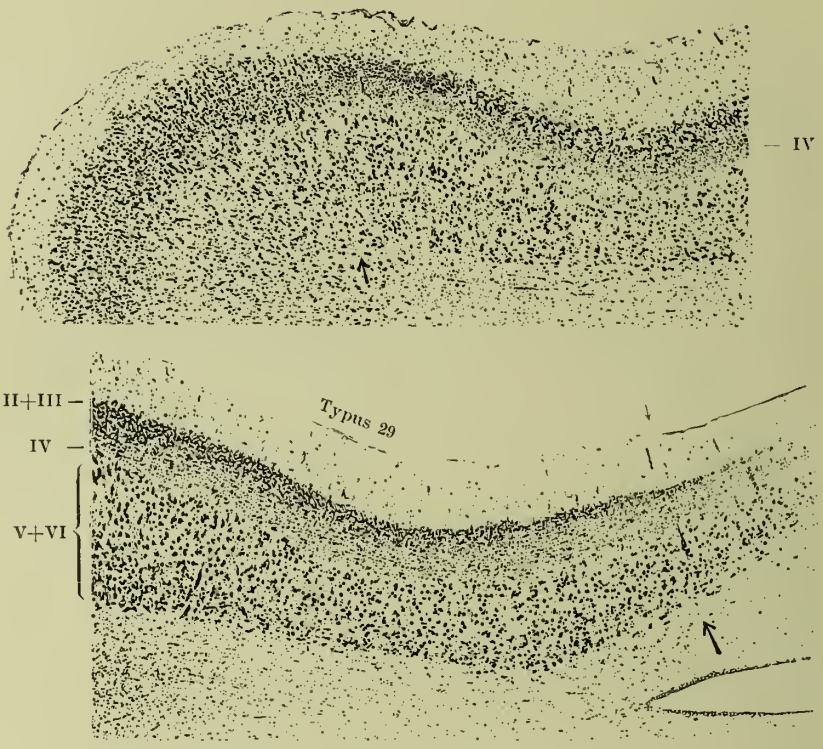


Fig. 65 und 66. Erwachsenes Kaninchen. 25 : 1, 10 μ.
(Feld 29 b + c.)
Dasselbe wie vorige Figur. Übergang einerseits in Typus 29 d, andrerseits in Typus 48. (Vgl. auch Fig. 38.)

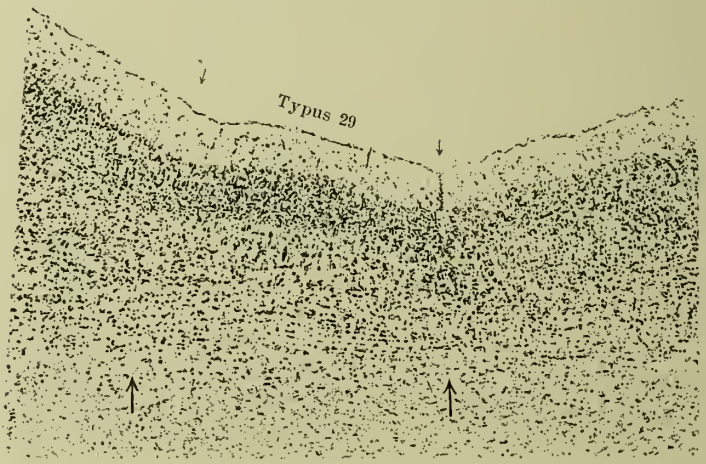


Fig. 67. Känguruh (*Macropus dorsalis*). 25 : 1, 10 μ.
Dasselbe wie Fig. 64—66. Die III. Schicht ist breiter, die IV. Schicht schwächer entwickelt als in den vorigen Figuren. (Vgl. Fig. 40.)

Ein besonders charakteristisches Beispiel einer monomorphen heterotypischen Rinde stellt der Riesenpyramidentypus (Feld 4 unserer Hirnkarten) dar. Seine beiden Hauptmerkmale, nach denen er sich aus dem tektogenetischen Grundtypus differenziert hat, die Auflösung der Lamina granularis interna einerseits und die Ausbildung einer besonderen Zellart, der Betzschen Riesenzellen, in der Lamina ganglionaris andererseits, finden sich überall in prinzipiell gleichartiger Weise wieder. Man vergleiche hierzu die Figuren 43—49 und 58—63. Das gleiche gilt von dem Typus frontalis agranularis oder dem Feld 6 der Hirnkarten; auch hier hat sich das eine Kriterium, nämlich die Rückbildung der inneren Körnerschicht, durchweg erhalten. Trotz der monomorphen Entwicklungsrichtung eines Typus, d. h. trotzdem das differenzierende tektonische Prinzip bei allen Tieren das gleiche ist und in der ganzen Mammalierreihe deutlich ausgeprägt bleibt, kann nun aber seine Ausgestaltung im einzelnen, ich möchte sagen seine ornamentale Ausschmückung, doch so viele Einzelzüge bei einer Tierart erhalten, daß er sich dadurch ohne weiteres von dem homologen Typus jeder anderen Gruppe unterscheidet. Hierfür ist gerade der Riesenpyramidentypus, wie oben bei der Beschreibung der Lamina ganglionaris verschiedener Tiere ausgeführt wurde, ein lehrreiches Beispiel.

Bei den Karnivoren und unter diesen namentlich bei gewissen Feliden und Ursiden erfährt der Riesenpyramidentypus eine ganz charakteristische Entfaltung; **Fig. 61** zeigt seinen Querschnitt vom Wickelbär bei schwacher und **Fig. 46** bei stärkerer Vergrößerung. Der tektonische Grundriß ist zwar unstreitig der gleiche wie bei dem homologen Typus der Primaten und Prosimier (**Fig. 43—45**), aber gleichwohl unterscheidet er sich auf den ersten Blick von jenen durch besondere Kennzeichen, welche schon oben bei den Einzelschichten besprochen wurden; die V. Schicht hebt sich deutlicher als bei irgendeinem anderen Tier als geschlossener Zellstreifen ab; ihre Riesenzellen sind im Vergleich zur Breite der Rinde sehr groß und zahlreich, wie wir bereits gesehen haben, größer und zahlreicher als bei jeder anderen (bisher untersuchten) Sippe; dazu kommt die ungewöhnliche Schmalheit der III. Schicht mit ihren plumpen, wenig differenzierten Pyramidenzellen und die Geschlossenheit und scharfe Begrenzung der VI. Schicht. Das Differentielle in der speziellen Anordnung der Riesenzellen beim Menschen, Affen und Halbaffen ist gleichfalls oben eingehend erörtert (Seite 78 ff. und Seite 102 ff.).

Das Unterscheidende des Riesenpyramidentypus beim Menschen besteht, abgesehen natürlich von seiner großen Querschnittsbreite, in der mächtigen Entwicklung des supraganglionären, also der II.—III. Schicht entsprechenden

Fig. 68. Calcarinatypus: Mensch. 25 : 1, 10 μ.

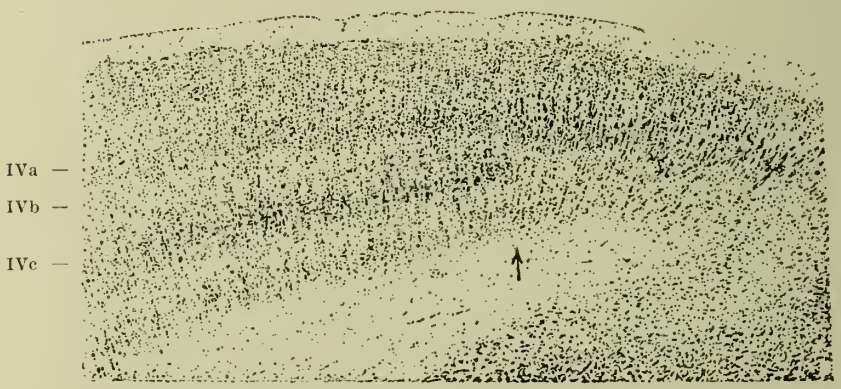


Fig. 69. Calcarinatypus: Rhesusaffe (*Macacus rhesus*). 25 : 1, 10 μ.

Teiles, welche letztere sich durch ihre wohl differenzierten schlanken Pyramiden auszeichnet (**Fig. 43, IIIb**), und insbesondere in dem Polymorphismus und Reichtum an mittelgroßen und kleinen Zellen in allen Schichten. Schon

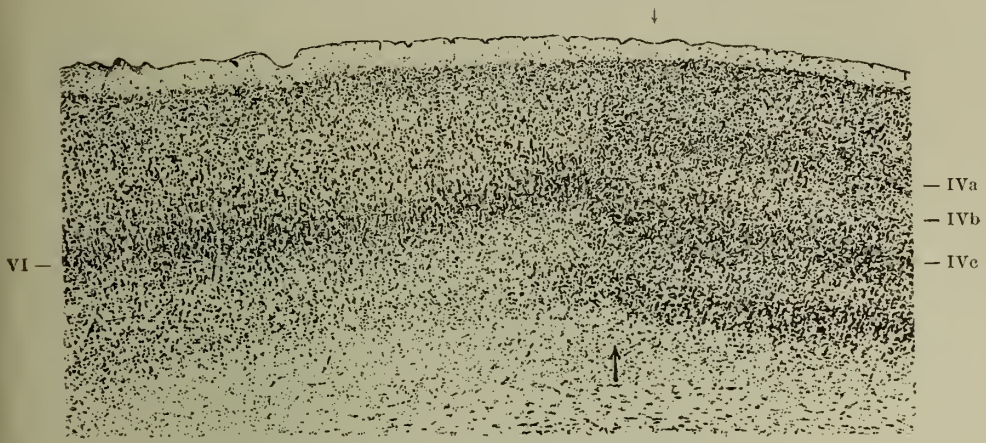


Fig. 70. Calcarinatypus: Krallenaffe (*Hapale jacchus*). 25 : 1, 10 μ.

Fig. 71. Calcarinatypus: Kapuzineraffe (*Cebus capucinus*). 25 : 1, 10 μ.
Die Lamina granularis intermedia (IVb) weist im Gegensatz zu den anderen Affen (Fig. 69 und 70) nochmals eine Teilung in drei Unterschichten auf. Multistriärer Calcarinatypus.

dadurch würde man diese menschliche Rindenformation von der aller nächstverwandten Gruppen unterscheiden können.

Bei anderen Ordnungen, namentlich Chiropteren, Rodentiern, Insektivoren und Marsupialiern ist im Gegensatz zu den vorgenannten Sippen der

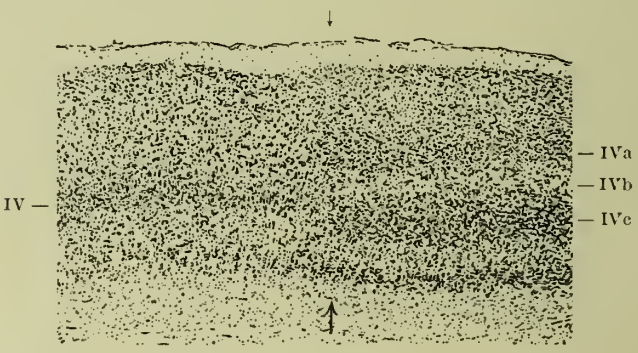


Fig. 72. Calcarinatypus: Halbaffe (*Lemur macaco*). 25 : 1, 10 μ.

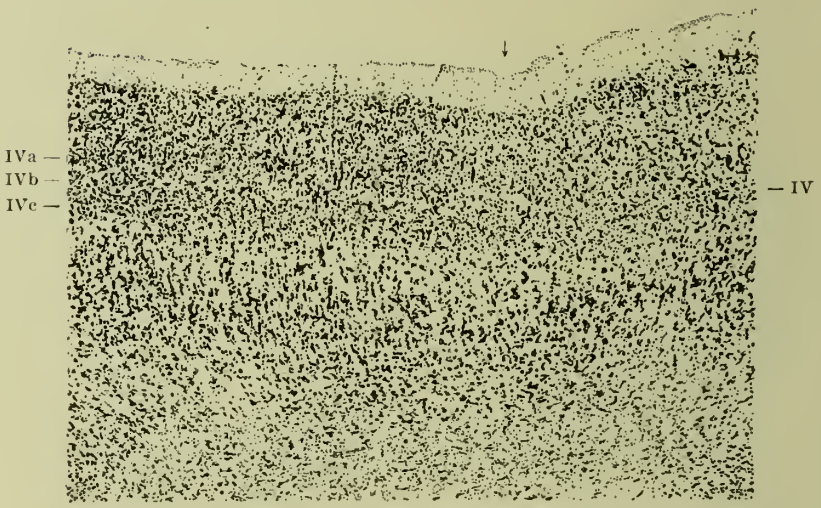


Fig. 73. Calcarinatypus: Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*). 25 : 1, 10 μ.
Der tristriäre Charakter des Calcarinatypus ist undeutlicher als bei Primaten.

Typus dadurch ausgezeichnet, daß seine Riesenpyramiden keine besonders auffallende Größe erlangen; gleichwohl ist diese Formation schon durch den Mangel einer inneren Körnerschicht (IV) und die dichte Reihenstellung größerer Zellindividuen (der Homologen der Riesenzellen) in der Ganglienschicht ohne weiteres als solche zu identifizieren (Fig. 47—49).

Unter den **polymorphen Typen** bildet eines der prägnantesten Beispiele der Calcarinatypus, also, wie der Riesenpyramidentypus, gleichfalls eine heterotypische Modifikation des Grundtypus

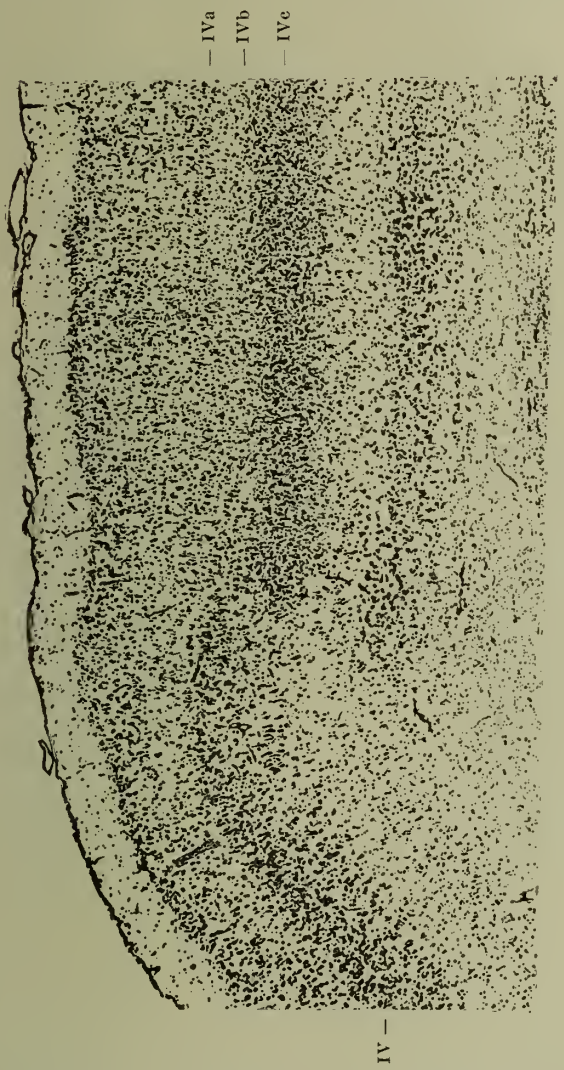


Fig. 74. Calcarinatypus: Känguruh (*Macropus dorsalis*). 25:1, 10 μ.
(Vergleiche Figur 11 vom jugendlichen Känguruh, wo der tristriäre Charakter des Calcarinatypus, d. h. die Spaltung der inneren Körnerschicht, schärfer ausgeprägt ist.)

Die Figuren 68—74 zeigen die Übergangsstelle des Calcarinatypus bei Primaten, Prosimiern, Karnivoren und Marsupialiern, wobei es zu einer wirklichen Spaltung der inneren Körnerschicht und damit zur Ausbildung von drei Unterschichten IVa, IVb und IVc kommt (tristriäre Form).

mit abgeänderter Schichtenzahl. Wir haben es hier demnach mit einer polymorphen heterotypischen Rinde zu tun, während jener als Paradigma der monomorphen heterotypischen Forma-

tionen anzusehen ist. Das Prinzip, nach dem sich dieser Typus tektonisch differenziert hat, ist gewissermaßen eine Hypertrophierung der inneren Körnerschicht (myeloarchitektonisch die Ausbildung der Stria Gennari oder des Vicq d'Azyrschen Streifs). Dieses Prinzip ist zwar überall in allen Säugergehirnen nachweisbar, aber es modifiziert sich bei einzelnen Gruppen doch

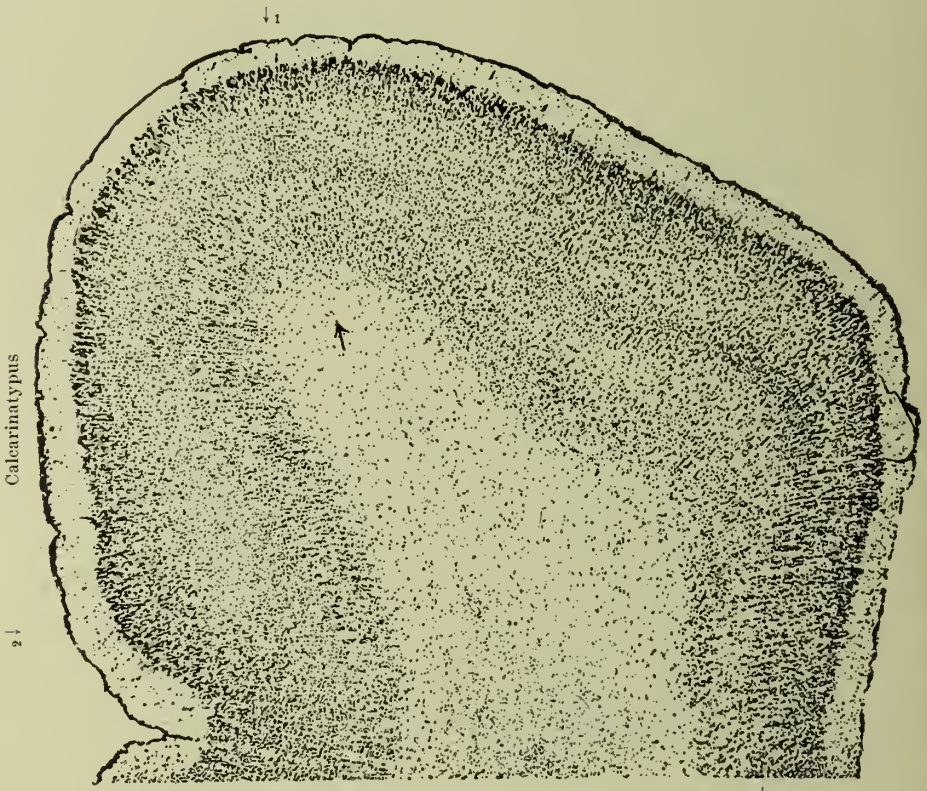


Fig. 75. Katze (*Felis domestica*). 25 : 1, 10 μ.
Bistriäre Form des Calcarinatypus zwischen $\downarrow_1$ und $\downarrow_2$. Nach rechts von $\downarrow_1$ Übergang in den sechsschichtigen Grundtypus.

derart, daß scheinbar ein ganz andersartiger tektonischer Typus zustande kommt. Die Homologie ist dann eben nur durch die vergleichende topische Lokalisation oder durch die Entwicklungsgeschichte möglich.

Man kann hinsichtlich der Ausbildung der inneren Körnerschicht drei hauptsächliche Variationsformen des Calcarinatypus unterscheiden (vgl. Fig. 68—77):

a) Eine völlige Spaltung der inneren Körnerschicht in zwei getrennte Körnerlagen mit Ausbildung einer intermediären Zwischenschicht, wie es oben mehrfach beschrieben wurde: *tristriäre Form des Calcarinatypus.* Dieser Zustand kommt sehr deutlich beim Menschen, allen Affen (auch Hapale) und bei den Lemuriden vor, weniger deutlich bei manchen Karnivoren, Ungulaten und von den Marsupialen den Makropiden. Die **Fig. 68—74** geben Belege für die genannten Ordnungen.

Diese tristriäre Form kann sich nun ihrerseits wieder bei verschiedenen Familien der gleichen Ordnung in verschiedenartiger Richtung spezifisch differenzieren. Besonders groß ist der Polymorphismus bei den Affen. Als

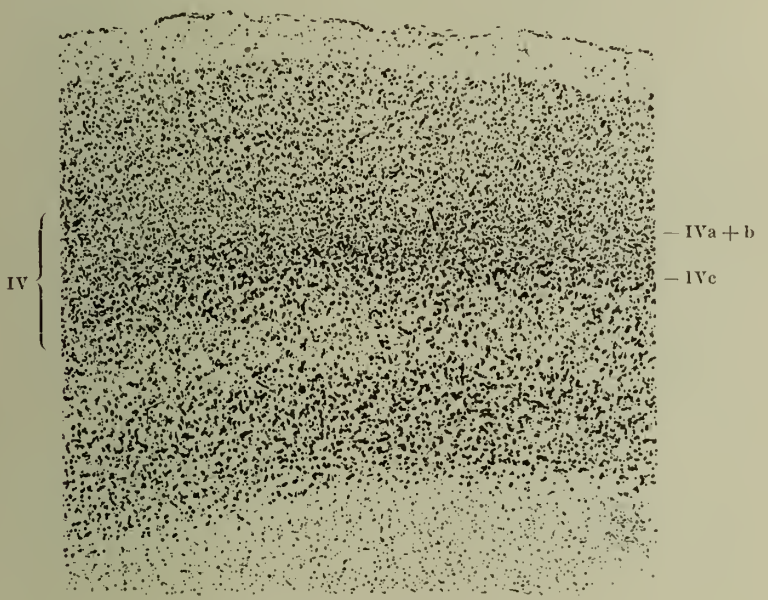


Fig. 76. Kaninchen (*Lepus cuniculus*). 25 : 1, 10 μ.
Bistriäre Form des Calcarinatypus.

Beispiele vergleiche man den Typus von einer Meerkatze, einem Krallenaffen und einem Kapuzineraffen (**Fig. 69, 70 u. 71**). Letzterer besitzt eine viel reicher geschichtete Calcarinarinde als die ersteren, indem sich innerhalb der *Lamina granularis intermedia* (IVb) nochmals eine Spaltung in mehrere Unterschichten vollzogen hat. Wie **Fig. 70** zeigt, zieht sich mitten durch die Intermediärschicht eine deutliche dichte Zellage, wodurch eine Dreiteilung dieser Unterschicht entsteht. In Figur 78 und 79 ist der Typus von Cebus und Cercopithecus nochmals bei starker Vergrößerung dargestellt.

b) Die innere Körnerschicht teilt sich nur in zwei Unterschichten, eine zellarme äußere und eine zellreichere innere, wobei der Vicq d'Azyrsche

Streif (IVb) innerhalb der ersteren liegt: *bistriäre Form* des Calcarinatypus (z. B. Katze und Kaninchen, **Fig. 75** und **76**).

c) Die innere Körnerschicht bildet lediglich eine Verbreiterung und Verdichtung der Körnerlage der Nachbarrinde: *unistriäre Form* des Calcarinatypus (z. B. kleine Nager, fliegender Hund, **Fig. 77**).

IV

Fig. 77. Fliegender Hund (*Pteropus Edwardsi*). 25 : 1, 10 μ.
Unistriäre Form des Calcarinatypus.

Andere Beispiele einer polymorphen heterotypischen Rinde bilden gewisse Typen der Regio retrolimbica, namentlich bei Rodentieren, Chiropteren und Insektivoren.

Daß auch die heterogenetischen Typen sowohl im Sinne einer monomorphen wie polymorphen Differenzierung sich bei verschiedenen Gruppen spezialisieren können, sei nur nebenbei erwähnt. Als Beispiele können die Figuren 24, 25 und 26 angeführt werden. Beim Igel ist es besonders die Regio olfactoria, welche sich in hohem Maße polymorph differenziert hat.

Aus den wenigen Beispielen dürfte zur Genüge die große Variabilität homologer Rindentypen in der Mammalierreihe hervorgehen. Wir fassen das Wesentlichste nochmals zusammen:

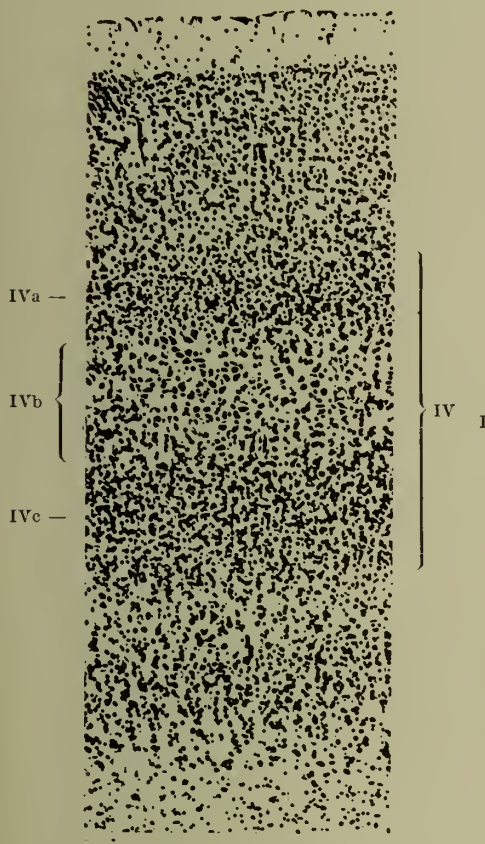


Fig. 78. Meerkatze (*Cercopithecus*).

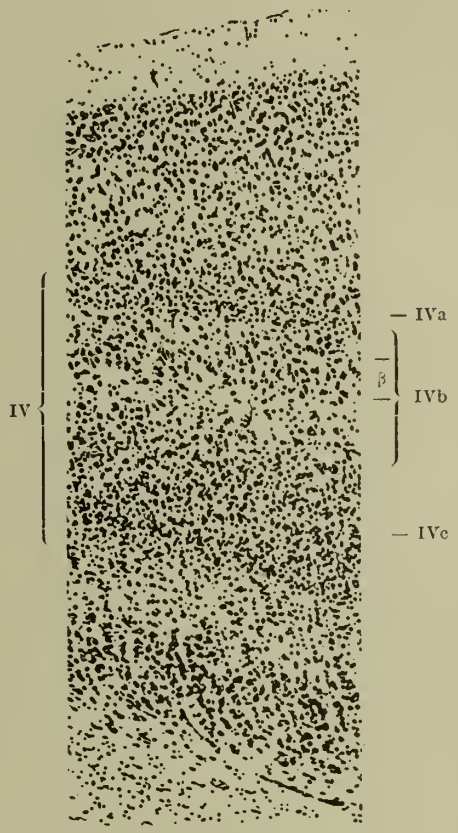


Fig. 79. Kapuzineraffe (*Cebus*).

Fig. 78 und 79. Calcarinatypus von zwei verschiedenen Affen. 66 : 1, 10 μ.
Polymorphismus einer heterotypischen homologen Rindenformation. Der Polymorphismus zeigt sich darin, daß bei Cebus die innere Körnerschicht (IV) tektonisch reicher gegliedert ist und in weitere Unterschichten zerfällt. Innerhalb IVb hebt sich in Fig. 79 ein geschlossener Zellstreif dichtstehender größerer Elemente ab (IVβ), so daß diese Unterschicht wieder 3 getrennte Zellagen unterscheiden läßt, welche in Fig. 78 fehlen. Ebenso teilt sich IVc in Fig. 79 deutlich in eine zellärmere äußere Hälfte und eine zellreichere innere. Der Calcarinatypus von Cebus weist daher 11 Schichten auf, während er bei Cercopithecus nur 8 Schichten erkennen läßt. (Vgl. auch Fig. 69—71.)

Trotz aller Übereinstimmung im Grundrisse des Cortexbaues weist die spezielle Tektonik einzelner Typen und zwar besonders heterotypischer Formationen

bei den meisten Mammaliern besondere Merkmale auf, welche für jede Sippe charakteristisch sind.

Die Karnivoren und unter ihnen insbesondere gewisse *Feliden* und *Ursiden* zeigen eine so spezifische Entfaltung des Riesenpyramidentypus, daß es dem Geübten unschwer gelingen wird, ihn von demjenigen anderer Sippen zu unterscheiden. Ebenso verhält es sich mit dem Riesenpyramidentypus des Menschen und namentlich der größeren Halbaffen *(Lemur und Indris)*.

Andererseits besitzen die Tieraffen unter sich eine nur ihnen eigentümliche geradezu schematische Anlage des Calcarinatypus, welche wohl als ein sicheres Erkennungsmerkmal des pithecoiden Gehirns gelten darf, und unter ihnen gibt es wieder Familien, speziell *Cebus*, welche den Typus in ganz einseitiger Weise weiter differenziert haben. Auch bei Karnivoren und Ungulaten findet sich vielfach eine eigenartige Ausgestaltung des Calcarinatypus, welche ihn gegenüber dem anderer Ordnungen auszeichnet.

Bei vielen niederen Affen und Halbaffen ist der Typus praeparietalis in ähnlicher Weise differentiell entwickelt. Das Kaninchen und in geringer Weise kleine Nager, ferner Makrochiropteren, von den Karnivoren *Mustela* und von Ungulaten (soweit ich diese zu untersuchen Gelegenheit hatte) *Sus, Capra, Tragalus* besitzen eine so charakteristische Differenzierung der Regio retrolimbica, daß aus ihr allein die Zugehörigkeit des Gehirns zu einer dieser Gruppen erkannt werden könnte. Und schließlich weist bei den Marsupialiern *Makropus* und *Phalangista* der zelluläre Cortexbau in seiner Gesamtheit wie in einzelnen tektonischen Typen ebenfalls spezifische Eigentümlichkeiten auf, welche ihn von dem anderer Sippen und auch von dem niedriger organisierter Marsupialier *(Didelphys)* ohne weiteres unterscheiden läßt. Auch die Monotremen *(Echidna)* zeichnen sich durch besondere Eigentümlichkeiten ihres kortikalen Schichtenbaues im ganzen gegenüber anderen Ordnungen aus.

II. Abschnitt.

Prinzipien der vergleichenden Feldergliederung des Cortex cerebri.

Auf Grund der im ersten Abschnitte gemachten Feststellungen sind wir nunmehr in die Lage versetzt, eine Einteilung der Großhirnrinde in territoriell umschriebene Bezirke verschiedener Struktur, mit anderen Worten, eine histologische Landkartentopographie der Hemisphärenoberfläche durchzuführen.

Wir hatten oben gezeigt, daß Veränderungen der kortikalen Tektonik vielfach an einer umschriebenen Stelle der Oberfläche durch die ganze Rindenbreite einsetzen und daß solche Veränderungen nicht selten derart plötzlich und rasch sich vollziehen, daß relativ scharfe Grenzlinien zwischen den benachbarten Strukturbezirken entstehen. Als Beispiel sei auf nachstehende Fig. 80 verwiesen, welche einen frontalen Querschnitt durch eine Katzenhemisphäre in der Mitte des Sulcus coronalis darstellt und mehrere in einer Ebene liegende Strukturtypen mit ihren Grenzen erkennen läßt. Ähnliche, noch schärfere Übergangsstellen enthält die Fig. 81, welche die Grenzen des Calcarinatypus beim Affen an einem Frontalschnitt durch den Occipitallappen zeigt. In Fig. 82 schließlich finden sich von einem Beuteltier, Onychogale frenata, der Reihe nach die Übergänge des Ammonshorns in das Subiculum, Präsubiculum, die Area entorhinalis und die Area perirhinalis.

Wir haben ferner gesehen, daß plötzliche Übergänge differenter Rindenformationen bei allen Ordnungen der Säugetiere vorkommen, bei tieferstehenden zuweilen sogar deutlicher ausgeprägt als beim Menschen (z. B. Känguruh, Kaninchen), und daß gewisse Arten regionärer Schichtungsumwandlungen, welche beim Menschen sich finden, in den Grundzügen durch die ganze Säugetierreihe, wenn auch bei einzelnen Sippen mehr oder weniger modifiziert, nachweisbar bleiben. (Fig. 20—22, 24—26, 58—63, 64—67, 68—77.)

Diese Tatsachen bilden den Ausgangspunkt für die Aufstellung und räumliche Abgrenzung homologer, d. h. in ihrem histologischen Zellenbau übereinstimmender,

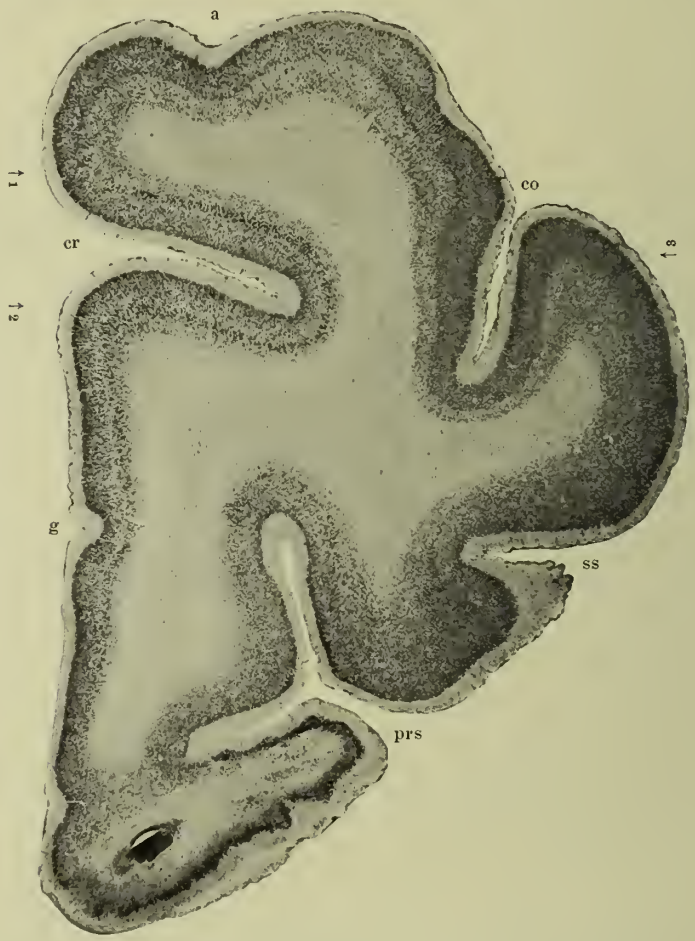


Fig. 80. Frontalschnitt durch die Hemisphäre einer 14tägigen Katze (*Felis domestica*). Übergang des sechsschichtigen Grundtypus in den agranulären Riesenpyramidentypus (bei $\uparrow_1$) einerseits und in den agranulären Frontaltypus ($\uparrow_3$) andererseits. Auf der Medianseite der präcinguläre Typus $\downarrow_2$. a = sulc. ansatus, cr = s. cruciatus, co = s. coronalis, ss = s. suprasylvius, prs = s. praesylvius, g = s. genualis.

Rindenfelder — *Areae cytoarchitectonicae* — bei den verschiedenen Ordnungen der Säugetierreihe und damit gleichzeitig die Grundlage für eine **vergleichende Oberflächeneinteilung der Großhirnrinde.**

Es wird also in diesem Abschnitte unsere Aufgabe sein, die spezielle Art der Feldergliederung bei einzelnen Tieren fest-

Fig. 81. Frontalschnitt durch die Occipitalregion eines Affen (*Macacus rhesus*). Vier Übergangsstellen des Calcarinatypus in die Nachbarrinde. Man sieht bei den Pfeilen deutlich die Schichtenverminderung.
c = Stamm des Sulcus calcarinus. ca = Ramus ascendens dieser Furche. otm = Sulc. occipito-tempor. medialis. otl = Sulc. occipito-tempor. lateralis. Opo = Operculum occipitalis.

zustellen und sodann das Gemeinsame und Abweichende in der Felderung verschiedener Tiere aufzudecken. Daraus erst werden sich allgemeinere Gesichtspunkte für eine vergleichende

Lokalisation ergeben. Das Problem der vergleichenden Rindentopographie läßt sich demnach in folgende Fragen zusammenfassen:

1. Besteht Übereinstimmung oder auch nur eine gewisse Ähnlichkeit in der topographischen Feldergliederung bei den verschiedenen Ordnungen der Säugetiere, ist mit anderen Worten die Rindenoberfläche in der ganzen Säugetierreihe nach einem gemeinsamen Gesetze in übereinstimmende Struktur-

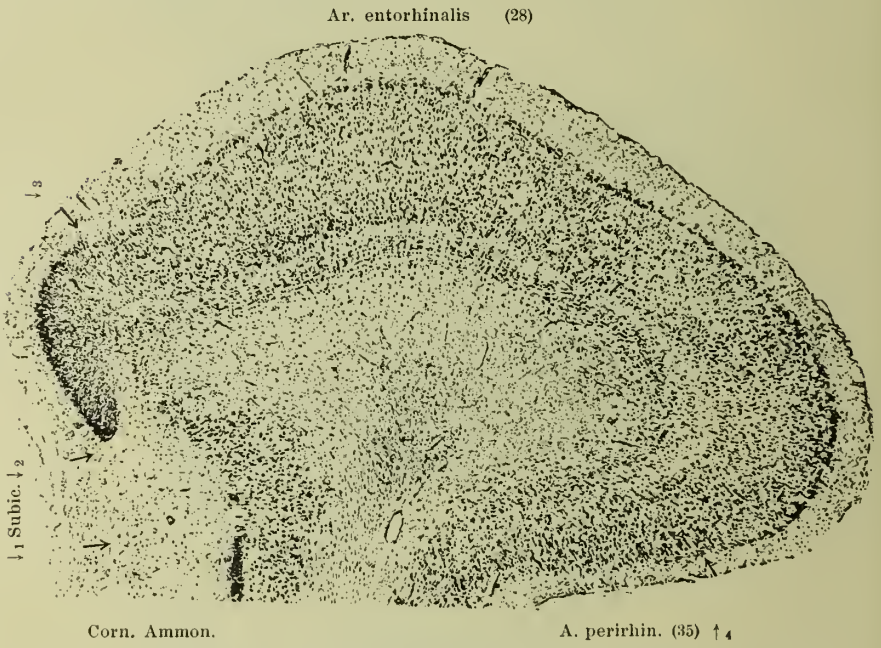


Fig. 82. Frontalschnitt durch den Lobus pyriformis vom Bergkänguruh (*Onychogale frenata*) mit mehreren schroffen tektonischen Übergängen.

bezirke gegliedert oder muß man für jede Art oder wenigstens für jede größere Gruppe ein besonderes topographisches Einteilungsprinzip annehmen?

2. Worin bestehen ganz allgemein die Übereinstimmungen und die Abweichungen in der Rindenfelderung verschiedener Sippen?

3. Gibt es konstante und inkonstante Felder und wie varieren die ersteren nach Form, Größe und Lage bei einzelnen Sippen oder Arten?

Ehe wir an eine prinzipielle Erörterung der aufgeworfenen Fragen gehen, seien einige Bemerkungen über das Material und die Hirnkarten vorausgeschickt.

Was das Material anlangt, so ist es selbstverständlich, daß eine Untersuchung, welche nur die erste allgemeine Grundlegung für eine Disziplin beabsichtigt, sich nicht auf das ganze zoologische System oder auch nur auf alle Ordnungen einer Klasse, geschweige denn auf die Mehrzahl der Familien oder Arten erstrecken kann. Die erschöpfende topographische Rindeneinteilung bei einer einzigen Spezies hat die Herstellung mehrerer lückenloser Schnittserien durch das ganze Großhirn und deren vergleichendes Studium zur Voraussetzung, eine Arbeit, welche, abgesehen von ihren sachlichen Schwierigkeiten, allein technisch außerordentlich zeitraubend und mühevoll ist. Ein derartiges Studium muß sich daher zur Gewinnung der orientierenden Gesichtspunkte zunächst auf einige große Hauptgruppen bzw. wenige Vertreter von jeder derselben beschränken. Vorläufig abgeschlossen habe ich die lokalisatorische Feldergliederung des Cortex bei Vertretern von sieben Ordnungen und zwar bei den

1. Primates von *Homo,* mehreren *Cercopithecinae* und den *Hapalidae,*
2. Prosimiae von *Lemur* und *Microcebus,*
3. Chiroptera von *Pteropus* edwardsi und edulis,
4. Carnivora von *Cercoleptes* (teilweise *Canis*),
5. Rodentia von *Lepus, Spermophilus* und teilweise *Mus,*
6. Insectivora von *Erinaceus,*
7. Marsupialia von *Makropus* und *Phalangista.*

Von Homo, Cercopithecus, Hapale, Lemur, Pteropus, Cercoleptes, Lepus, Spermophilus und Erinaceus kann ich fertige Hirnkarten vorlegen. Außerdem habe ich lokalisatorische Stichproben von vielen anderen Tieren und Tiergruppen gemacht (*Simia satyrus, Cebus, Indris, Microcebus, Vesperugo, Felis, Mustela, Didelphys, Echidna* u. a.), allerdings ohne zu einer abgeschlossenen Oberflächenlokalisation der ganzen Hemisphäre jetzt schon gelangt zu sein.

Dieses Material ist gewiß nicht erschöpfend, aber es gestattet doch die Erkennung des prinzipiell Gemeinsamen in der Gesamtorganisation des Cortex der verschiedenen Mammaliergruppen, sowie die Aufdeckung gewisser besonderer Eigentümlichkeiten in der Rindengliederung einzelner Ordnungen bzw. Familien. Dies genügt aber für den Zweck der vorliegenden Untersuchung, welche nur auf die Gewinnung allgemeiner großer Grundlinien für eine vergleichende Rindenfelderung gerichtet ist. Die Feststellung der Arteigentümlichkeiten für jede einzelne Spezies muß Aufgabe der späteren Detailforschung bleiben.

Bezüglich der Hirnkarten ist zu bemerken, daß die einzelnen Strukturfelder mit verschiedenen diakritischen Zeichen auf die laterale und mediale

Hemisphärenfläche jedes untersuchten Gehirnes eingetragen sind. Homologe Typen oder Areae haben im allgemeinen bei den verschiedenen Tieren identische Zeichen erhalten, doch handelt es sich nicht überall, wo gleiche Zeichen vorkommen, um absolute Homologien, sondern oft wird man nur von einer partiellen oder relativen Homologie sprechen können. Wo bei einem Tier eine Überlagerung oder Verschmelzung mehrerer, bei anderen Tieren getrennter Nachbarfelder besteht, ist dies in der Hirnkarte durch Vermischung und Überlagerung der entsprechenden Zeichen zum Ausdruck gebracht. Nun ist von verschiedenen Seiten, wie mir scheint nicht immer mit ausreichender Kenntnis der Tatsachen und auch vielfach ohne genügende Beherrschung der einschlägigen Arbeiten, der Vorwurf erhoben worden, daß solche Hirnkarten ein falsches Bild der tatsächlichen Verhältnisse geben und irrtümliche lokalisatorische Vorstellungen erwecken müßten, indem sie scharfe Grenzen ziehen, wo keine seien, und Strukturbezirke räumlich voneinander scheiden, welche sich überhaupt nicht trennen ließen. Dagegen ist zu erwidern, daß ein Hirnschema, wie es dem Wesen jeder schematischen Darstellung entspricht, gewisse Entstellungen notwendigerweise mit sich bringt. Hierauf habe ich in meinen früheren Abhandlungen bei jeder Gelegenheit hingewiesen und die Schwierigkeiten der bildlichen Wiedergabe einer Oberflächeneinteilung gerade an gefurchten Hemisphären besonders hervorgehoben. Das Oberflächenschema muß Felder und Grenzen von solchen, welche in der Tiefe der Furchen oder auf versenkten Windungen liegen, heraufziehen, es muß ferner gewölbte Zonen auf die ebene Fläche projizieren, was teils perspektivische Verzerrungen, teils örtliche Verlagerungen im Gefolge hat. Dazu kommt, daß die Übergänge benachbarter Typen vielfach keine wirklich scharfen Grenzlinien bilden, sondern fließende sind, daß aber das Schema, wenn es überhaupt topische Beziehungen wiedergeben soll, an irgendeiner Stelle eine Grenze ziehen muß. Gewisse Ungenauigkeiten sind also, wie bei jedem Schema, zuzugeben; trotzdem bringen die Hirnkarten die Lage und die gegenseitigen Beziehungen der Felder richtig zur Anschauung, und jedermann wird sie mit Nutzen bei vergleichenden Studien benutzen können, falls man nicht mehr darin sucht, als sie sein sollen: ein Hilfsmittel der Orientierung.

Wir werden nun in der folgenden Darstellung derart vorgehen, daß zunächst das Verhalten der Oberflächenfelderung bei den einzelnen Tieren an der Hand der Hirnkarten der Reihe nach beschrieben werden soll und daß dann in den nächsten Kapiteln die allgemeineren Fragen zur Erörterung gelangen. Wir beginnen mit dem Menschen und werden in der Mammalierreihe absteigend die nächstniederen Tiere anschließen.

IV. Kapitel.

Beschreibung der einzelnen Hirnkarten.

Im Gegensatz zu der in früheren Mitteilungen gegebenen Einzelbeschreibung der Rindenfelder nach Lappen und Windungen wird im folgenden die Hemisphärenoberfläche der verschiedenen Tiere nach größeren, strukturell einheitlichen Hauptzonen eingeteilt, welche sich nur teilweise mit den morphologischen Gebilden älterer Nomenklatur, den Lobi, Lobuli und Gyri, decken und von denen jede eine Mehrzahl tektonisch verwandter Areae umfaßt. Die Gründe hierfür sind vergleichend-anatomischer Natur und beruhen auf folgender Überlegung. Man kann wohl beim Menschen und den ihm nächststehenden gyrencephalen Tieren die Hemisphären grob morphologisch nach homologen Lappen einteilen. Was indessen bei niederen Ordnungen, etwa kleinen Nagern und Insektenfressern, dem Stirnlappen oder Schläfenlappen der Primaten entspricht, ist schlechterdings für eine äußere Betrachtung unmöglich zu sagen. Wohl aber ist es möglich, histologische Strukturen zu identifizieren, und solcher identischer oder homologer Strukturflächen lassen sich bei allen Mammaliern eine ganze Reihe nachweisen.

Wir fassen daher größere Areale von ähnlichem Bau als einheitliche Strukturzonen, sog. „Hauptregionen" *(regiones)* zusammen und stellen ihnen die Einzelfelder *(areae)* gegenüber. Demnach unterscheiden wir künftighin nicht mehr nur die Felder des Lobus frontalis, des Lobus temporalis, des Lobus occipitalis usw. voneinander, sondern nehmen Hauptregionen zum Ausgangspunkte, auf welche sich die Einzelareae nach ihrer histologischen Zusammengehörigkeit verteilen.

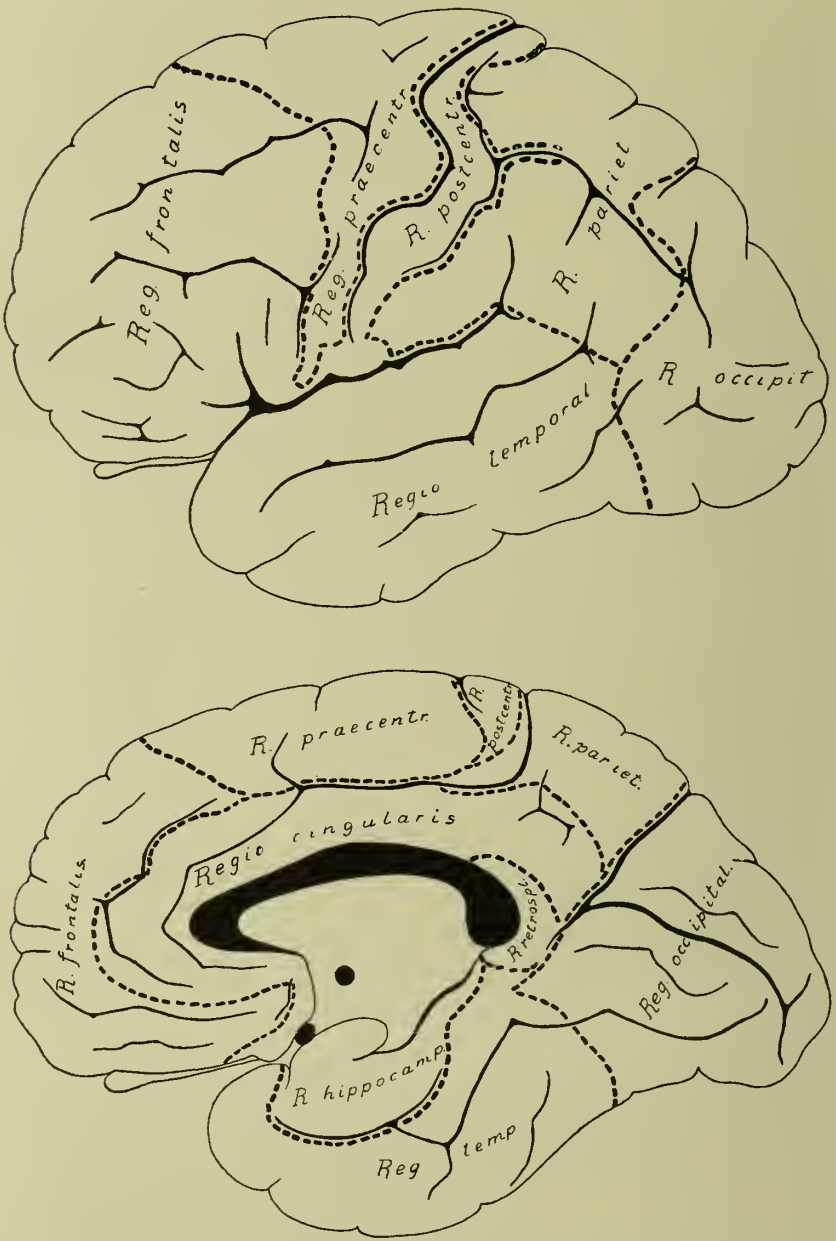


Fig. 83 und 84. Die cytoarchitektonischen Hauptregionen des Menschen. Die Regio olfactoria ist nicht eingezeichnet.

Solche homologe Regionen kann man allenthalben beim Menschen und den übrigen Säugetieren in größerer Anzahl unterscheiden. Es sind dies:

1. Regio postcentralis,
2. Regio praecentralis,
3. Regio frontalis,
4. Regio insularis,
5. Regio parietalis,
6. Regio temporalis,
7. Regio occipitalis,
8. Regio cingularis,
9. Regio retrosplenialis,
10. Regio hippocampica,
11. Regio olfactoria.

Manche dieser Hauptregionen sind bei den höheren Ordnungen mächtig entwickelt und zeigen eine reiche Gliederung in Einzelareae, während sie bei niedrigstehenden einen einfachen Bau aufweisen; andere Regionen zeigen das umgekehrte Verhalten und sind gerade bei tiefstehenden und primitiv gebauten Sippen reicher differenziert als bei höher organisierten Tieren. Gewisse Zonen, wie die Regio olfactoria, sind bei einzelnen Gruppen äußerst reduziert und nur rudimentär entwickelt, so daß sie auf der Hirnkarte gar nicht zur Darstellung gelangten, während sie bei anderen Ordnungen, namentlich Makrosmatikern, einen beträchtlichen Teil der ganzen Rindenfläche einnehmen.

In Fig. 83 und 84 sind die Hauptregionen der menschlichen Großhirnrinde (außer der Regio insularis, welche in Fig. 89 dargestellt ist) auf die mediale und laterale Hemisphärenansicht schematisch eingezeichnet. Wie man sieht, decken sie sich nur teilweise mit den Bezirken der bisher gebräuchlichen Einteilung; vor allem sei darauf hingewiesen, daß die morphologisch einheitliche *„Regio rolandica“* strukturell in zwei getrennte Hauptzonen, die Regio praecentralis und postcentralis, zerfällt, von denen jede wieder mehrere Areae umfaßt. Auch soll, um irrtümlichen Auslegungen vorzubeugen, nochmals betont werden, daß nicht alle diese Hauptzonen mit lineascharfen Grenzen sich gegeneinander abheben, sondern zum Teil, wie beispielsweise die parietale und temporale Hauptregion, fließende Übergänge besitzen.

I. Die Hirnkarte des Menschen (Fig. 85 und 86).

Vom Menschen habe ich zuerst 1907 eine kurze Darstellung der Rindengliederung gegeben und gleichzeitig das nebenstehende Oberflächenschema mit der Feldereinteilung des Gesamtcortex entworfen. In der Hauptsache habe ich davon nichts wegzunehmen und auch nichts Wesentliches hinzuzufügen. Ich könnte mich daher mit einem Hinweis auf jene Beschreibung begnügen. Aus Rücksicht auf die spätere vergleichende Betrachtung soll hier indessen nochmals eine Detailbeschreibung der gesamten Rindenfläche folgen und von einzelnen physiologisch-klinisch wichtigeren Feldern zugleich eine genauere Umgrenzung nach Lage und topischen Beziehungen zu Furchen und Windungen gegeben werden. Allgemeine Erörterungen über die Furchen folgen unten.

Die Regio postcentralis.

Bezüglich des Rindengebietes der Zentralwindungen habe ich im Jahre 1902/03 geschrieben: „Die Regio rolandica des Menschen wird in ihrer ganzen dorsoventralen Ausdehnung durch den Sulcus centralis in zwei, hinsichtlich ihrer cytoarchitektonischen Struktur völlig verschiedene anatomische Zentren geteilt, von denen das vordere durch das Vorkommen der Riesenpyramiden und den Mangel einer inneren Körnerschicht, das hintere durch das Vorhandensein einer deutlichen Körnerschicht und das Fehlen von Riesenpyramiden ausgezeichnet ist. Die Grenze zwischen beiden Zentren wird, abgesehen von einer kurzen, die Vermischung beider Strukturtypen zeigenden Übergangszone, im allgemeinen durch den Fundus des Sulcus centralis gebildet. Am dorsomedialen Ende des Sulcus centralis setzt sich diese Grenze auf den Lobulus paracentralis derart fort, daß sie die lineare Verlängerung der Zentralfurche bis zum Schnittpunkte mit dem Sulcus callosomarginalis bildet und somit den Lobulus paracentralis ebenfalls in zwei histologisch differente Felder trennt, ein vorderes, dessen Bau in allen Einzelheiten mit dem Riesenpyramidentypus des Gyrus centralis anterior übereinstimmt, und ein hinteres, das die Fortsetzung des Gyrus centralis posterior darstellt und diesem in seiner Zelltextur durchaus gleicht“ (I. Mitteilung, Journal f. Psychol. und Neurol., Bd. 2, S. 93/94).

Darin ist bereits die Trennung der Regio rolandica in zwei histologische Zonen, die ich jetzt als postzentrale und präzentrale Hauptregion unterscheide, ausgesprochen.

Die Regio postcentralis liegt unmittelbar hinter der Zentralfurche und umfaßt in der Hauptsache den Gyrus centralis posterior sowie dessen mediale Fortsetzung auf dem kaudalen

Fig. 85 und 86. Die Rindenfelderung der lateralen und medialen Hemisphärenfläche des Menschen. $^1/_2$. (VI. Mitteilung, 1907.)

Drittel des Lobulus paracentralis (ausgenommen den allerhintersten Abschnitt dieser Windung, welcher durch Feld 5 eingenommen wird) und den Hauptteil des Operculum rolando. Topographisch zerfällt sie wieder in vier nach ihrer Tektonik zusammengehörige, aber unter sich hinreichend verschiedene Strukturtypen: die Felder 1, 2, 3 und 43.

Feld 1 — *Area postcentralis intermedia.* — Das Feld liegt in der Mitte der Regio postcentralis granularis, also zwischen Feld 2 und 3, von diesen zwar nicht lineascharf, aber doch hinreichend deutlich abgesetzt, und nimmt als schmaler Streifen annähernd die Kuppe des Gyrus centralis posterior in dessen ganzer Länge ein. Am oberen Hemisphärenrande biegt es mit der hinteren Zentralwindung auf die Medianfläche um und bedeckt einen ganz schmalen Streifen auf dem kaudalen (retrozentralen) Teil des Lobulus paracentralis. Die Hauptfläche an der Konvexität ist von wechselnder Breite, oben an der Mantelkante äußerst schmal und eingeengt, in der Mitte der Windung meist breiter ausladend. Stellenweise greift die Area auch etwas auf die Tiefenrinde des Sulcus centralis und des Sulcus postcentralis über und drängt die angrenzenden Areae 2 und 3 entsprechend nach dem Fundus dieser Furchen zurück. Am unteren Ende der hinteren Zentralwindung verschmälert sie sich stark, ihre Struktur modifiziert sich etwas, die Grenzen gegen Areae 2 und 3 werden undeutlicher, so daß eine Art Mischtypus zustande zu kommen scheint. Gegen den auf dem Operculum rolando gelegenen Typus subcentralis (die Areae 43) grenzt diese Übergangsformation sich ziemlich markant ab.

Feld 2 — *Area postcentralis caudalis* — bildet gleich dem Feld 1 eine schmale, bandförmige Zone, welche in der Hauptsache den hinteren Umfang des Gyrus centralis posterior, also die vordere Lippe des Sulcus postcentralis, einnimmt. Ihre Grenzen sind nicht durchweg scharfe und gleichbleibende; einerseits reicht sie nach vorn nicht immer genau bis zum Angulus der Windung, andererseits überschreitet sie nach hinten öfter den Fundus des *Sulcus postcentralis* und greift auf das obere Scheidelläppchen über. Namentlich im Verlaufe des *Sulcus interparietalis,* wo dieser sich in die Postzentralfurche fortsetzt, zieht ein schmaler Streifen ziemlich weit kaudalwärts. Elliot Smith hat diese bandförmige Zone ebenfalls beschrieben und ist geneigt, sie als ein besonderes Feld, *„sensory band* β", aufzufassen, obwohl er zugeben muß, daß dessen Trennung sowohl von der Area postcentralis caudalis wie von der Area parietalis inferior nicht immer möglich ist. Zweifellos kommen gerade in diesem Punkte, wie auch in der Furchenbildung, erhebliche individuelle Variationen vor, welche noch ein besonderes Studium erfordern. Cytoarchitektonisch ist es meines Erachtens ohne große Willkür nicht gut angängig, diesen Streifen um die Interparietalfurche von Feld 2 zu trennen.

Feld 3 — *Area postcentralis oralis.* — Die Area bedeckt den vorderen Umfang des Gyrus centralis posterior, bildet also die hintere Lippe des Sulcus centralis in ganzer Länge der Furche. Ihre Grenzen sind schärfere als die von Feld 2; besonders nach vorn geht sie mit scharfer

Linie in das agranuläre Feld 4 (Riesenpyramiden) über. Die Übergangsstelle in die Area gigantopyramidalis hält sich nicht immer genau an den tiefsten Punkt (Fundus) der Zentralfurche, sondern sie liegt stellenweise nicht unbeträchtlich davor, an anderen Stellen hinter ihm. So kommt es, daß das Feld eine wechselnde Breite in verschiedenen Höhen der Zentralfurche besitzt, was ja auch durch die verschiedene Tiefe der Furche bedingt ist. Am oberen (medialen) und unteren (lateralen) Ende greift Feld 3 um die Zentralfurche herum auf den Gyrus centralis anterior über, drängt also gewissermaßen Feld 4 nach vorne. An diesen Stellen, also auf dem retrozentralen Teil des Lobulus paracentralis und auf dem hinteren Abschnitt des Operculum rolando, kommt es auch zu einer stärkeren Verwischung der Grenzen, so daß hier die benachbarten Felder teilweise zu Mischgebieten zusammenzufließen scheinen, was die Abgrenzung in manchen Gehirnen recht erschwert.

Campbell unterscheidet auf dem Gyrus centralis posterior an Stelle meiner Area 1—3 nur zwei Felder, eine *„postcentral area"* und eine *„intermediate postcentral area"*, während es Ellioth Smith offen läßt, ob man zwei oder drei verschiedene Areae abtrennen soll.

Feld 43 — *Area subcentralis* — wird durch die Vereinigung der vorderen und hinteren Zentralwindung am unteren Ende der Zentralfurche gebildet und liegt also auf dem Operculum rolando. Seiner gesamten Tektonik nach gehört das Feld zu den retrozentralen Typen. Die Grenze nach vorn ist ziemlich scharf und fällt annähernd mit dem *Sulcus subcentralis anterior* zusammen, nach hinten verliert sie sich allmählich um den *Sulcus subcentralis posterior* in das retrozentrale Übergangsgebiet und in den vorderen Abschnitt der Area supramarginalis (40). Größere Ausdehnung besitzt sie an der Innenfläche des Operculums, also in der Tiefe der Sylvischen Spalte; sie ist hier von bestimmteren Grenzen gegen die Inselrinde.

Campbell hat in seinem Schema (Plate 1) auf dem Operculum rolanda gleichfalls einen kleinen Bezirk angedeutet, beschreibt diesen aber nicht als besondere Area, sondern betrachtet ihn als Mischzone. Auch Elliot Smith umgrenzt an gleicher Stelle einen schmalen Streifen (z), den er jedoch als Fortsetzung seiner *„Area postcentralis A"* (A. postcentr. oralis mihi) auffaßt, so daß er diese — allerdings mit etwas veränderter Struktur — um das untere Ende der Zentralfurche herum, meines Erachtens irrtümlich, nach vorn bis zum Ramus verticalis der Sylvischen Furche gehen läßt.

Regio praecentralis.

Sie umfaßt das unmittelbar vor der Zentralfurche gelegene Gebiet und ist hauptsächlich charakterisiert durch das Fehlen einer inneren Körnerschicht. Sie reicht oralwärts über die Regio rolandica im herkömmlichen Sinne weit hinaus, insofern als ihre vordere Grenze in der dorsalen Hälfte den Gyrus centralis anterior überschreitet und nicht unbeträchtlich auf die I. und II. Frontalwindung übergreift. Die Grenzen nach vorn sind ziemlich deutlich aber individuell variabel, während

die kaudale Grenze gegen die Regio retrocentralis, im besonderen gegen Feld 3, überall scharf durch den Fundus des Sulcus centralis markiert wird, obwohl sie, wie oben angegeben, nicht immer ganz genau dem tiefsten Punkte dieser Furche entspricht.

Innerhalb der Regio praecentralis lassen sich zwei deutlich differenzierte Einzelfelder — die Areae 4 und 6 — unterscheiden, beide cytotektonisch charakterisiert durch den Mangel der inneren Körnerschicht, Feld 4 außerdem besonders ausgezeichnet durch die Betzschen Riesenzellen, welche im Feld 6 fehlen. (Siehe auch Figur 94 und 95, S. 153.)

Feld 4 — *Area gigantopyramidalis* — ist eines der am markantesten differenzierten und cytoarchitektonisch auch am deutlichsten abgrenzbaren Strukturgebiete der ganzen menschlichen Großhirnrinde.

Sie umfaßt einen geschlossenen, im Verlauf des Sulcus centralis von oben nach unten keilförmig sich verjüngenden Rindenbezirk, welcher ausschließlich auf dem Gyrus centralis anterior und dem angrenzenden Teil des Lobulus paracentralis (etwa dessen mittlerem Drittel) gelegen ist. Medial bedeckt sie annähernd das mittlere Drittel des Parazentralläppchens; lateral nimmt sie nur nächst der Mantelkante die ganze Breite der vorderen Zentralwindung ein — manchmal etwas auf den Fuß der I. Stirnwindung übergreifend —, schränkt sich ventralwärts bald auf die hintere Hälfte dieser Windung ein und zieht sich ungefähr von der Mitte des Sulcus centralis ab zunehmend schmäler werdend (individuell verschieden) ganz auf die Tiefenrinde, d. h. die kaudale Lippe des Gyrus centralis anterior, zurück, wo sie ziemlich weit oberhalb des unteren Endes der Zentralfurche scharfe Grenze aufhört und mit Feld 6 zusammenfließt.

Die exakten Grenzen habe ich bereits an anderem Orte, ganz in Übereinstimmung mit Campbell, beschrieben; sie sind besonders auf dem Lobulus paracentralis recht schwankende; es kommt nicht selten vor, daß die Area 4 medialwärts nicht bis zum Sulcus callosomarginalis reicht, sondern nur die dorsale Hälfte des Parazentralläppchens einnimmt, zuweilen genau bis zu einer unbedeutenden Sekundärfurche, die man zweckmäßig *Sulcus subcentralis medialis* nennen wird[1]). Oralwärts gehen die Grenzen fließend in Feld 6 über, kaudal liegt sie im *Sulcus centralis*, manchmal etwas vor oder hinter dem tiefsten Punkte der Furche. Ventral-lateralwärts reicht die Area nicht ganz bis an das untere Ende des Sulcus centralis; in manchen Fällen hört sie schon 2—3 cm oberhalb desselben im Grunde der Furche auf.

Daß der *Sulcus subcentralis anterior*, wie E. Smith behauptet, die genaue untere Grenzfurche („a limiting furrow") von Feld 4 sei, muß ich entschieden als einen Irrtum bezeichnen, zumal E. Smith selbst zugibt, daß die präzentralen Felder in hohem Maße in ihrer Abgrenzung variieren und

[1]) E. Smith nennt die Furche im Widerspruch mit der üblichen Nomenklatur Sulcus paracentralis.

daß die makroskopische Analyse am ungefärbten Präparate zuweilen im Stiche läßt[1]).

Besondere Bedeutung gewinnt die Angabe von Campbell, daß die myeloarchitektonische Grenze der Area 4 (seiner *precentral or motor area*) 1—2 mm sich weiter nach vorn erstreckt als die „Zellarea"[2]).

Ziemlich unbestimmt und schwankend ist die orale Grenze der Area gigantopyramidalis auf der Konvexität, da Feld 4 und 6 fließend ineinander übergehen und da namentlich vereinzelte Betzsche Riesenzellen in „solitärer Anordnung" bald mehr bald weniger weit oralwärts zerstreut liegen, so daß die Festlegung der Übergangslinie rein subjektiv ist und nur aus zahlreichen Individualgehirnen bestimmt werden kann. Die Grenze liegt oben an der Mantelkante meist etwas vor dem *Sulcus praecentralis superior,* zieht sich jedoch schon auf F1 nach abwärts rasch kaudal zurück und verläuft zunächst ungefähr auf der Kuppe dieser Windung. Am Sulcus frontalis superior erfährt das Feld eine Ausbuchtung, verbreitert sich also nach vorne nochmals, wird von da an rasch dem Angulus posterior zugedrängt und sinkt in der unteren Hälfte der Windung, zuweilen schon weiter oben, auf die kaudale Lippe, so daß das Feld von hier ab ganz in die Tiefenrinde des Sulcus centralis eingeengt ist und sich nur als ein schmaler Zipfel nach unten zu verfolgen läßt.

Innerhalb dieser so umschriebenen Zone kommen nun, wie schon seit Lewis und Clarke bekannt ist, hinsichtlich der Zahl, Größe und Verteilung der Riesenpyramiden, abgesehen von den individuellen Variationen, nicht unbedeutende örtliche Verschiedenheiten vor. Lewis und Clarke wollten den physiologischen Zentren für Bein, Rumpf, Arm und Facialis entsprechende säulenförmige Anhäufungen dieser Zellen konstatieren, doch fanden ihre Angaben späterhin keine allseitige Bestätigung und bedürfen der Nachprüfung auch durch das physiologische Experiment. Als sicher feststehend ist es zu betrachten, daß die Größe und Zahl der Betzschen Riesenzellen von oben nach unten, also vom Lobulus paracentralis lateralwärts im allgemeinen abnimmt, und daß auch die dichten Zellnester gegen das ventrale Ende des Sulcus centralis zu allmählich verschwinden und einer mehr isolierten Anordnung dieser Zellen Platz machen. Zu beachten ist ferner, daß die Verteilung der Riesenpyramiden im oberen Drittel des Feldes auch auf der Kuppe der Windung vorwiegend eine „cumuläre" ist, während sie ventralwärts fast ausschließlich solitär

[1]) „The naked-eye appearences of the precentral areas is subject to a wide range of variation" (l. c. S. 246).

[2]) „A discrepancy which must be mentioned, however, is that the fibre area is one or two millimetres more extensive than the cell area; to understand this difference we have only to take note of the size and extensive ramifications of the enormous dendrons possessed by these cells, as well as the numerous collaterals given off by their axis cylinder processes, and also remember that the existence of cells of great size has a marked influence on the fibre wealth of the part and apparently makes its presence felt at a considerable distance" (l. c. S. 35).

resp. laminär wird. Der Rindenquerschnitt im ganzen wird ventralwärts gleichfalls schmäler. Zu einer Einteilung der Area gigantopyramidalis in räumlich umschriebene Unterfelder bietet aber die Cytoarchitektonik keine genügenden Anhaltspunkte trotz der genannten regionären Differenzen.

Feld 6 — *Area frontalis agranularis* — gehört seiner Körnerlosigkeit wegen zur Area 4, wird daher zweckmäßigerweise mit dieser zu einer Hauptzone zusammengefaßt und von den übrigen Frontaltypen, welche wieder eine innere Körnerschicht besitzen, abgetrennt. An Gestalt und Ausdehnung gleicht es ganz der vorigen. Das Feld nimmt eine oben sehr breite, nach unten bzw. lateralwärts zunehmend sich verschmälernde bandförmige Zone ein, welche vom *Sulcus callosomarginalis* über die ganze Höhe des Stirnlappens bis zum oberen Rande der *Fissura sylvii* reicht. Von Windungsgebieten gehören ihr an: medial der vordere Teil des Lobulus paracentralis mit den angrenzenden Teilen des Gyrus frontalis superior, in manchen Fällen auch fast die ganze dorsale Rinde des Sulcus callosomarginalis außer dem hintersten Drittel; lateral der Fuß der I. und II. Frontalwindung, weiter abwärts der ganze Gyrus centralis anterior, soweit dieser nicht von der Area 4 ausgefüllt wird.

Campbell rechnet zu diesem Feld (seiner *intermediate precentral area*) auch die ganze III. Stirnwindung, welche jedoch nach meinen Untersuchungen unzweifelhaft als ein besonderes Strukturgebiet, die Area opercularis, triangularis und orbitalis (44, 45 und 47), abzugrenzen ist, da es eine ausgesprochene innere Körnerschicht besitzt, was Campbell übersehen hat.

E. Smith trennt meine Area 6 in eine dorsale *Area frontalis superior* und eine *Area frontalis intermedia.* Es ist wohl zuzugeben, daß das Feld 6 in dorsoventraler Richtung seine Struktur (namentlich gilt dies für die Myeloarchitektonik) allmählich etwas ändert. Zu einer Trennung in zwei besondere Felder gibt das Zellbild indessen keine hinreichenden Anhaltspunkte, und auch E. Smith gesteht selbst zu, daß die Differenz nicht immer deutlich ausgesprochen ist („This contrast has not been sufficiently clearly" — S. 249).

Regio frontalis.

Die „frontale Hauptregion" ist die räumlich bei weitem ausgedehnteste Hauptzone der Großhirnrinde des Menschen; sie umfaßt den ganzen, vor dem Sulcus centralis gelegenen Stirnlappen mit Ausnahme der Regio praecentralis, und an der Medianfläche der Regio praecingularis. Das macht, nach oberflächlicher Schätzung, annähernd 20% der gesamten Rindenfläche einer Hemisphäre aus. Sie darf als ein einheitliches frontales Strukturgebiet aufgefaßt werden deswegen, weil sie im Gegensatz zur agranulären Regio praecentralis in allen ihren Typen wieder eine geschlossene innere Körnerschicht aufweist. Die prinzipielle Wichtigkeit dieses tektonischen Merkmals werden wir unten bei der Vergleichung mit anderen Hirnkarten noch näher kennen lernen. Ihre Begrenzung ist einfach gegeben: kaudalwärts geht sie mit markanten Grenzen in die Area frontalis agranularis über, oralwärts reicht sie über den Frontalpol hinweg auf die Medianfläche, annähernd bis zum *Sulcus callosomarginalis* resp. zum *Sulcus*

rostralis superior. Eine exakte Abgrenzung ist aber, wie auch das Schema andeutet, durch diese Furchen nicht gegeben.

Ich unterscheide in der Regio frontalis des Menschen acht Einzelfelder und zwar die Areae 8, 9, 10, 11, 44, 45, 46 und 47; davon bilden die Felder 44, 45 und 47 der III. Stirnwindung für sich wieder eine besondere, durch größere cytotektonische Verwandtschaft zusammengehörige Untergruppe, die man als *Regio subfrontalis* bezeichnen könnte. Die exakte Abgrenzung dieser Areae ist (abgesehen von der subfrontalen Zone) vielfach mit großen Schwierigkeiten verknüpft, da die tektonischen Unterschiede im Zellpräparate zuweilen recht wenig markante sind. Auch E. Smith macht hierauf aufmerksam mit den Worten: „The accurate mapping out of this area (sc. frontal) presents great difficulties, because the contrasts between adjoing areas are often exceedingly slight and at time quite impossible to defect." Eine der meinigen ähnliche Einteilung des Lobus frontalis in acht Felder gibt E. Smith, wenn auch in manchen Punkten bezüglich der Einzelareae Abweichungen bestehen.

Campbell hat innerhalb des ganzen Gebietes nur zwei Unterfelder, eine *„frontal area"* und eine *„prefrontal area"*, unterschieden. Den Gyrus frontalis inferior rechnet er zu seiner *„intermediate precentral area"*, also irrtümlicherweise zu einer agranulären Formation.

Feld 8 — *Area frontalis intermedia* — stellt eine oben breite, lateralwärts schmäler werdende bandförmige Zone dar, welche ähnlich der Area frontalis agranularis (6) vom *Sulcus callosomarginalis* auf der Medianseite über die Mantelkante hinweg auf die laterale Hemisphärenfläche übergreift; hier reicht sie aber nur etwa bis zur II. Frontalwindung und verliert sich auf dieser nach unten zu allmählich ohne deutliche Grenze. Sie ist besonders auf der Konvexität von viel geringerer Ausdehnung als die Area 6.

Feld 9 — *Area frontalis granularis* —, ein Bezirk von ähnlicher Form und Lage, aber weit größerer Flächenausdehnung wie das vorige Feld. Eine morphologische Grenze ist nur an der Innenfläche annähernd durch den *Sulcus callosomarginalis* und an der Außenfläche ventral gegeben, wo sie ungefähr im Bereich des *Sulcus frontalis inferior* aufhört.

Feld 10 — *Area frontopolaris* — bedeckt den Stirnpol, also auf der Konvexität annähernd das vordere Viertel der I. und II. Frontalwindung, reicht aber medialwärts nicht ganz bis an den S. callosomarginalis heran. Innen unten wird es ziemlich genau begrenzt durch den *S. rost. sup.* Es entspricht ungefähr der Area frontalis A von E. Smith.

Feld 11 — *Area praefrontalis* — bildet den oroventralen Teil des Stirnlappens an der Orbital- und Medianfläche, umfaßt also im großen ganzen den Gyrus rectus, den Gyrus rostralis und das vorderste Ende des G. frontalis superior. Die Grenzen sind: medial der *Sulcus rostralis superior,* lateral ungefähr der *Sulcus frontomarginalis* Wernicke und an der Orbitalfläche der *Sulcus orbitalis internus.*

Gewisse feinere tektonische Unterschiede ließen sich innerhalb dieses Feldes noch machen und mit etwas Willkür auch räumlich abgrenzen. So könnte man das Gebiet zwischen dem S. rostralis sup. und dem S. rostr. inf.

als besondere *Area rostralis* von Feld 11 abtrennen; ebenso zeigen der Gyrus rectus und der medial davon gelegene Gyr. orbit. med. wieder gewisse Strukturdifferenzen, welche prinzipiell eine Scheidung gestatten würden (als *Area recta* und *Area orbitalis interna*). Ich habe aus Gründen der Übersichtlichkeit und da die Area histologisch ein geschlossenes Gebiet darstellt, in der Hirnkarte vorläufig nur ein Feld eingezeichnet, das sich ziemlich genau mit der Area praefrontalis von E. Smith deckt. (Myeloarchitektonisch läßt sich dieses Gebiet nach O. Vogt in eine viel größere Zahl von Einzelareae gliedern.)

Feld 44 — *Area opercularis* —, ein wohl differenziertes und scharf umschriebenes Strukturgebiet, das im großen ganzen ziemlich genau der Pars opercularis der III. Frontalwindung — also der Brocaschen Stelle — entspricht. Seine Grenzen sind hinten annähernd der *Sulcus praecentralis inferior,* oben der *Sulcus frontalis inferior* und vorn der *Ramus ascendens fiss. Sylvii.* Nach unten oder innen geht es auf die Unterfläche des Operculum frontale über und grenzt an die Inselrinde. Das Feld dehnt sich demnach um den *Sulcus diagonalis* aus, doch bestehen zwischen der Rinde vor und hinter dieser Furche wieder geringe Strukturunterschiede, so daß man berechtigt wäre, durch den Sulc. diagonalis eine *Area opercularis anterior* von einer *Area opercularis posterior* zu trennen. Infolge der großen Variabilität und Inkonstanz der fraglichen Furchen wird man in jedem Einzelfalle etwas wechselnde topische Verhältnisse der Strukturfelder finden.

Feld 45 — *Area triangularis* —, ein dem vorigen cytotektonisch nahe stehendes Strukturgebiet, das ungefähr der Pars triangularis der III. Frontalwindung entspricht. Seine kaudale Grenze liegt demnach im *Ramus asc. fiss. Sylv.,* seine dorsale im *S. front. inferior* und die orale annähernd im *Sulcus radiatus* (Eberstaller), doch reicht es stellenweise über den letzteren nach vorn hinaus bis zum *Sulcus frontomarginalis* (Wernicke), teilweise greift die Area auch etwas auf die Pars orbitalis über; auf der Unterfläche des Gyr. front. inf. grenzt sie an die Regio insularis.

Was die genaueren morphologischen Grenzen der letzteren beiden, wegen ihrer Beziehung zur motorischen Sprachregion so überaus wichtigen Felder anlangt, so möchte ich nochmals ausdrücklich auf die großen individuellen Variationen der Furchen, welche gerade in dieser Gegend vorkommen, hinweisen. Der Sulcus diagonalis ist, wie aus der großen Monographie von Retzius: „Das Menschenhirn" hervorgeht, nicht selten mit dem Sulcus praecentralis inferior verschmolzen oder kommuniziert mit dem Ramus ascendens, oft ist er sehr stark ausgebildet, zuweilen fehlt er ganz; der Sulcus radiatus und der Ramus ascendens wechseln außerordentlich in ihrer Lage und Ausbildung, so daß natürlich auch die Beziehungen der Felder 44 und 45 zu diesen Furchen individuell großen Schwankungen unterliegen müssen. Dies hat auch Elliot Smith anerkannt mit den Worten: „It must be admittet, that its relations to these morphological boundaries is rarely, if ever, preserved with mathematical exactness" (l. c. S. 249).

Feld 47 — *Area orbitalis* — besitzt gewisse tektonische Verwandtschaft mit Typus 44 und 45, so daß es mit diesen zu einer Gruppe *Subregio subfrontalis* zusammengefaßt werden könnte. Es liegt in der Hauptsache um die hinteren Äste des *Sulcus orbitalis* herum, im ganzen gut abgrenzbar gegen Typus 11, aber ohne feste morphologische Grenzen. Lateralwärts greift es auf die Pars orbitalis der III. Stirnwindung über.

Feld 46 — *Area frontalis media* — unterscheidet sich im Zellbilde strukturell wenig scharf von den Nachbartypen und ist daher gegen diese auch nur unbestimmt umgrenzbar. Es nimmt etwa das mittlere Drittel der II. und den vordersten Teil der III. Stirnwindung am Übergang in die Orbitalfläche ein. Feste topische Beziehungen zu bestimmten Furchen bestehen nicht.

Regio parietalis.

Die „parietale Hauptregion" deckt sich im ganzen mit dem Lobus parietalis, doch gehört der hinterste Abschnitt des Lobulus paracentralis mit dem aufsteigenden Ast des S. callosomarg. noch zu ihr. Sie ist im unteren Scheitelläppchen namentlich gegen die Temporal-, aber auch gegen die Occipitaltypen histologisch und morphologisch nicht sehr bestimmt abgrenzbar; besser setzt sie sich gegen die Regio postcentralis, für die der *Sulcus postcentralis* die ungefähre Grenze bildet, ab. Auf der Medianfläche können annähernd, aber nicht genau, der *Sulcus subparietalis* und der *S. parietooccipitalis* als Grenze gelten. Innerhalb ihres Bereiches lassen sich wieder vier resp. fünf Einzelfelder unterscheiden.

Feld 5 — *Area praeparietalis* — ist ein cytoarchitektonisch wohl charakterisiertes und gegen die Nachbartypen gut abgesetztes Feld, indem es als Hauptmerkmal in der V. Schicht außerordentlich große Ganglienzellen aufweist, welche bisweilen die Größe der Betzschen Riesenzellen erreichen und außerdem eine dichte innere Körnerschicht besitzt (Fig. 16). Die Rindenbreite übertrifft diejenige der Postzentraltypen beträchtlich. Während die Tektonik des Typus, namentlich was die Größe der Ganglienzellen anlangt, individuell stark variiert, ist seine Lage im ganzen eine ziemlich gleichbleibende. Das Feld nimmt innen den kaudalsten Abschnitt des Lobulus paracentralis ein, zieht stark eingeengt in der Tiefe des Endastes des *Sulcus callosomarginalis* auf dessen oraler Lippe über die Mantelkante auf die Lateralfläche und bildet hinter dem *Sulcus postcentralis superior* einen wieder etwas verbreiterten Bezirk, der sich in den von mir untersuchten Fällen zwischen den gabelförmig auseinanderweichenden Endästen des Sulcus postcentralis superior ausbreitet. Im ganzen hat das Feld 5 also eine zwerchsackähnliche Form. Das von ihm lateral eingenommene eigenartige Windungsstück scheint eine größere Konstanz und nach seiner histologischen Struktur auch eine größere Bedeutung zu besitzen, als aus der Literatur hervorgeht, es entspricht dem vorderen Abschnitt des *Gyrus parietalis arcuatus anterior* (Retzius). Trotz seiner prägnanten Struktur ist der Typus praeparietalis bisher von allen Autoren übersehen worden. Wie vergleichende Studien zeigen, kommt ihm biologisch eine große Wichtigkeit zu, da er sich in der Säugetierreihe weit abwärts verfolgen läßt.

Feld 7 — *Area parietalis superior* — fällt in der Hauptsache lateral mit dem oberen Scheitelläppchen zusammen, soweit dies nicht durch die Area praeparietalis eingenommen ist, und medial mit dem Praecuneus. Die ungefähren Grenzen sind nach innen der *Sulcus subparietalis,* außen der *S. intraparietalis,* hinten der *S. parietooccipitalis,* vorn der *Sulcus postcentralis superior* mit den bereits erwähnten Einschränkungen. Seine Struktur ändert sich von vorn nach hinten allmählich, so daß man durch den *Sulcus parietalis superior* eine vordere und eine hintere Hälfte, also eine Area parietalis superior anterior und eine Area parietalis superior posterior voneinander abtrennen könnte (in Figur 84 und 85 ist dies durch verschiedene Dichtigkeit der Zeichen angedeutet). Auch E. Smith ist diese Differenz aufgefallen, doch findet er sie nicht in allen Gehirnen deutlich genug ausgesprochen[1]).

Feld 40 — *Area supramarginalis* — liegt ventral vom Sulcus intraparietalis um den Endast des Ramus posterior fiss. Sylvii herum, entspricht also dem *Gyrus supramarginalis.* Nach vorn stößt die Area supramarginalis an die Regio postcentralis, speziell die Typen 2 und 43, von diesen getrennt durch den *Sulcus postcentralis inferior* und den *S. subcentralis posterior.* Kaudalwärts geht sie allmählich in die Area angularis über, indem die Jensensche Furche annähernd die Grenze bildet. Gegen die Regio temporalis (Area 22) grenzt sie sich nicht scharf ab.

Feld 39 — *Area angularis* — entspricht im ganzen dem Gyrus angularis, breitet sich also um das hintere Ende des *Sulcus temporalis superior,* vorwiegend kaudalwärts von ihm, aus. Die Grenzen gegen die Regio occipitalis und temporalis (Area 19 und 37) sind fließende; von der Area parietalis wird die Trennungslinie annähernd durch den Sulcus intraparietalis gebildet.

Regio occipitalis.

Die „occipitale Hauptregion" umfaßt den ganzen Lobus occipitalis, also lateral die I., II. und III. Occipitalwindung, medial den ganzen *Cuneus* und den *Gyrus lingualis* und *fusiformis* in deren hinteren Abschnitten. Ihre Grenzen sind nach allen Seiten morphologisch unbestimmte und auch tektonisch wenig scharfe. Sie zerfällt in drei, strukturell sehr prägnant voneinander differenzierte Einzelfelder, die Area striata, die Area occipitalis und die Area praeoccipitalis.

Feld 17 — *Area striata* — wird, wie wir oben gesehen haben, gebildet durch den am markantesten von allen homogenetischen Formationen differenzierten Rindentypus, den sog. Calcarinatypus (Fig. 12 und 53). Infolge dieser auffallenden Struktur ist das Feld schon mit bloßem Auge, sei es an gefärbten Schnitten, sei es an frischem Leichenmaterial, so deutlich erkennbar, daß die genaue Abgrenzung seiner Ausdehnung meist makroskopisch möglich ist. Um so mehr ist es zu verwundern, daß die topische Lokalisation des

[1]) „In most specimens I have found it quite impossible to distinguish the cortex of the area in front of these furrows from that placed behind them" (S. 245).

Feldes erst vor wenigen Jahren durchgeführt wurde und daß auch heute noch vielfach irrige Anschauungen darüber verbreitet sind. Seine Lage und genauen Grenzen habe ich an verschiedenen Orten eingehend beschrieben (II., V. und VI. Beitrag); unten bei der vergleichenden Besprechung und der Erörterung von individuellen und Rassenabweichungen werden wir nochmals näher darauf zurückkommen. Im ganzen entspricht die Area striata der Rinde des Sulcus calcarinus und deren nächster Nachbarschaft; am hinteren Ende der Calcarina greift sie beim Europäer nur ganz wenig um den Occipitalpol herum auf die Konvexität über, meist nicht mehr als etwa 1 cm; der überwiegende Teil des Feldes liegt vielmehr auf der Medianseite und umfaßt

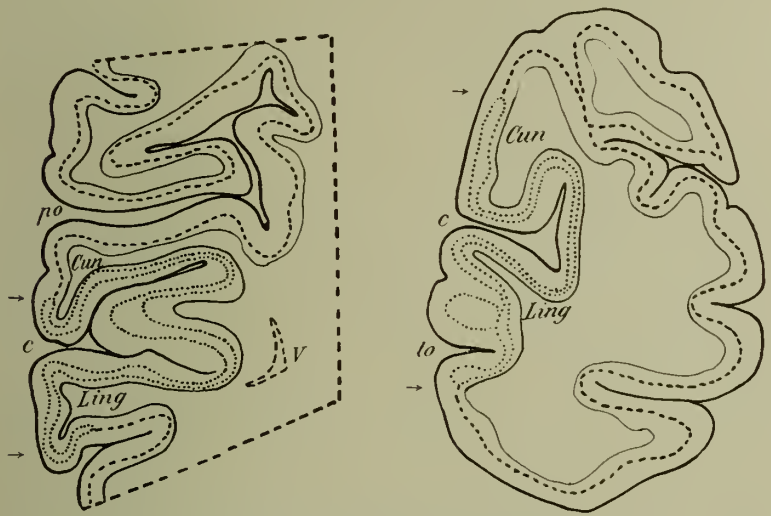


Fig. 87 und 88. Diagramme von Frontalschnitten durch die Gegend des Sulcus calcarinus. Die doppelt punktierte Linie bezeichnet die Area striata; ihre Ausdehnung ist viel größer innerhalb der Furche als an der freien Oberfläche.

hier, da der Sulcus calcarinus sehr tief ist und oft eine wahre *„fossa calcarina"* bildet, ein größeres Rindenareal, als es an der freien Hemisphärenoberfläche scheint. Die wirkliche Tiefenausdehnung erkennt man an frontalen Querschnitten durch diese Gegend (Fig. 87 u. 88). Die Grenzen des Feldes, namentlich lateral, sind außerordentlich schwankende, was besonders für die Pathologie von Bedeutung ist; aber auch medial bestehen keine gesetzmäßigen und konstanten Beziehungen zu irgendwelchen „Grenzfurchen", namentlich können der *Sulcus cunei* und der *Sulcus lingualis* nicht als wirkliche obere und untere Begrenzungslinie der Area striata (*Sulc. limitans superior* und *inferior* nach E. Smith) aufgefaßt werden, da diese vielfach stellenweise über jene Furchen hinausgreift oder andererseits nicht ganz an sie heranreicht. Der Cuneus und Gyrus lingualis nehmen also in wechselndem Maße an der Area striata teil, was von dem Grade der Einstülpung des

Sulc. calc., d. h. von dessen Tiefe abhängt; meist ist der letztere stärker beteiligt, d. h. die Area greift ventral vom Sulcus calcarinus mehr auf die freie Oberfläche über als dorsal. In der Höhe der Vereinigung von Sulcus parietooccipitalis und S. calcarinus, nicht selten schon vorher, zieht sich die Area striata dorsal ganz von der Oberfläche zurück und verschwindet in der Tiefe der Furche, ventral geschieht dies meist erst weiter vorne. Das vordere Ende des Feldes liegt stets im Grunde der Calcarina und fast immer auf der ventralen Lippe, aber nur ausnahmsweise derart, daß die Furche die orale Grenzlinie (den *Sulcus limitans anterior ar. str.* nach E. Smith) bildet; bis ganz an das vorderste Ende der Furche reicht die Area kaum je heran.

In eingehender Weise hat E. Smith die individuellen Variationen der Area striata und deren Furchenbeziehungen behandelt, während Bolton bereits 1900 das Verhalten des Feldes, seiner *visuo-sensory area,* bei Blinden und Anophthalmen untersuchte. (Das Verhalten des Feldes bei gewissen fremden Menschenrassen habe ich an anderer Stelle behandelt; über das Javanergehirn siehe V. Mitteilung.)

Feld 18 — *Area occipitalis* — stellt wie bei den Simiern und Prosimiern ein koronales Feld dar, das bald breiter, bald schmäler die Area striata reifenförmig außen und innen rings umgibt. Auf der Konvexität reicht sie längs dem Sulcus occipitalis lateralis (superior) ziemlich weit nach vorn und nimmt hier einen breiteren Raum ein, während sie an der Medianfläche, namentlich im vordersten Abschnitte des Sulcus calcarinus, räumlich äußerst reduziert ist und nur bei Durchsicht von Schnittserien als schmaler Saum nachweisbar ist.

Feld 19 — *Area praeoccipitalis* — umschließt die Area occipitalis (18) ringförmig, wie diese die Area striata (17); auch sie ist an ihrem medialen Ende stark reduziert; namentlich in der Tiefe des Sulcus calcarinus wird ihr Nachweis recht schwierig, so daß es oft zweifelhaft erscheint, ob hier der dorsal von der Furche gelegene Anteil des Feldes sich wirklich mit dem ventralen räumlich zusammenschließt. Auf der lateralen Fläche dagegen nimmt sie einen ausgedehnteren Bezirk ein und greift über den *Sulcus interoccipitalis* und den *Sulcus parietooccipitalis* nach vorn hinaus. Ihre genaueren Grenzen halten sich ebensowenig wie die der Area 18 an Furchen.

Im Verlaufe des *Sulcus interparietalis* zieht ein schmales Band ähnlicher Struktur wie Typus 19 sagittal nach vorn; E. Smith läßt dieses Band mit der Area postcentralis direkt in Verbindung treten und nennt diesen ganzen dem S. interparietalis entlang laufenden Streifen *„visuo-sensory band"*. Im übrigen unterscheidet E. Smith außer der Area striata eine *Area parastriata* und eine *Area peristriata,* welche annähernd meinen Feldern 18 und 19 entsprechen; von der letzteren trennt er lateral zwei wenig bestimmt differenzierte kleinere Bezirke, eine *Area temperooccipitalis* und eine *Area parietooccipitalis* („often quite indistinguishable"), ab.

Campbell unterscheidet neben der Area striata nur noch eine größere occipitale Strukturzone, die er *„visuopsychic area"* nennt im Gegensatz zu seiner *visuo-sensory area* (Area striata autorum).

Regio temporalis.

Sie stellt auch morphologisch ein wohl abgrenzbares und einheitliches Gebiet dar, das, abgesehen von seinem hinteren Rande, nach allen Seiten ziemlich gut umschrieben ist. Sie erstreckt sich vom *Margo posterior insulae* über die ganze Höhe des Schläfenlappens bis zum Sulcus rhinalis resp. zur *Incisura temporalis* (Retzius) und ist somit neben der Regio frontalis die umfangreichste Hauptzone der menschlichen Großhirnrinde. Cytoarchitektonisch zerfällt sie in eine größere Anzahl von deutlich differenzierten Einzelareae, von denen einzelne, wie die Formationen der Gyri transversi und ihrer Umgebung, unter sich außerordentlich charakteristisch gebaut sind und eine Art Subregion bilden und vermöge ihrer Beziehung zu physiologisch-klinischen Zentren auch eine große praktische Bedeutung besitzen. Einen besonders abweichenden Bau haben auch die unmittelbar an das „Rhinencephalon" anstoßenden Abschnitte (Feld 36) sowie die Rinde des Temporalpoles.

Wir wollen die Beschreibung von innen nach außen am Hirnschema vornehmen. (Feld 35 siehe bei der Regio hippocampica.)

Feld 36 — *Area ectorhinalis* — liegt, wie der Name sagt, unmittelbar nach außen vom *Sulcus rhinalis* und stellt das erste lateral an das Archipallium anschließende Feld des Neopalliums dar, da Feld 35 zu jenem gehört. Es hat eine durch große Zellarmut (und Faserarmut) sowie durch mächtige Entwicklung der Zellen in der V. und VI. Schicht ausgezeichnete heterotypische Tektonik und bildet eine schmale bandförmige Zone parallel dem äußeren Rande des „Rhinencephalon"; morphologisch stellt es die orale Verlängerung des Gyrus lingualis dar. Ob der hintere Teil des auf unserer Hirnkarte als Feld 36 abgesteckten Bezirkes nicht besser als besondere *„Area retrosubicularis"* abzutrennen wäre, wie bei manchen Tieren, lasse ich vorläufig dahingestellt.

Feld 37 — *Area occipito-temporalis.* — Als solche ist eine ziemlich breite, aber wenig deutlich umschriebene Übergangszone zwischen den occipitalen und temporalen Nachbartypen aufzufassen, welche am hintersten Teil des Schläfenlappens teils lateral, teils mediobasal liegt; sie unterscheidet sich hinreichend sowohl von dem präoccipitalen Feld 19 wie von dem temporalen Felde 20 und gibt daher die Berechtigung zu einer besonderen regionären Abgrenzung. Auch E. Smith hat in dieser Gegend eine besondere Strukturformation als *„Area paratemporalis"* von übereinstimmender Lage angegeben.

Feld 38 — *Area temporopolaris* — entspricht seiner Lage nach, wie der Name sagt, im ganzen der Spitze des Schläfenlappens, ohne daß es zu einer äußerlichen scharfen Umgrenzung käme; der Typus geht lateral fließend in die kaudal anstoßenden Felder 20, 21 und 22 über, medial in Typus 36, und ist durch seine große Querschnittsbreite ausgezeichnet.

Feld 20 — *Area temporalis inferior* — entspricht in der Hauptsache dem *Gyrus temporalis inferior* und verliert sich oral- und kaudalwärts ohne scharfe Grenzen in die Nachbartypen 37 resp. 38.

Feld 21 — *Area temporalis media* — gehört annähernd dem Gyrus temporalis medius an, ohne sich mit seinen Grenzen genau an die diesen einschließenden Furchen zu halten; auch sie geht besonders vorn und hinten ziemlich allmählich und fließend in die benachbarten Felder über.

Feld 22 — *Area temporalis superior* — unterscheidet sich von den vorgenannten Typen in seiner Cyto- (u. Myelo-) Architektonik mehr, als diese untereinander verschieden sind. Es bildet mit den Typen der Heschlschen Querwindungen zusammen ein in sich einheitlicheres Strukturgebiet, das den übrigen Temporaltypen gegenüberzustellen wäre. Die Area temporalis superior umfaßt nur etwa die hinteren zwei Drittel der I. Schläfenwindung,

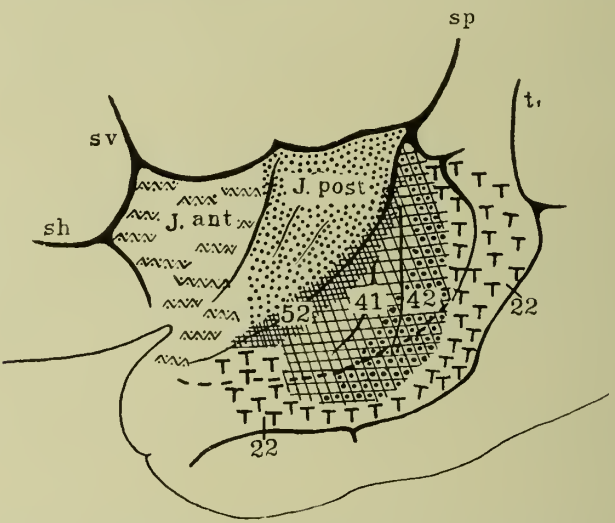


Fig. 89. Regio insularis und Facies superior des Gyrus temporalis superior freigelegt. J. ant. = agranuläres vorderes Inselgebiet, J. post. = granuläres hinteres Inselgebiet, sp = Ramus posterior, sv = Ramus verticalis, sh = Ramus horizontalis Fiss. sylv., t_1 = Sulcus temporal. sup.

Auf der Facies superior des Gyr. temp. sup. finden sich die drei Felder: 52 = *Area parinsularis*, 41 = *Area temporalis transversa interna s. anterior*, 42 = *Area temp. transv. externa s. posterior.*

und auch davon nicht die ganze freie Oberfläche, da diese teilweise von den Areae profundae (41, 42 und 52) eingenommen wird, wie Fig. 89 zeigt. Nach vorn reicht sie etwa bis zur Höhe des Sulcus centralis und greift hier auch etwas auf die Innenfläche der I. Schläfenwindung über; nach hinten erstreckt sie sich etwa bis zum vertikalen Endaste des Sulcus sylvius und verliert sich dann allmählich in die Area supramarginalis.

E. Smith hat genau meinen Feldern 20, 21, 22, 37 und 38 entsprechend lokalisierte Areae unterschieden; Campbell dagegen faßt den ganzen Lobus temporalis (außer T_1) mit dem unteren Scheitelläppchen zusammen als ein Feld, seine *„Temporal area"*, auf.

Daß die Gyri temporales transversi (Heschl) eine von der übrigen Schläfenrinde abweichende Struktur besitzen, ist längst bekannt. Genauer hat zuerst Campbell (1905) annähernd innerhalb des Bereiches dieser Windungszüge ein besonderes Feld, die *„audito-sensory area"*, abgegrenzt und dieses der oberen Schläfenwindung oder der *„audito-psychic area"* gegenübergestellt. E. Smith schreibt in Übereinstimmung damit (1907): „The two transverse gyri of Heschl represent a sharply-defined anatomical area of this cortex", gibt aber keine nähere topische Beschreibung des Bezirkes. Rosenberg findet einen spezifischen Bau vorwiegend in der vorderen Querwindung und glaubt die entsprechende Rinde in Übereinstimmung mit Flechsig kurzerhand als *„Hörrinde"* ansprechen zu dürfen.

Ich selbst habe in der VI. Mitteilung (1907) im Gebiete der Heschlschen Windungen und deren Umgebung zwei besondere Typen, einen vorderen oder inneren und einen hinteren oder äußeren, unterschieden; neuerdings vermag ich nach innen von dem inneren Felde vor dem Beginn der eigentlichen Inselformation und parallel dem Margo posterior noch eine streifenförmige Zone abzutrennen, welche ich früher lediglich als Misch- oder Übergangsgebiet gegen die Inselrinde aufgefaßt hatte; sie ist jedoch, wie ich mich überzeugt habe, auf Grund ihrer spezifischen Struktur als einheitliches, wohl charakterisiertes Feld sowohl von den insulären wie von den übrigen temporalen Typen zu unterscheiden.

Die Facies superior der I. Temporalwindung umfaßt demnach außer Feld 22 von innen nach außen folgende drei übereinander gelagerte, getrennte Areae: 1. die *Area parainsularis*, 2. die *Area temporalis transversa interna* (anterior), 3. die *Area temporalis transversa externa* (posterior). Dazu kommt 4. die *Area temporalis superior*. Die gegenseitige Lage und ihre annähernde Ausdehnung geht aus Figur 89 hervor.

Feld 52 — *Area parainsularis* — bildet eine schmale bandförmige Zone auf der oberen Lippe des Gyrus temporalis superior längs dem Margo posterior insulae und stellt demnach das Übergangsgebiet der Temporalrinde in die eigentliche Inselrinde dar. Nach vorn dehnt sie sich nahezu bis zum Limen insulae aus, nach hinten verliert sie sich allmählich im Grunde des Margo posterior nahe dessen kaudalem Ende.

Feld 41 — *Area temporalis transversa interna (anterior)* — entspricht annähernd, nicht genau der vorderen Querwindung und zieht schräg von vorn außen nach hinten innen, indem sie von der Oberfläche immer mehr in die Tiefe der Furche hinabrückt; innen wird sie von der Area parainsularis begrenzt und setzt sich scharf gegen diese ab, nach außen lagert sich Feld 42 bogenförmig an sie an; der Übergang in das letztere ist stellenweise ebenfalls recht scharf und deckt sich keineswegs mit dem Sulcus transversus, sondern liegt teilweise mitten auf der Kuppe der vorderen Querwindung. Sowohl oral- wie lateralwärts greift das Feld über die vordere Querwindung hinaus.

Feld 42 — *Area temporalis transversa externa (posterior)* — zieht ebenfalls schräg von vorn außen nach hinten innen über die obere Lippe

der I. Temporalwindung hinweg, liegt aber zu einem nicht unbeträchtlichen Teil auch an der freien Oberfläche dieser Windung; es umgreift Feld 41 von außen her im Bogen; kaudalwärts erstreckt es sich in der Tiefe bis zum hinteren Inselrande.

Regio insularis.

Als Gesamtregion stellt die Inselrinde ein gut abgegrenztes einheitliches Rindengebiet dar, das durch eine ohne weiteres erkennbare besondere Schichtenbildung (Claustrum) sich von der Umgebung deutlich absetzt. Die Gesamtregion deckt sich annähernd mit der Fossa Sylvii, greift aber vielfach über den Margo insularis s. Sulc. circularis hinaus und geht teilweise besonders auf die Unterfläche des Operculum frontale und temporale über. Auch an der Basis überschreitet die Inselformation die vordere Randfurche nicht unbeträchtlich, wenigstens läßt sich der Streifen des Claustrums gegen die eigentliche Orbitalfläche zu weit einwärts verfolgen. Man wird also hier für die Inselregion eine größere Ausdehnung postulieren müssen, falls man diese Zellschicht als Kriterium der Inselrinde überhaupt anerkennen will.

Größeren Schwierigkeiten begegnet die Einteilung in Einzelfelder, deren ich bereits 1904 vier unterschieden habe. Als wichtigste Differenzierung innerhalb der Inselrinde ist die Tatsache zu beachten, daß das Inselfeld durch eine in der Verlängerung des Sulcus centralis gelegene Linie in zwei prinzipiell verschiedene Hälften, eine hintere granuläre und eine vordere agranuläre, zerfällt (Fig. 36 und 37). Gleich der Regio centralis teilt sich demnach die Regio insularis infolge des Vorkommens resp. Verschwindens der inneren Körnerschicht in zwei völlig differente Strukturgebiete, deren Trennungslinie in der Verlängerung des *Sulcus centralis Rolando* gelegen ist, aber nicht genau mit dem *Sulcus centralis insulae* zusammenfällt. Fig. 89 deutet dieses Verhalten schematisch an. Die übrigen Einzelareae sind nicht eingezeichnet; es sei aber bemerkt, daß an der Inselschwelle von der vorderen agranulären Inselhälfte sich ein ganz rudimentär gebauter Typus abgrenzen läßt, den ich früher als *Pars olfactoria insulae* beschrieben habe, und daß auch die Übergangspartien gegen die Orbitalwindungen wieder strukturell eine besondere Stellung einnehmen. Die genaue Lokalisation dieser Einzelfelder muß späteren Forschungen vorbehalten bleiben.

Auch Campbell und E. Smith machen einen Unterschied zwischen vorderer und hinterer Inselhälfte, ohne indessen eine genauere Darstellung der örtlichen Verhältnisse zu geben.

Regio cingularis.

Eine auffallend reiche cytoarchitektonische Gliederung zeigt der bogenförmig das Corpus callosum umziehende Windungszug des Gyrus cinguli, dessen physiologische Bedeutung uns von allen Rindenteilen noch am wenigsten bekannt ist. Daß er ein in sich einheitliches strukturelles Gebiet darstellt, lehrt die vergleichende Anatomie. Wie Fig. 84

zeigt, trennen wir von dem Gyrus cinguli den kaudalsten unmittelbar hinter dem Balkensplenium gelegenen Teil, den sog. „Isthmus", als besondere *retrospleniale Hauptregion* ab. Der übrige Teil des Windungszuges zerfällt, gleich der Inselregion, zunächst wieder in zwei tektonisch völlig verschiedene Abschnitte, eine *Subregio postcingularis* und eine *Subregio praecingularis,* von denen die erstere die typische Sechsschichtung mit einer geschlossenen inneren Körnerschicht aufweist, während die letztere (außer Feld 32) eine innere Körnerschicht nicht besitzt. Auch hier zeigt sich also wiederum eine scharfe, annähernd in der Richtung des Sulcus centralis gelegene Trennungslinie zwischen einem granulären und einem agranulären Abschnitte. Die ganze Rindenoberfläche des Menschen wird demnach durch den Sulcus centralis und seine Verlängerung auf der Insel und dem Gyrus cinguli in zwei völlig verschieden gebaute Hälften geteilt, eine vordere agranuläre und eine hintere granuläre, ein Verhalten, das sich in ähnlicher Weise auch bei niederen Mammaliern findet. In der Mitte des Gyrus cinguli läßt sich, wie ich mich neuerdings überzeugt habe, als Übergangsgebiet der beiden Hälften ein besonderes Feld, *Area cingularis intermedia,* abtrennen, was in der Hirnkarte noch nicht geschehen ist.

Campbell und E. Smith geben eine stark abweichende Einteilung des G. cinguli, der erstere unterscheidet einschließlich der Regio retrosplenialis nur 3 Felder und findet überhaupt keine Trennung zwischen der vorderen und hinteren Cingulumrinde.

Feld 23 — *Area cingularis posterior ventralis* — entspricht dem ventralen Teil der hinteren Cingulumhälfte und liegt unmittelbar über dem Corpus callosum, soweit es nicht durch die Felder der Regio retrosplenialis davon abgedrängt wird. Kaudalwärts zieht es im Bogen um das Splenium herum bis an den vorderen Rand des *Sulcus parietooccipitalis,* auf dem es sich allmählich verliert. Oralwärts schwankt seine Grenze und geht mit einer breiteren Übergangszone, die man auch als besondere *Area cingularis intermedia* auffassen könnte, in die agranulären Formationen der Subregio praecing. über.

Feld 31 — *Area cingularis posterior dorsalis* — nimmt den dorsalen Breitenumfang des Gyrus cinguli auf dessen hinterer Hälfte ein und umzieht die Area 23 im Bogen bis zum Sulcus parietooccipitalis. Eine äußere Grenze gegen Feld 23, wie gegen die parietale Rinde (Feld 7), fehlt; der *Sulcus subparietalis* liegt teilweise noch innerhalb seines Bereiches und bildet nicht seine exakte dorsale Grenze.

Feld 24 — *Area cingularis anterior ventralis* — umfaßt den dem Balken am nächsten gelegenen ventralen Teil der vorderen Hälfte des Gyrus cinguli, ausgenommen den in der Tiefe des Sulcus corporis callosi gelegenen schmalen Streifen rudimentärer Rinde (heterogenetische Formation), welche dem Feld 33 angehört. Nach hinten verliert es sich allmählich in die, über der Balkenmitte gelegene, schwach körnerhaltige Zwischenzone, nach vorn reicht es bis in die Gegend des Rostrum herab. Dorsal-oral

wird es in manchen Fällen (nicht immer) begrenzt durch den inneren Ast des Sulcus callosomarginalis. Seine Struktur verändert sich von hinten nach vorne allmählich.

Feld 32 — *Area cingularis anterior dorsalis* — lagert sich der Area 24 nach außen an und zieht wie diese halbkreisförmig um das vordere Balkenende herum. Oralwärts reicht sie teilweise über den vorderen Ast des *Sulcus callosomarginalis* hinaus und erstreckt sich bis in die Nähe des Margo frontalis. Ventralwärts erstreckt sie sich bis annähernd zum *Sulcus rostralis superior.*

Feld 33 — *Area praegenualis* — wird durch den schmalen, ganz im *Sulcus corporis callosi* versteckten Streifen rudimentärer Rinde gebildet, welcher unmittelbar aus der *Taenia tecta* hervorgeht. Nach vorn unten erstreckt sie sich bis zum Ende des *Rostrum corporis callosi,* nach hinten oben greift sie ziemlich weit auf die Oberfläche des Balkens über und verliert sich allmählich in der Tiefe des S. corp. callosi.

Feld 25 — *Area subgenualis* — liegt in dem schmalen Raume zwischen der Area praecommissuralis bzw. der *Lamina terminalis* einerseits und dem *Sulcus rostralis transversus* andererseits; man könnte das Feld also zweckmäßig auch Area praeterminalis bezeichnen; sie reicht vom Ende des Rostrum bis an den unteren inneren Hemisphärenrand, also bis in die Nähe des Trigonum olfactorium. Auch sie besitzt gleich der Area praegenualis einen rudimentär entwickelten (heterogenetischen) Schichtenbau.

Regio retrosplenialis.

Diese Hauptregion bildet eine aus drei halbkreisförmig das Splenium corporis callosi umziehenden Feldern bestehende Zone, welche in der Hauptsache dem *Isthmus gyri cinguli* entspricht. Im Oberflächendiagramm (Fig. 84 und 86) ist der ganze Bezirk relativ zu breit gezeichnet, um die Lage der Felder überhaupt darstellen zu können. Die Rinde der retrosplenialen Hauptregion gehört teilweise zu den heterogenetischen Bildungen, namentlich das dem Balken zunächst gelegene Feld 26 hat eine ganz „defekte" Rinde im Sinne Meynerts, indem die Schichtung (namentlich die II.—V. Schicht) hier stark verkümmert ist; in Feld 29 findet sich eine einseitige Entwicklung der inneren Körnerschicht (IV) gleichfalls mit Rückbildung der II. und III. Schicht, und in Feld 30 ist im Gegensatz dazu die innere Körnerschicht zurückgebildet, während die III. und V. Schicht relativ stark ausgebildet sind. Die Identifizierung dieser Einzelfelder beim Menschen hatte große Schwierigkeiten infolge der mangelhaften Ausprägung der tektonischen Charaktere; erst nachdem ich sie bei niederen Tieren, wo sie deutlicher entwickelt sind, gesehen hatte, gelang auch beim Menschen ihre Homologisierung.

Feld 26 — *Area ectosplenialis* — legt sich dem hinteren Balkenende dicht an, wie die Area praegenualis dem vorderen, und bleibt wie diese ganz im Sulcus corporis callosi versteckt. Auf das Dorsum des Balkenkörpers greift sie nur wenig über. Nach innen bildet sie den Übergang in die Taenia tecta, nach außen verliert sie sich ohne Grenze in

Feld 29 — *Area retrolimbica granularis.* — Es umgibt die Area ectosplenialis halbkreisförmig als ganz schmale Zone und liegt ebenfalls größtenteils in der Tiefe der Balkenfurche; nach oben greift sie weniger weit auf den Balken über wie jene.

Feld 30 — *Area retrolimbica agranularis* — bedeckt in der Hauptsache die Oberflächenrinde des Isthums gyri cinguli, geht aber eine Strecke weit auch auf die vordere Lippe des Sulcus calcarinus über. Sie bildet eine Art Halbkreis um die vorigen Felder und besitzt beim Menschen die größte Ausdehnung von ihnen.

Regio hippocampica.

Ich rechne hierzu außer dem eigentlichen *Caput gyri hippocampi,* das dem Lobus pyriformis der Makrosmatiker entspricht, auch den unmittelbar nach außen vom *Subiculum hippocampi* gelegenen schmalen Rindenstreifen, welcher teilweise noch im Sulcus hippocampi gelegen ist und sich dorsalwärts bis dicht unter das Balkensplenium erstreckt, wo der Übergang in die Regio retrosplenialis stattfindet. Es gehört demnach zu dieser Regio die ganze zwischen dem *Sulcus hippocampi* einerseits und dem *Sulcus rhinalis* sc. der *Incisura temporalis* andererseits gelegene Rindenfläche, also etwas mehr als das sog. „Rhinencephalon" der Autoren[1]). Es lassen sich hier 3—4 äußerst differente Typen unterscheiden, welche alle heterogenetischen Ursprungs sind.

Feld 27 — *Area praesubicularis* — lehnt sich unmittelbar nach außen an das eigentliche Subiculum an und geht aus diesem mit scharfem Übergang hervor (wie die Fig. 34 und 35 des I. Abschnittes zeigen). Das Feld erstreckt sich längs des S. hippocampi vom *Uncus* bis zur *Cauda hippocampi* dicht unter dem Balken als langgestreckte schmale Zone.

Feld 28 — *Area entorhinalis* — liegt, wie der Name sagt, nach innen vom *Sulcus rhinalis* und nimmt den größten Teil des *Caput gyri hippocampi* in breiter Fläche ein. Vorn wird es begrenzt durch die Incisura temporalis, welche das eigentliche Residuum des Sulcus rhinalis posterior niederer Säuger sein soll. Der Querschnittstypus ist außerordentlich reich geschichtet und durch die ganze Mammalierreihe vermöge seines charakteristischen atypischen (heterogenetischen) Baues ohne weiteres homologisierbar. Man kann von dem äußeren ventralen Teil, der Area entorhinalis ventralis, noch eine Modifikation des Typus als

Feld 34 — *Area entorhinalis dorsalis* — abtrennen. Es liegt in der Hauptsache medial vom *Sulcus rhinencephali inferior* (Retzius), so daß diese Furche ungefähr die Grenze zwischen den beiden Variationen bildet.

Feld 35 — *Area perirhinalis* — stellt eine schmale, auf die Rinde des Sulcus rhinalis und seine nächste Umgebung beschränkte streifenförmige Zone dar, welche dieser Furche in ganzer Länge folgt und kaudalwärts noch

---

[1]) Bezüglich der Nomenklatur schließe ich mich an Gustaf Retzius *„Das Menschenhirn"* (1896) und *„Zur äußeren Morphologie des Riechhirns der Säugetiere und des Menschen"* (Biol. Unters. VIII. 1898) an.

etwas darüber hinausreicht. Der Rindenbau ist durch starke Rückbildung der Schichtung, namentlich das Fehlen einer inneren Körnerschicht, ausgezeichnet. Die Area bildet ihrem Verlauf und ihrer Lage nach die genaue Grenze zwischen dem Archipallium und Neopallium, und es ist zweifelhaft, ob man sie zu diesem oder jenem rechnen soll; da sie offenbar zu den heterogenetischen Bildungen gehört, wird man sie mit mehr Recht zur archipallialen Rinde zählen, obwohl sie bei manchen Tieren zum Teil lateral vom Sulcus rhinalis liegt.

Am kaudalen Ende der Area perirhinalis (35) und lateral von der Area praesubicularis (27) könnte man auch beim Menschen noch eine besondere Strukturformation abtrennen, welche ich erst als solche erkannt habe, nachdem sie mir bei niederen Tieren aufgefallen war. Ich habe sie dort als Area retrosubicularis (48) beschrieben.

An Feld 34 schließen sich nach innen nächst dem Uncus Bezirke an, die wieder einen anderen Bau haben, so namentlich der *Nucleus amygdalae* und der medial vom *Sulcus semiannularis* gelegene *Gyrus lunatus* (Retzius). Die Homologa dieser Strukturformationen bei den verschiedenen Tieren festzustellen, muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Auch das *Tuberculum olfactorium,* das man fälschlicherweise vielfach mit dem Trigonum olfactorium identifiziert hat, bedarf beim Menschen noch eines genaueren histologischen Nachweises, ebenso wie die *Substantia perforata anterior.* Bei niederen Ordnungen habe ich diese Gebilde als Regio olfactoria zusammengefaßt.

II. Niedere Affen (Cercopithecus und Hapale).

Von den niederen Affen habe ich die Hirnkarten zweier Familien, der gyrencephalen Cercopithecinen und der lissencephalen Hapaliden entworfen. Sie besitzen einerseits in den Grundzügen so große Übereinstimmung unter sich und andererseits doch wieder so viele abweichende Eigentümlichkeiten, daß an ihnen die Prinzipien der vergleichenden Oberflächenlokalisation gut erläutert werden können.

1. Cercopithecidae (Fig. 90 und 91).

Ein Vergleich mit der menschlichen Hirnkarte zeigt zunächst auf den ersten Blick eine viel geringere Zahl von Einzelfeldern[1]),

[1]) Es sei nochmals an das in der Einleitung zum II. Abschnitt Gesagte erinnert, daß die gleichen Nummern und Zeichen auf meinen Hirnkarten vielfach nur eine relative, keine absolute Homologie der betreffenden Felder andeuten.

namentlich im Lobus frontalis und temporalis. Trotzdem finden sich die nämlichen Hauptzonen in der gleichen Lage und Anordnung wie beim Menschen wieder. Zur bequemeren Orien-

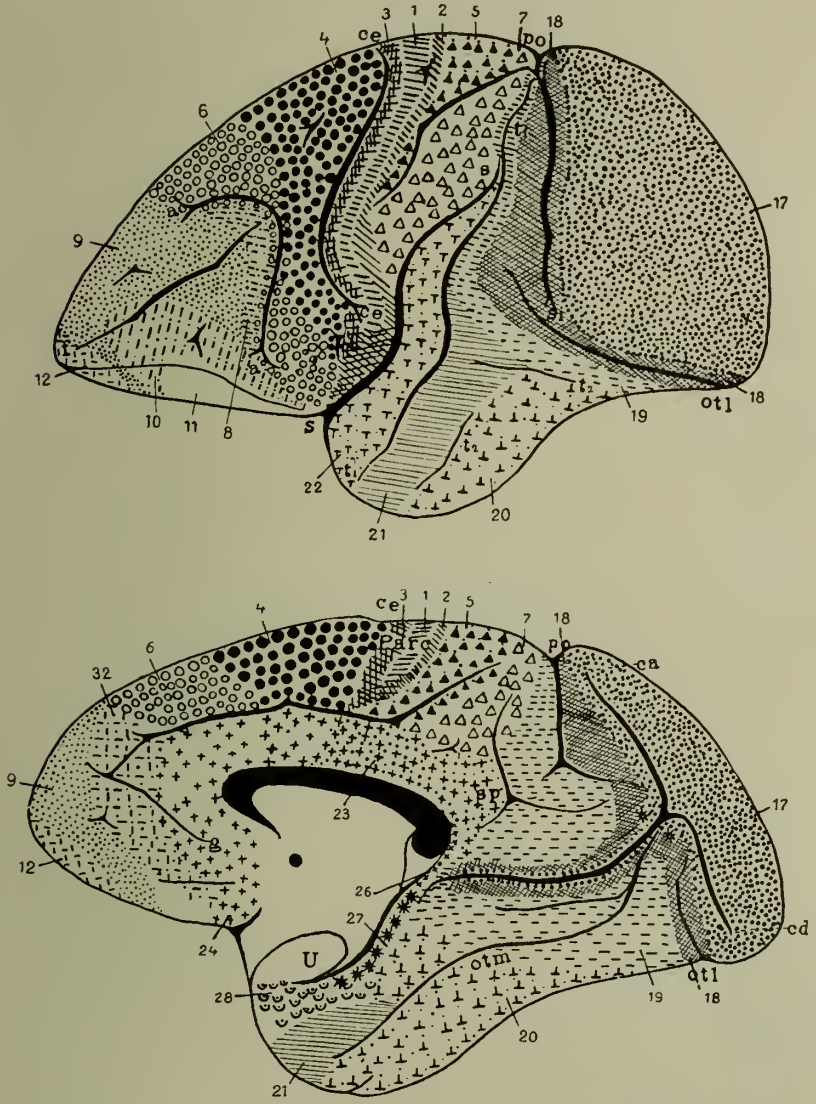


Fig. 90 und 91. Cytoarchitektonische Rindenfelderung bei Cercopithecus. $1^1/_2 : 1$.
(Aus der III. Mitteilung, 1904/05, unverändert übernommen.)

tierung sind in Fig. 92 und 93 die prä- und postzentrale Hauptregion isoliert dargestellt; die Fig. 94 und 95 zeigen die gleichen Regionen vom Menschen in schematischen Umrissen.

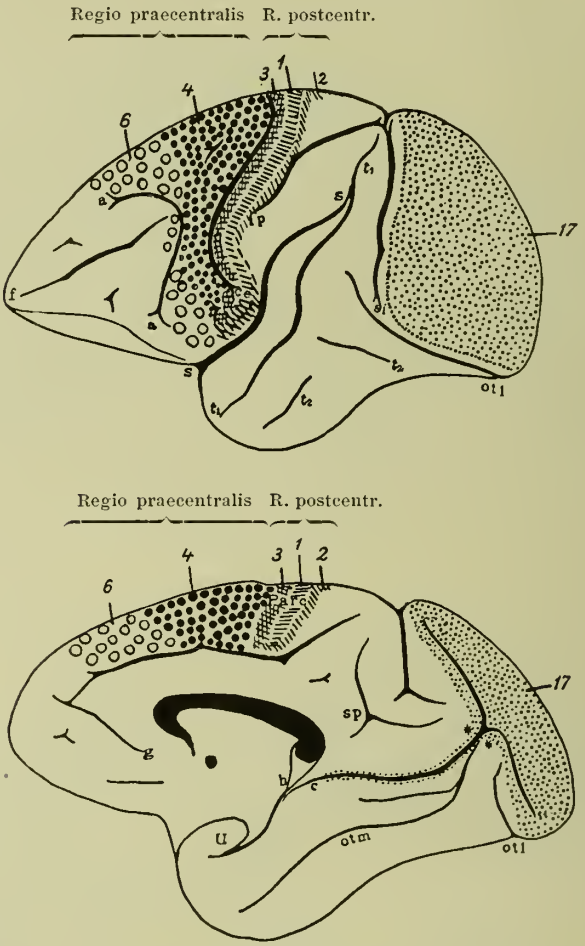


Fig. 92 und 93. Die Regio praecentralis und postcentralis bei Cercopithecus. Feld 17 = Area striata. (Vgl. Fig. 94 und 95 vom Menschen.)

Regio postcentralis (Fig. 92 und 93).

Sie stimmt in ihrer Gestalt und in ihren Lagebeziehungen zu den Furchen und Windungen weitgehend mit der gleichnamigen Hauptzone beim Menschen überein. Die Homologie ist unbestreitbar. Gleich dieser liegt sie zwischen dem Sulcus centralis und dem Sulcus postcentralis, medialwärts

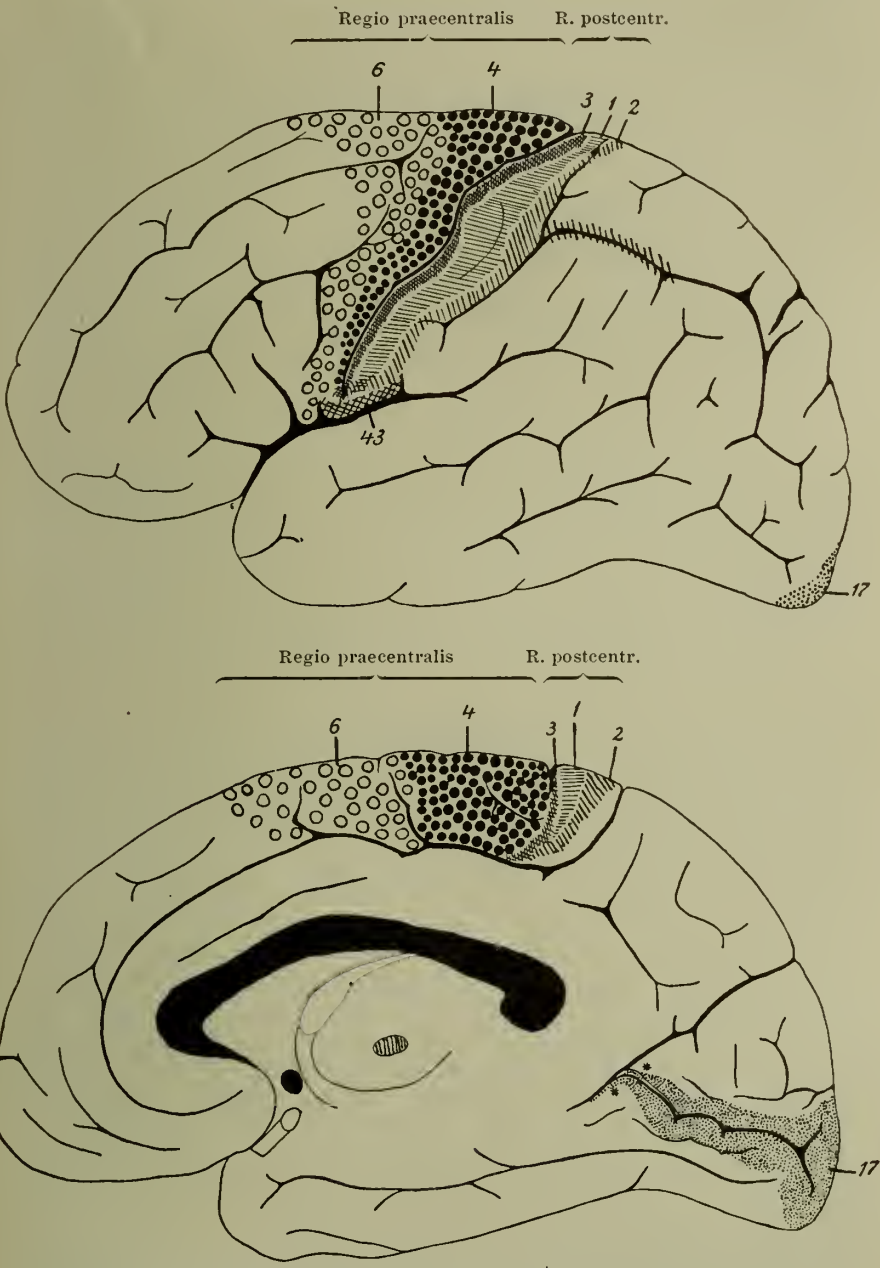


Fig. 94 und 95. Die Regio postcentralis (Feld 1, 2, 3 und 43) und die Regio praecentralis (Feld 4 und 6) vom Menschen (grobschematisch). Feld 17 = Area striata.

bis zum Sulcus callosomarginalis, lateralwärts bis zum Sulcus sylvii reichend, und umfaßt also den Gyrus postcentralis und einen größeren kaudalen Anteil des Lobulus paracentralis. Und gleich jener zerfällt sie auch in mehrere voneinander hinreichend differenzierte Einzeltypen, die sich als Felder wie beim Menschen abgrenzen lassen.

Feld 1 — *Area postcentralis intermedia* — entspricht der Kuppe der hinteren Zentralwindung.

Feld 2 — *Area postcentralis caudalis* — auf der hinteren Lippe der hinteren Zentralwindung.

Feld 3 — *Area postcentralis oralis* — auf der vorderen Lippe der hinteren Zentralwindung. Am unteren Ende der Windung überschreitet das Feld 3 die Zentralfurche oralwärts und liegt nun zwischen dieser und dem Sulcus praecentralis inferior auf dem Gyrus centralis anterior. Hier bildet also die Zentralfurche nicht mehr die Grenze der prä- und postzentralen Hauptregion.

Ein besonderes **Feld 43** *(Area subcentralis)* habe ich seinerzeit bei Cercopithecus nicht abgegrenzt; die in Fig. 90 am unteren Ende der Zentralfurche durch besondere Schraffur ausgezeichnete Zone glaubte ich cytoarchitektonisch als Misch- oder Übergangsform der Typen 1—3 auffassen zu müssen. Durch neuere Untersuchungen der Myeloarchitektonik dieser Gegend (Th. Mauß) ist es jedoch sichergestellt, daß auch die Affen ein der Area subcentralis des Menschen entsprechendes besonderes Strukturfeld auf dem Operculum rolando besitzen. Eine Revision meiner Serien hat mich dieses Feld auch cytoarchitektonisch erkennen lassen.

Regio praecentralis.

Sie entspricht nach Lage und Struktur ihrer Einzelfelder völlig der gleichnamigen Hauptregion des Menschen; es handelt sich also auch hier wie bei der Regio postcentralis um eine komplette Homologie. An Ausdehnung nimmt sie einen relativ, d. h. verglichen mit der Gesamtrindenfläche, viel größeren Raum ein als beim Menschen; sie umfaßt nahezu die ganze hintere Hälfte des Lobus frontalis, während das entsprechende Gebiet des Menschen kaum ein Zehntel der Fläche der Stirnhirnrinde ausmachen dürfte. Ihre kaudale Grenze wird, abgesehen vom alleruntersten Abschnitt, in ganzer Längenausdehnung durch den *Sulcus centralis* gebildet, doch kommt es bei den niederen Affen noch häufiger als beim Menschen vor, daß die Regio postcentralis um den Fundus der Furche herum etwas auf den inneren Abschnitt der hinteren Zentralwindung übergreift. Dies gilt namentlich von den dorsalen Teilen der Furche. An deren unterem Ende dagegen, wo diese bogenförmig nach hinten umbiegt, rückt die Grenze, wie wir eben gesehen haben, oralwärts von der Furche ab, und die ganze Zone kommt vor den *Sulcus praecentralis inferior* zu liegen. An der Medianseite bildet ihre kaudale Grenze eine Linie, welche, als direkte Verlängerung des Sulcus centralis gedacht, den Lobulus paracentralis in eine vordere und eine hintere Hälfte teilt. Die orale Grenze der Region fällt annähernd, nicht genau, mit dem *Sulcus arcuatus* zusammen.

Die beiden Felder der präzentralen Hauptregion sind wie beim Menschen

Feld 4 — *Area gigantopyramidalis* —, welches eine relativ viel größere Ausdehnung besitzt als beim Menschen, oralwärts über den Sulcus praecentralis superior weit hinausreicht und also auch die sog. „vordere Zentralwindung" an Umfang überschreitet, während das homologe Feld beim Menschen nur einen kleinen Bruchteil dieser Windung ausmacht. (Fig. 44 und 59.)

Feld 6 — *Area frontalis agranularis* — ist im Vergleich zu Feld 4 relativ kleiner als beim Menschen. Während beim Menschen Feld 6 das Feld 4 an Flächenausdehnung erheblich überschreitet, ist bei Cercopithecus das Umgekehrte der Fall.

Die myeloarchitektonischen Felder der Regio prae- und postcentralis von Mauß stimmen ganz mit denen der Figuren 90—93 überein, sowohl was Lage und Gestalt wie Ausdehnung betrifft.

Regio frontalis.

Ich fasse als solche den Teil des Lobus frontalis zusammen, welcher nicht durch die präzentrale Hauptregion (Feld 4 und 6) eingenommen wird, also bei Cercopithecus annähernd die vordere Hälfte des Stirnhirns. Strukturell bildet sie wie beim Menschen das Gegenstück zur Regio praecentralis, da alle ihre Typen ebenfalls durch eine innere Körnerschicht ausgezeichnet sind, während jene „agranulär" ist. Ihr Umfang bleibt weit hinter dem beim Menschen zurück, sie macht bei Cercopithecus kaum die Hälfte der Stirnfläche aus, beim Menschen dagegen mehr als vier Fünftel. Die Zahl der Areae beschränkt sich auf fünf, während es beim Menschen acht resp. neun deutlich geschiedene Einzelfelder sind (und myeloarchitektonisch nach O. Vogt noch eine sehr viel größere Zahl von Unterfeldern getrennt werden kann). Die Homologie dieser Felder im einzelnen ist recht unbestimmt; mit Sicherheit kann man nur sagen, daß etwas den menschlichen Feldern 44, 45 und 46 strukturell Entsprechendes beim Affen sich nicht nachweisen läßt. In der Hauptsache sind es also die III. Frontalwindung und mittlere Teile der II. Frontalwindung des Menschen, welche bei den niederen Affen fehlen.

Die Einzelfelder der Regio frontalis sind:

Feld 8 — *Area frontalis intermedia* —, welches sich als schmaler Streifen am vorderen Rande des Sulcus arcuatus ausdehnt, also ausschließlich in der Mitte der Hemisphärenkonvexität gelegen ist, und sonach eine ganz andere Lage einnimmt wie Feld 8 beim Menschen.

Mauß hat ein analoges Feld myeloarchitektonisch unter dem gleichen Namen beschrieben und abgegrenzt.

Feld 9 — *Area frontalis granularis* — entspricht nach Lage und Bau im ganzen wohl der Area frontalis granularis und der Area frontopolaris (Feld 9 und 10) des Menschen und umfaßt einen großen Teil der vorderen Hälfte des Stirnlappens auf der Lateral- und Medialseite.

Feld 10 — *Area orbitalis externa* — bildet ungefähr den äußeren Teil der Orbitalfläche und der angrenzenden Konvexität.

Feld 11 — *Area orbitalis interna* — umfaßt annähernd die innere Hälfte der Orbitalfläche.

Feld 12 — *Area frontopolaris* — nimmt die Frontalspitze ein; es entspricht eher dem Feld 11 des menschlichen Cortex. Im übrigen ist die Homologie dieser Frontaltypen beim Menschen und Affen im einzelnen ganz unsicher.

Regio insularis.

Gleich dem Menschen liegen die Rindenfelder, welche den insularen Typus tragen, auch bei den niederen Affen fast ganz in der Tiefe der durch die Opercula bedeckten Inselwindungen. Um die Übersichtlichkeit nicht zu stören, ist daher diese Hauptzone in das Schema nicht eingetragen worden. Sie zerfällt in vier Einzelareae, welche teilweise scharf gegeneinander abgegrenzt werden können. Die dorsokaudalen Abschnitte (Typus 13) besitzen eine ausgesprochene innere Körnerschicht, während die oralen und namentlich ventralen (Typus 14—16) einer solchen entbehren, also zu den agranulären Formationen gehören. Die Grenze zwischen dem granulären und agranulären Teil der Inselrinde wird durch eine Linie gebildet, welche in der Verlängerung des Sulcus centralis liegt. Es ist dies von großer Bedeutung, da die Zentralfurche gleichfalls die Scheidelinie zwischen solchen gegensätzlichen granulären und agranulären Strukturformationen bildet. Die Abgrenzung der Zone gegen die Nachbargebiete ist gleichfalls keine scharfe, da das Claustrum sich vielfach fließend in die umgebende Rinde verliert.

Regio parietalis.

Im Vergleich zu der mächtigen parietalen Hauptzone des Menschen hat dieses Gebiet bei den Cercopithecinen eine relativ geringe Ausdehnung. Sie besteht nur aus zwei Einzelfeldern, während beim Menschen vier oder fünf distinkte Areae zu unterscheiden sind. Gleichwohl kann der ganze Bezirk als Homologon der parietalen Hauptzone des Menschen angesprochen werden, da die topischen Beziehungen zu den Nachbarzonen völlig gleichartige sind.

Feld 5 — *Area praeparietalis* — ist ein sicher homologes Strukturgebiet der Area 5 beim Menschen. Es hat aber eine relativ viel größere Ausdehnung und nimmt bei Cercopithecus fast die ganze Rindenfläche dorsal vom Sulcus intraparietalis bis zum Sulcus callosomarginalis ein. Während es beim Menschen auf den vordersten obersten Zwickel des oberen Scheitelläppchens und nur die kaudale Lippe des Lobulus paracentralis eingeschränkt ist, bildet es hier sonach das gesamte morphologisch als oberer Scheitellappen aufzufassende Gebiet und einen nicht unbeträchtlichen Teil des Parazentralläppchens.

Feld 7 — *Area parietalis* — liegt im ganzen ventral vom Sulcus intraparietalis zwischen dieser Furche einerseits und dem Sulcus sylvius andrerseits; es umfaßt also den morphologisch als unteren Scheitellappen aufzufassenden Teil der Oberfläche, mit der Einschränkung, daß eine schmale Zone dorsal in der Tiefe der Furche ip auf den Präcuneus übergreift.

Da die Homologie von Feld 5 unzweifelhaft feststeht, erhebt sich die Frage, welchem menschlichen Gebiete Feld 7 entspricht. Seiner Lage nach unterhalb des Sulcus intraparietalis müßte man es den Feldern 39 und 40 des unteren Scheitelläppchens an die Seite stellen. Aus vergleichend anatomischen Gründen glaube ich jedoch, daß es der gesamten Regio parietalis des Menschen entspricht und also das noch undifferenzierte Ausgangsgebiet für alle parietalen Felder (außer Area 5) darstellt.

Regio temporalis.

Die aus den Areae 20, 21 und 22 zusammengesetzte temporale Hauptregion stellt morphologisch eine geschlossenere Einheit dar als beim Menschen, nur gegen den Occipitallappen ist sie nicht scharf abzugrenzen. Trotzdem sie sich strukturell nur in 3 Einzelfelder gliedert, kann an der Homologie mit der gleichnamigen menschlichen Zone in ihrer Gesamtheit nicht gezweifelt werden. Die tektonischen Grundmerkmale der temporalen Rinde sind hier und dort die nämlichen; Schwierigkeiten bestehen nur hinsichtlich der Homologisierung der einzelnen Areae. Mauß hat das Gebiet auf Grund der Myeloarchitektonik ganz ebenso gegliedert wie ich.

Feld 20 — *Area temporalis inferior* — entspricht im großen ganzen der III. Temporalwindung.

Feld 21 — *Area temporalis media* — bildet die II. Temporalwindung.

Feld 22 — *Area temporalis superior* — umfaßt die I. Temporalwindung.

Man vermißt also beim Affen die menschlichen Felder 36, 37, 38, 41, 42 und 52. Sicher ist jedenfalls, daß die den Gyri temporales transversi (Heschl) angehörigen beiden Areae 41 und 42 ein Analogon bei den Affen nicht haben; dies zeigt namentlich auch die Myeloarchitektonik, welche jene sehr markreichen menschlichen Formationen der Heschlschen Querwindungen bei den Cercopithecinen gänzlich vermissen läßt. Auf die Bedeutung dieser Tatsache werden wir noch unten im III. Abschnitt zu sprechen kommen. Was von den menschlichen Typen 36, 37 und 38 in den vorliegenden Feldern 20, 21 und 22 undifferenziert enthalten ist, läßt sich nicht entscheiden.

Regio occipitalis.

Verglichen mit der relativ kleinen occipitalen Hauptzone des Menschen besitzt diese bei allen Affen eine sehr große Ausdehnung und macht einen beträchtlichen Teil der Gesamtrindenfläche aus. Sie ist die absolut größte Hauptzone des Cercopithecinengehirns und überwiegt an Umfang alle anderen, auch die frontale Hauptregion, erheblich. Es besteht also das umgekehrte Verhältnis wie beim Menschen, wo das Stirnhirn stark überwiegt. Von Wichtigkeit ist, daß sie den strukturell am auffälligsten differenzierten und phylogenetisch konstantesten neopallialen Typus der Mammalierrinde, die Area striata oder Feld 17 (Figur 69 und 78), einschließt. Damit ist ein sicherer Anhaltspunkt für die Homologisierung anderer, weniger prägnant strukturierter Typen gegeben.

Ihre Einzelfelder 17, 18 und 19 sind absolute Homologe der gleichnamigen menschlichen Areae. Nach Mauß ist die myeloarchitektonische Gliederung genau die gleiche.

Feld 17 — *Area striata.* — Es ist die einzige Area, welche an Flächenumfang diejenige des Menschen übertrifft, und zwar ist sie nicht nur relativ, sondern absolut größer als diese. Da es sich um ein sehr wichtiges Gebiet handelt, gebe ich die ausführliche Beschreibung nach der III. und V. meiner Mitteilungen zur histologischen Rindenlokalisation wieder.

Die Area striata der Cercopithecinen stellt eine Art Endkalotte dar und bildet ein kappenartig dem Occipitalpol aufsitzendes Organ. Im Gegensatz zum Menschen dehnt sie sich jedoch sehr weit auf die laterale Fläche aus und bedeckt hier das große, vom *Sulcus simialis* (S. lunatus, E. Smith) und vom *S. occipitotemporalis* begrenzte Gebiet, das sog. *Operculum occipitale,* von diesem nur einen ganz schmalen, unmittelbar an die genannten Furchen angrenzenden Streifen freilassend. Auf der Medianfläche umfaßt sie nächst dem Occipitalpol die den Ramus ascendens und descendens des Sulcus calcarinus umschließenden Windungszüge auch an der freien Oberfläche, senkt sich aber am Stamme der Calcarina (bei ** in Figur 93) bald ganz in die Tiefe dieser Furche, zieht auf deren dorsaler und ventraler Lippe nach vorn und endet etwas hinter deren vorderem Ende mit individuell wechselndem Verhalten bald genau im Fundus, bald etwas ventral, bald dorsal davon.

Die topischen Variationen bei verschiedenen Gattungen und Familien der Affen sind in der V. Mitteilung genau beschrieben und zugleich die daraus sich ergebenden Schlußfolgerungen erörtert. Die wesentlichen Unterschiede von der Area striata des Menschen sind dort in folgenden Sätzen zusammengefaßt:

1. Das Rindenfeld des Calcarinatypus oder die Area striata ist beim Affen verhältnismäßig, d. h. im Vergleich zur Gesamtgröße der Hemisphäre, viel ausgedehnter als beim Menschen.

2. Während es beim Menschen ganz oder fast ganz auf die Medianfläche beschränkt ist, nimmt es beim Affen einen großen Teil der Konvexität ein.

3. Auf der Medianfläche umfaßt das Feld bei den Cercopithecinen nur im kaudalsten Abschnitt nahe dem Pol die Rinde des Sulcus calcarinus zu beiden Seiten auch an der freien Oberfläche. Im ganzen Verlauf des Hauptstammes dieser Furche gehört es ausschließlich der Tiefenrinde an, läßt also den Gyrus lingualis und den Cuneus ganz frei. Beim Menschen dagegen gehören diese beiden Windungen in großem Umfange zum Bereich der Area striata und erst in der Höhe des Sulcus parietooccipitalis zieht sich das Feld in die Tiefenrinde der Furche zurück.

Feld 18 — *Area occipitalis* — bildet gleich derjenigen des Menschen einen ringförmig geschlossenen koronalen Bezirk, der mit wechselnder Breite Feld 17 von vorn gürtelartig sowohl auf der medialen wie lateralen Fläche umspannt.

Feld 19 — *Area praeoccipitalis* — legt sich als koronale Zone oralwärts um die Area occipitalis, wie diese um die Area striata. Am vorderen Ende der Fissura calcarina ist sie meist derart reduziert, daß die Kontinuität des dorsalen und ventralen Teiles unterbrochen scheint.

Regio cingularis.

Im Gegensatz zu der reich gegliederten cingulären Hauptregion des Menschen läßt dieses Gebiet hier im wesentlichen nur 3 Einzelfelder (23, 24 und 32) unterscheiden. Welchen menschlichen Areae diese im einzelnen völlig homolog sind, läßt sich nicht sicher entscheiden, doch kann man sagen, daß die körnerhaltige Area 23 im ganzen der gleichfalls körnerhaltigen hinteren Hälfte dieses Gebietes beim Menschen, im großen ganzen also den Feldern 23 und 31 entsprechen dürfte, während die körnerfreie vordere Hälfte des menschlichen Gyrus cinguli mit den Feldern 24, 25 und 33 in den Areae 24 und 32 von Cercopithecus ihre Homologa hätte.

Feld 23 — *Area cingularis posterior* (sc. granularis) — nimmt ungefähr die hintere Hälfte des Gyrus cinguli ein.

Feld 24 — *Area cingularis anterior* (sc. agranularis) — umfaßt die vordere Hälfte dieses Windungszuges nächst dem Balken. Nachdem ich bei anderen Tieren und beim Menschen vor und unter dem Balkenknie ein besonderes Strukturfeld als Area subgenualis (25) abgegrenzt hatte, konnte ich Andeutungen davon auch bei den Cercopithecinen finden. Dieses wäre also noch von Feld 24 zu trennen.

Feld 32 — *Area praelimbica* — legt sich bogenförmig um den oralen Abschnitt von Feld 24, ähnlich wie es das gleichnamige Feld beim Menschen zeigt; gleichwohl ist es mit diesem nicht homolog.

Regio retrosplenialis.

Sie ist die kleinste Hauptzone des Affengehirns überhaupt und speziell bei den Cercopithecinen topisch und tektonisch so gering entwickelt, daß sie leicht übersehen wird. Erst durch den Vergleich mit solchen Tieren, bei denen sie deutlicher in Einzelfelder differenziert ist und auch eine stärkere Entwicklung in der Fläche erfahren hat, kann die Homologie festgestellt werden. In meiner Hirnkarte wird die ganze Hauptzone nur durch ein Feld (26) repräsentiert, während ich später schon bei den nächststehenden Gruppen (Hapale und Lemur, Fig. 96 und 98) mehrere Areae unterscheiden konnte. Obwohl zuzugeben ist, daß auch bei Cercopithecus eine geringe Andeutung der bei jenen Tieren vorhandenen Differenzierung der Gesamtzone vorkommt, habe ich es doch vorgezogen, auf dem Schema eine topische Trennung in mehrere Felder nicht vorzunehmen, schon um den Gegensatz zu den anderen Gehirnen zum Ausdruck zu bringen.

Regio hippocampica.

Gleich der retrosplenialen Hauptzone bleibt auch sie an Umfang und tektonischer Differenzierung bei den niederen Affen hinter derjenigen anderer Tiere und des Menschen zurück. Sie umgreift die vordere Lippe des *Sulcus*

hippocampi und das bei allen Affen äußerst reduzierte *Caput gyri hippocampi* (das eigentliche „Rhinencephalon"). Die beiden Areae, welche in diesem Bereiche liegen, gehören den heterogenetischen Formationen an und sind so spezifisch strukturiert, daß ihre Homologie mit Sicherheit bei allen Tieren nachgewiesen werden kann.

Feld 27 — *Area praesubicularis* — lehnt sich, wie der Name sagt, lateralwärts dem Verlaufe des Subiculum hippocampi an und liegt fast vollständig in der Tiefe des Sulcus hippocampi.

Feld 28 — *Area entorhinalis* — liegt nach außen vom vordersten Ende des Sulcus hippocampi. (In dem schon vor Jahren gezeichneten Schema, das ich absichtlich unverändert übernommen habe, ist die Lage ungenau angegeben; auch fehlt die allerdings nur schwach entwickelte *Area perirhinalis* oder Feld 35 [Figur 25].)

2. Krallenaffen — Hapalidae (Fig. 96 und 97).

Bereits im Jahre 1904 habe ich in einem Vortrage darauf hingewiesen, daß ungefurchte (lissencephale) Gehirne zum Zwecke der topischen Lokalisation, also der Abgrenzung histologischer Rindenfelder, vor den gyrencephalen große Vorzüge besitzen, da an der glatten Oberfläche solcher Hemisphären Gestalt, gegenseitige Lage und Ausdehnung der einzelnen Felder deutlicher zur Anschauung gelangen, wie an gefalteten Oberflächen, und daß dadurch vielfach erst die verwickelteren Beziehungen gefurchter Hemisphären verständlich würden. Für die lissencephalen Krallenaffen konnte ich dies damals an einigen Beispielen erläutern. Inzwischen habe ich die topographische Gliederung des Gesamtcortex bei den Hapaliden beendigt und es zeigt sich, wie aus den Hirnkarten der lateralen und medialen Seite hervorgeht, daß hier die Gliederung in Strukturbezirke geradezu eine schematische ist und deutlicher als an irgendeinem anderen Gehirn das Prinzip der Rindenfelderung erkennen läßt.

Die Hemisphärenoberfläche der Krallenaffen ist — besonders charakteristisch an der Konvexität — in eine Anzahl segmentähnlich hintereinander angeordneter Zonen gegliedert, in der Mehrzahl von streifen- oder bandartiger Gestalt, welche entweder die ganze Hemisphäre innen und außen nach Art eines geschlossenen Gürtels umgreifen, oder, gewissermaßen Bruchstücke eines solchen Ringes darstellend, nur einen Teil der Oberfläche überspannen. Als *koronale Totalsegmente,* welche über die ganze Innen- und Außenfläche hinwegziehen, können die Areae 17, 18, 19

im Occipitallappen und die Areae 9, 10, 12 im Frontallappen aufgefaßt werden. Feld 17 und 12 stellen gleichzeitig Endkalotten dar, welche dem Occipital- und Frontalpol aufgestülpt sind. *Teilsegmente* sind die Areae 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 20, 21, 22, sie ziehen als schmälere oder breitere bandförmige Zonen nur über einen Teil der Konvexität hinweg und greifen teilweise auch

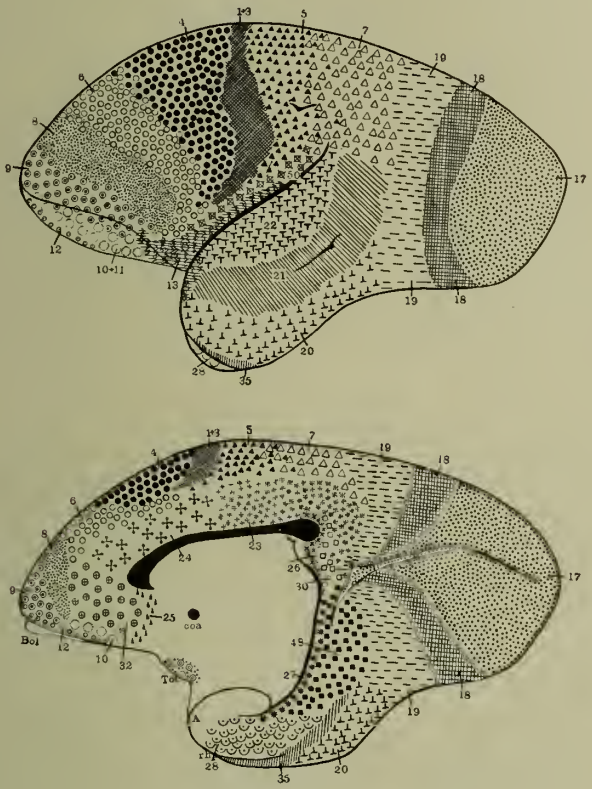


Fig. 96 und 97. Die Rindenfelderung bei den Krallenaffen (*Hapale*). 2 : 1.

auf die Medialseite über. Eine Ausnahme von dieser Art der Anordnung machen die um das Corpus callosum sowie die nach außen vom Sulcus hippocampi gelegenen Rindenabschnitte, also die Felder des Gyrus cinguli und des Gyrus hippocampi: Areae 23—30, 35 und 48.

Die beim Menschen und gyrencephalen Affen unterschiedenen

Hauptregionen finden sich sämtlich auch bei Hapale wieder, zumeist allerdings in vereinfachter Form und Anordnung und teilweise mit verminderter Zahl der Einzelfelder. Ihre genaue topische Beschreibung ist nicht möglich, da es bei dem Mangel aller Furchen an morphologischen Orientierungspunkten für die Abgrenzung fehlt. Es mag genügen, die Lage im großen ganzen und in ihren gegenseitigen Beziehungen anzudeuten.

Von Bedeutung ist es, daß trotz des Fehlens trennender Furchen doch vielfach scharfe Grenzlinien zwischen benachbarten Strukturgebieten bestehen. So ist die (agranuläre) präzentrale Hauptregion von der (granulären) postzentralen Hauptregion ganz scharf geschieden und ebenso die letztere von der parietalen Hauptregion (Fig. 29). Der linearscharfe Übergang der Area striata (Feld 17, Fig. 21) bedarf keiner besonderen Hervorhebung mehr. Auch die cinguläre Hauptzone setzt sich, obwohl kein trennender Sulcus callosomarginalis vorhanden ist, von den angrenzenden Feldern 1—8 und 19 deutlich ab.

Regio postcentralis.

Die postzentrale Hauptregion wird bei den Krallenaffen, im Gegensatz zu allen anderen Affen und dem Menschen, nur durch ein einziges Feld, die *Area postcentralis communis* (1—3), repräsentiert. Die den höheren Primaten eigentümliche Differenzierung in drei oder vier Einzelfelder ist bei dieser niedrigsten Familie der Affen noch nicht eingetreten. Im ganzen stimmt dieses Feld nach seiner Gestalt und Lage mit der aus jenen drei Areae zusammengesetzten Gesamtzone weitgehend überein. Es stößt wie diese vorn an den sicher homologisierbaren Typus 4, hinten an den ebenfalls leicht zu identifizierenden Typus 5, so daß an der Homologie kein Zweifel aufkommen kann. (In Fig. 29 des I. Abschnittes ist die Lagebeziehung zu den beiden Nachbarfeldern mikrophotographisch dargestellt.) Seine Gestalt ist nicht ganz regelmäßig; oben und unten verschmälert, in der Mitte breiter, bildet es einen schmalen bandförmigen Streifen, der auf der Medianfläche beginnt — entsprechend dem Parazentralläppchen — und die Mantelkante überschreitend über die ganze Konvexität bis zum oberen Rande der Sylvischen Furche hinwegzieht.

Die Gesamtfläche dieser Zone ist gering und im Schema vielleicht etwas vergrößert gezeichnet.

Regio praecentralis

besteht wie bei den höheren Primaten aus zwei Einzelfeldern, der *Area gigantopyramidalis* (4) und der *Area frontalis agranularis* (6), welche in allen Einzelheiten, sowohl was die innere Cytotektonik wie die äußere Gestalt

und Lage betrifft, volle Übereinstimmung mit den gleichnamigen Feldern von Homo und Cercopithecus besitzen. Die Homologie mit diesen ist eine komplette. Was die relative Ausdehnung dieser Hauptzone anlangt, so kann man sagen, daß sie einen noch größeren Anteil des ganzen Stirnlappens ausmacht, wie bei den Cercopithecinen; ihr Flächenumfang beträgt nahezu drei Fünftel der Stirnhirnrinde, während sie dort ungefähr die Hälfte ausmachte. Die Zone hat sich also auf Kosten der frontalen Hauptregion noch mehr vergrößert. Von den beiden Feldern ist die Area 4 weitaus umfangreicher als Area 6 im Gegensatz zum Menschen, wo das umgekehrte Verhältnis besteht. Die Gestalt beider Areae ist die eines mit der Spitze nach unten gerichteten Keiles. Sie sind nicht so deutlich gegeneinander abgesetzt wie bei den höheren Affen, da ihre Grenzen sich etwas überdecken, wie es auch im Schema angedeutet ist.

Regio frontalis

besteht bei Hapale nur aus vier sicher voneinander unterscheidbaren Einzelareae (8, 9, 10, 12), deren Grenzen ganz fließende sind. Die relative Flächenausdehnung der Gesamtregion ist viel geringer als bei den gefurchten Affen und beträgt kaum zwei Fünftel der ganzen Stirnhirnrinde. Die Felder haben ihrer äußeren Form nach alle einen typisch segmentären Charakter, Feld 12 nimmt kalottenförmig die frontal-basale Mantelkante ein.

Die Regio parietalis

setzt sich wie bei den Cercopithecinae aus zwei Feldern, der *Area praeparietalis* (5) und der *Area parietalis* (7) zusammen, welche mit fließenden Grenzen ineinander übergehen. Sowohl nach hinten wie lateralwärts verliert sich ihre Struktur allmählich in diejenige der temporalen und occipitalen Hauptregion.

Feld 5 — *Area praeparietalis* — ist weit ausgedehnter wie bei allen anderen Affen und bildet nahezu die Hälfte der ganzen Scheitellappenrinde. Es reicht auf der Konvexität ventralwärts bis nahe an den oberen Rand der Sylvischen Furche heran; an der Medianseite bedeckt es nur einen schmalen Zwickel nächst der Mantelkante.

Feld 7 — *Area parietalis* — nimmt den Rest der Regio parietalis ein und liegt ebenfalls zum weitaus größten Teil an der Konvexitätsfläche, wo es bis zum oberen (hinteren) Ende der Sylvischen Furche sich erstreckt.

Die Regio temporalis

dehnt sich zwischen dem Sulcus sylvius dorsalwärts und dem S. rhinalis posterior ventralwärts aus, reicht nach vorn bis zum Temporalpol und verliert sich nach hinten mit unbestimmten Grenzen in die Regio occipitalis. Sie ist wie bei den Meerkatzen einfach gegliedert und zerfällt in eine *Area temporalis superior, media* und *inferior* (20, 21 und 22), über deren Lage und Ausdehnung die Hirnkarte genügend orientiert.

Regio occipitalis.

An Flächenausdehnung relativ noch größer wie bei den pithecoiden Affen, dürfte sie schätzungsweise etwa ein Fünftel der Gesamtrindenfläche ausmachen und übertrifft also alle anderen Regionen der Hapaliden an Umfang beträchtlich; sie ist aber auch relativ größer wie die gleiche Region aller anderen Mammalier. Man darf also ganz allgemein behaupten, daß bei Hapale ein starkes Überwiegen der Occipitalrinde an Flächenentwicklung besteht.

Die Gliederung in segmentförmige Einzelfelder hebt sich auf den Fig. 96 und 97 sehr deutlich ab. Die Hauptregion läßt so schematisch, wie bei keinem anderen Tiere, drei den ganzen Hemisphärenumfang umspannende koronale Strukturbezirke abgrenzen.

Feld 17 — *Area striata* — ist das hinterste koronaartige Segment und bildet zugleich die kaudale Endkalotte der Hemisphärenoberfläche. Es ist das größte Feld bei Hapale und umfaßt annähernd ein Zehntel der ganzen Rindenfläche dieser Tiere. (Typus siehe Figur 70.)

Feld 18 — *Area occipitalis* — umzieht die Area striata im Kreise von vorn her und bildet ebenfalls einen gürtelartig geschlossenen Bezirk, der aber durchweg eine recht geringe Breite hat.

Feld 19 — *Area praeoccipitalis* — ist durchschnittlich etwas breiter wie die letztere und umfaßt diese gleichfalls gürtelförmig von vorn sowohl an der medialen wie lateralen Seite. Als völlig geschlossene Korona läßt sich jedoch das Feld hier nicht auffassen, da auf der Medianseite am vorderen Ende des Sulcus calcarinus der sichere Nachweis der Kontinuität des Typus nicht zu führen ist. Jedenfalls ist sowohl die Area 19 wie die Area 18 hier räumlich stark eingeengt und daher stellenweise kaum erkennbar.

Die Regio cingularis

bietet etwas andere Verhältnisse wie bei den Cercopithecinen. An der Hirnkarte ist außer den Feldern 23 und 24 — *Area cingularis posterior* und *anterior* — noch ein Feld 25 vor dem Balkenknie abgegrenzt, welches das sichere Homologon der Area 25 niederer Säuger darstellt und als *Area subgenualis* zu bezeichnen ist; auch kann von der vorderen Hälfte des Feldes 24 ein Feld 32 als besonderer tektonischer Bezirk umschrieben werden, dessen Homologie mit Feld 32 der nächsthöheren Affen jedoch zweifelhaft ist.

Regio retrosplenialis.

Sie zeigt die bei den Cercopithecinen kaum angedeutete Differenzierung in verschiedene Typen deutlicher, so daß eine gewisse topische Sonderung berechtigt erscheint. Im Schema sind daher innerhalb der an sich äußerst schmalen retrosplenialen Zone zwei getrennte Felder angegeben (26 und 30), die jedoch schon im Hinblick auf die räumliche Enge eine scharfe Umgrenzung nur schwer zulassen. Erst bei Prosimiern, wo die Region eine größere Fläche behauptet, beginnt auch die örtliche Differenzierung der drei Felder noch schärfer hervorzutreten als selbst beim Menschen.

In der Regio hippocampica

finden sich die *Area praesubicularis* (Feld 27), die *Area perirhinalis* und die *Area entorhinalis* (Feld 28) in typischer Weise wieder (Fig. 24). Außerdem konnte ich ein Feld 48 (Area retrosubicularis) unterscheiden, dessen Homologie noch Schwierigkeiten macht.

III. Die Halbaffen (Lemuridae). (Fig. 98 und 99.)

Die Oberflächentopographie der Halbaffen, speziell der Lemuren, zeigt viele Analogien mit derjenigen der niederen Affen. In den Grundzügen stellt sie geradezu eine Kopie der letzteren dar und nur in Einzelheiten, was Größe und spezielle Topik mancher Felder anlangt, bestehen Abweichungen. Auffallend ist die äußere Ähnlichkeit der Hirnkarte mit derjenigen von Hapale. Die erste Oberflächenkarte der Lemurenrinde wurde bereits dem VI. Beitrage (1907) beigegeben. Eine genauere topographische Beschreibung der Einzelfelder und ihrer Beziehungen zu den Furchen findet sich in meinem VII. Beitrag zur histologischen Lokalisation (1908). Ich schließe mich im folgenden eng daran an.

Seit Veröffentlichung jenes ersten Schemas ist eine Abhandlung von Mott und Kelley erschienen, welche sich ebenfalls mit der lokalisatorischen Oberflächengliederung des Gehirns der Halbaffen auf Grund des Rindenbaues beschäftigt. Die Verfasser heben selbst hervor, daß in der Hauptsache nur geringe Unterschiede zwischen ihren und meinen Resultaten bestünden, abgesehen davon, daß mein Oberflächenschema eine größere Anzahl von Einzelfeldern („subdivisions") aufweise[1]). Bei näherer kritischer Vergleichung der beiden Gliederungen ergeben sich indessen doch Abweichungen, welche nicht unerheblich sind; insbesondere haben Mott und Kelley es unterlassen, eine genauere Abgrenzung der Felder gegeneinander vorzunehmen; sie lassen in ihrem Diagramm allenthalben Zwischenzonen (intermediate areas) zwischen den Hauptareae offen, da, wie sie angeben, die Struktur und Ausdehnung der Grenzgebiete zu unbestimmt seien, um eine exakte Abgrenzung zuzulassen. Diese

[1]) F. W. Mott and A. M. Kelley, Complete survey of the Cell Lamination of the Cerebral Cortex of the Lemur. — Proceed. of the Royal Society B, Vol. 80, 1908.

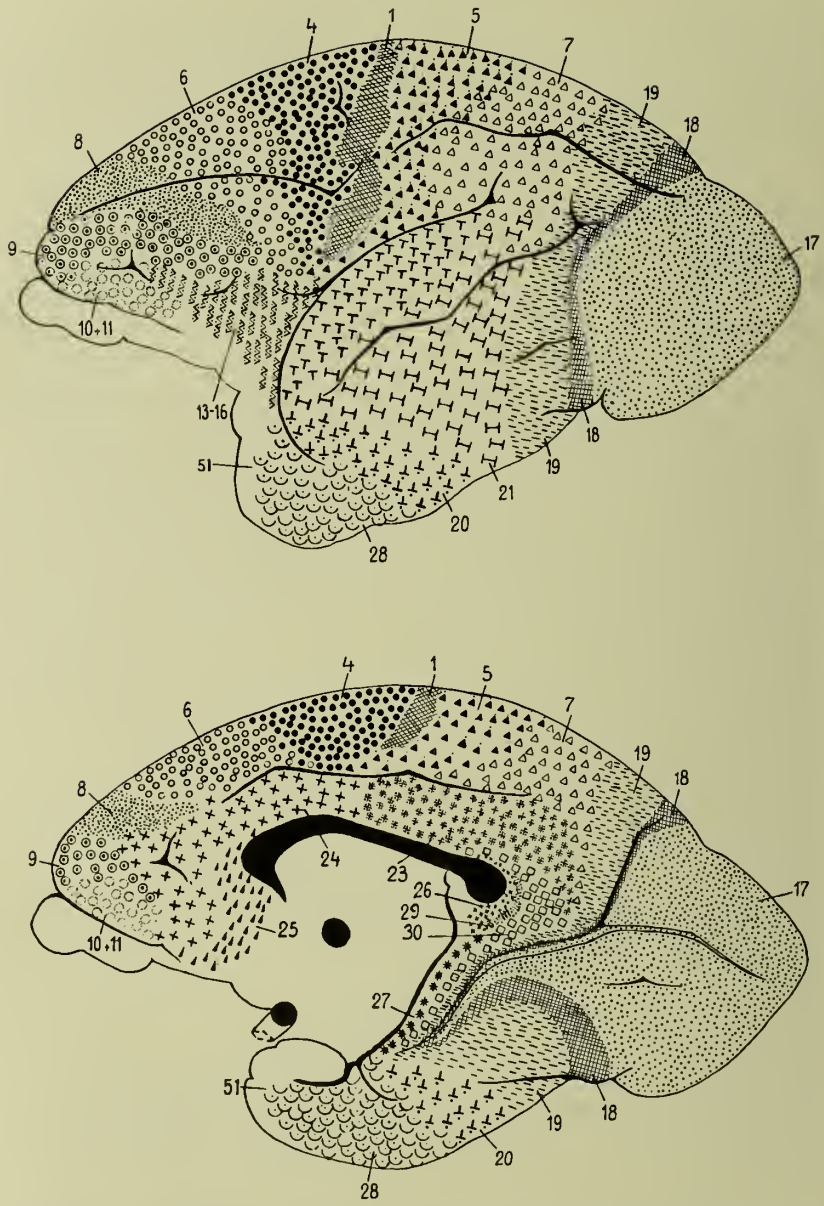
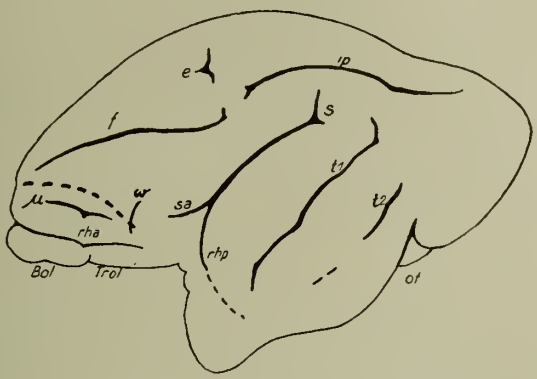


Fig. 98 und 99. Die Rindenfelderung bei den Lemuren. 2 : 1.
(Aus der VII. Mitteilung unverändert übernommen, Feld 35 = Area perirhinalis fehlt daher.)

Tatsache ist nur bedingt richtig und soweit von mir selbst überall anerkannt worden; gleichwohl ist es möglich, die Einzelfelder im Schema distinkt gegeneinander abzutrennen, und ich hielt es auch für nötig, schon um einen Vergleich mit anderen Tieren zu ermöglichen, vor allem aber auch, um die so wichtigen Beziehungen der Felder zu den Furchen anzudeuten. Mott und Kelley unterscheiden daher nur acht resp. neun Areae, während meine Hirnkarte 23 umschriebene Einzelfelder aufweist.

Die cytoarchitektonischen Hauptregionen bei Lemur sind die gleichen, wie oben beschrieben, nur in ihrer relativen Größe und ihrer gegenseitigen Anordnung bestehen Variationen. Die Furchen ergeben sich aus Fig. 100 und 101.



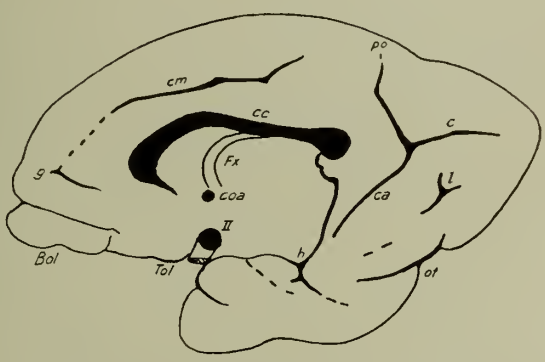


Fig. 100 und 101. Die Furchen des Lemurgehirnes.

Regio postcentralis.

Gleich den lissencephalen Affen (Hapale) wird auch bei den Lemuriden — und dasselbe gilt, soviel ich sehe, für andere Prosimierfamilien — die postzentrale Hauptregion nur durch ein einziges Feld, die *Area postcentralis communis* (1), gebildet. Dieses Feld stellt, wie in der VII. Mitteilung an der Hand von Mikrophotographien eingehend dargelegt wurde, eine Vereinigung der bei den Cercopitheciden im Gyrus centralis posterior vorhandenen Areae 1—3 dar. Seine Lage und äußere Form stimmt mit der jener drei Felder zusammengenommen weitgehend überein. Es grenzt hier wie dort vorn an

Typus 4, hinten an Typus 5 und nimmt eine bandförmige, medial- und lateralwärts über die dorsale Mantelkante hängende Zone ein, deren weitaus größerer Anteil auf der lateralen Fläche liegt. Seine Gestalt ist nicht ganz regelmäßig; im großen ganzen einen von oben nach unten ziehenden schmalen Streifen bildend, erfährt es in der Mitte, dort wo die Furchen ip und f sich einander nähern, eine stärkere räumliche Einengung, darüber und darunter eine gewisse Ausbuchtung. Sein ventrales Ende liegt auf der Konvexität nahe der Furche s, auf die Medialfläche dagegen greift es nur wenig über, reicht nicht bis an den Sulcus callosomarginalis und wird von Area 4 und 5 stark eingeengt. Von Wichtigkeit ist es, zu beachten, daß seine orale Grenze nicht mit der Furche e zusammenfällt, sondern beträchtlich hinter ihr liegt. Sehr groß ist die Übereinstimmung in der Gesamtkonfiguration mit dem homologen Feld 1 von Hapale (Fig. 96 und 97).

Was Mott und Kelley als „postcentral area" abgrenzen, deckt sich nicht mit unserer Area postcentralis, sondern umfaßt außer dieser auch die Area praeparietalis (5) und die Area parietalis (7) meines Schemas.

Regio praecentralis.

Die Übereinstimmung in Lage und Gestalt mit der gleichnamigen Hauptregion vom Menschen und Affen ist eine sehr weitgehende, nur in der relativen Größe hat eine weitere Verschiebung stattgefunden, insofern, als sie sich auf Kosten des übrigen Stirnhirns, d. h. der frontalen Hauptregion, noch mehr vergrößert hat, als bei den Affen; sie macht bei Lemur beträchtlich mehr als die Hälfte der ganzen Stirnhirnfläche aus, nämlich nahezu zwei Drittel auf der Konvexität, während sie dort nur die Hälfte bis drei Fünftel der ganzen Frontalrinde umfaßt.

Sie besteht aus den beiden Areae 4 und 6. (Typus 4 siehe Fig. 45 u. 60.)

Feld 4 — *Area gigantopyramidalis* — gleicht sehr dem homologen Felde der Hapaliden. Es ist an der Mantelkante am breitesten, verengt sich nach unten zu rasch, erfährt aber dann am Sulcus frontalis principalis nochmals eine deutliche Verbreiterung, indem der Typus in der Tiefe dieser Furche sowohl oral- als kaudalwärts sich mehr ausdehnt; ventral von f bildet sie einen mehr und mehr schmäler werdenden, schräg nach hinten unten gegen den Sulcus sylvius (s) hinziehenden Streifen. Im ganzen bildet sie also ebenfalls ein keilförmiges Feld, dessen Basis oben liegt und deren Spitze nach unten zeigt. An der Medianfläche verschmälert sich die Area gegen den Sulcus callosomarginalis hin, reicht bis an den dorsalen Rand dieser Furche und verschmilzt mit dem mediooralsten Zwickel der Area 5. Das gleiche findet am lateroventralen Ende der Area in der Nähe der Furche s statt. Die Furche e liegt größtenteils innerhalb der Area und bildet nicht deren kaudale Grenze. Damit ist nochmals festgestellt, daß die Furche e der Prosimier zur Area gigantopyramidalis eine andere Lage einnimmt als der Sulcus centralis der Primaten; dieser ist die hintere Grenzfurche der Area 4, während jene innerhalb der Area 4 liegt. Es besteht daher auch keine Homologie zwischen den die Furche e der Prosimier bildenden Rindenabschnitten und den den Sulcus centralis be-

grenzenden Gyri centrales der Primaten, da die entsprechenden Bezirke ihrem morphologischen Baue nach gänzlich verschieden sind.

Die Furche f wird in ihrem hinteren Drittel von der Area 4 rings umschlossen, nur das kurze aufsteigende Endstück macht eine Ausnahme, indem nur die orodorsale Lippe dieser Area ganz angehört, während die kaudoventrale Lippe teilweise in das Feld 1 fällt. Dieser aufsteigende Endast der Furche f bildet demnach eine Strecke weit die Grenze zwischen Area 4 und Area 1, er könnte daher mit mehr Recht, wie die Furche e (= Ziehens), als Homologfurche des Sulcus centralis der Primaten bezeichnet werden.

Feld 6 — *Area frontalis agranularis.*

Gleich der vorigen liegt die Area 6 zum größeren Teil auf der lateralen, zum kleineren auf der medialen Fläche. Sie hat ihre größte Breite am oberen Hemisphärenrande und erstreckt sich auf der Konvexität als umgekehrt keilförmiger Bezirk über das mittlere Drittel des Sulcus frontalis (f) ventralwärts bis fast zum Sulcus sylvius (s). Hier grenzt sie an Feld 4 und 5 und ist namentlich gegen das erstere wenig scharf abgesetzt. Auf der Medialfläche nimmt sie einen ähnlichen Bezirk ein wie die vorigen und reicht bis an den Sulcus callosomarginalis; an der oberen Lippe dieser Furche ist keine ganz scharfe Trennung von Area 4 vorhanden.

Die Flächenausdehnung des Feldes 6 ist im Verhältnis zur Area 4 noch kleiner als bei den Affen. Wir konstatieren also, daß die relative Größe der Felder 4 und 6 vom Menschen abwärts sich allmählich zugunsten des ersteren verschiebt. Die Area gigantopyramidalis (4) überragt an Größe mehr und mehr die Area frontalis agranularis (6). Gleichwohl ist Feld 6 strukturell auch bei Lemur unbedingt von Feld 4 zu trennen, da es echte Betzsche Riesenpyramiden nicht besitzt. Das Gemeinsame der beiden Typen ist nur das Fehlen der Lamina granularis interna oder der IV. Schicht.

Mott und Kelley haben offenbar diesen wesentlichen Unterschied der beiden benachbarten Strukturzonen übersehen; sie erkennen nur eine *„motor area"*, das Homologon meiner Area 4, an und lassen diese durch eine indifferente (!) Zwischenzone allmählich in die Formation des Frontalpoles, ihre „frontal area", übergehen. Der ganze Stirnlappen zerfällt also nach ihnen nur in zwei eigentliche Areae. Dagegen zerlegen sie die „motor area", wie mir scheint, ohne zureichende Begründung, von oben nach unten nochmals in zwei Unterfelder, ein „Motor A", „Motor B", von denen das letztere ventral vom Sulcus frontalis liegen und eine deutliche Körnerschicht besitzen soll. Die letztere Angabe halte ich für irrtümlich. Ebenso beruht es zweifellos auf einem Irrtum, wenn M. und K. behaupten, daß die „motor area" (Feld 4) kaudalwärts sich ohne bestimmte Grenze in die „postcentral area" auflöse. Wie ich im I. Abschnitt überzeugend gezeigt zu haben glaube, wird die Grenze dieser beiden völlig gegensätzlichen Strukturbezirke bei allen Tieren durch das plötzliche Auftreten einer inneren Körnerschicht gebildet, wodurch ein scharfer Übergang entsteht. Die größere Ausdehnung der „motor area" bei Mott und Kelley erklärt sich durch diese Unklarheit der topographischen Abgrenzung.

Regio frontalis.

Sie beträgt bei den Lemuren nur etwa ein Drittel der ganzen Stirnhirnfläche, während sie bei Cercopithecinen annähernd die Hälfte ausmacht. Mit Sicherheit lassen sich drei differente Bezirke unterscheiden, doch ist deren Abgrenzung gegeneinander durchweg eine recht unbestimmte. Die Homologie mit den Feldern gleicher Nummer bei den Affen ist im einzelnen unsicher.

Feld 8 — *Area frontalis granularis* — hat an der Konvexität die Gestalt eines liegenden Keiles mit der breiten Basis nach vorn oben; die Spitze reicht weit kaudalwärts, nahezu bis an den Sulcus sylvius (s) heran. Ein großer Teil der Area liegt innerhalb des Sulcus frontalis (f). Das vordere Ende dieser Furche wird ganz von ihr eingenommen, während es bei den Affen gerade das hinterste Ende der Furche ist, um das sich die Area 8 ausdehnt. Medial umfaßt das Feld nur einen schmalen Bezirk nach vorne vom Sulcus callosomarginalis.

Feld 9 — *Area praefrontalis* — nimmt die eigentliche Frontalspitze ein und ist von weit geringerer Ausdehnung als bei den Affen.

Feld 10 und 11 — *Area orbitalis.* Diese beiden bei Cercopithecus wohl unterscheidbaren Typen 10 und 11 mußten bei den Halbaffen zu einem Typus zusammengefaßt werden, da sie sich hier weder tektonisch noch lokalisatorisch mit hinreichender Sicherheit in zwei besondere Formationen trennen ließen. Größere Ähnlichkeit besteht vielleicht mit Typus 10 der Cercopithecinae. Die Area orbitalis (10) umfaßt also dasjenige Gebiet, das bei den niederen Affen von 10 und 11 eingenommen wird und dort in der Hauptsache dem Gyrus orbitalis internus und externus angehört. Sie nimmt auf unserem Schema einen verhältnismäßig kleinen Raum, vorwiegend an der orbitalen, stark eingezogenen Fläche, ein.

Ein der Area 12 der Affen entsprechendes Rindenfeld läßt sich bei den Halbaffen nicht mit Sicherheit nachweisen.

Regio insularis.

Während bei den Primaten die eigentliche Inselrinde in der Tiefe der Inselwindungen liegt, ganz durch die Opercula bedeckt ist und daher in die Oberflächenschemata der Cercopithecinae und des Menschen nicht eingezeichnet ist, erstrecken sich die Inseltypen bei den Lemuriden über einen größeren Bezirk der freiliegenden Hemisphärenoberfläche. Wie schon oben ausgeführt ist, werden aus Gründen der Übersichtlichkeit und, da die Abgrenzung und Homologisierung noch Schwierigkeiten macht, die verschiedenen insulären Strukturtypen vorläufig nur als einheitliche Region abgehandelt. Diese (Feld 13—16) besitzt, wie Fig. 98 zeigt, eine ziemlich beträchtliche Ausdehnung. Sie nimmt den Raum zwischen dem unteren Ende des Sulcus sylvius (s) und dem Sulcus rhinalis anterior (rha) ein und erstreckt sich nach vorn, ohne eine ganz scharfe Abgrenzung zu ermöglichen, bis zum Sulcus orbitalis. Dorsalwärts geht das Feld teilweise über die Furche sa hinaus, ebenso überschreitet es nach hinten stellenweise den Fundus des Sulcus sylvius. Die Furche ω liegt innerhalb des Inselfeldes.

Regio parietalis

umfaßt einen relativ größeren Anteil der freien Hemisphärenoberfläche als bei Cercopithecus. Ihre Abgrenzung gegen die Nachbarzonen begegnet, da die histologische Differenzierung weniger distinkt ist, größeren Schwierigkeiten. Auch die beiden Areae 5 und 7, aus denen sie sich zusammensetzt, sind minder genau zu umgrenzen, besonders den temporalen und occipitalen Typen gegenüber. (Figur 23.)

Feld 5 — *Area praeparietalis* — bildet ein ebenfalls mit seiner breiten Basis der Hemisphärenkante aufliegendes keilförmiges Feld von ähnlicher Gestalt wie Area 4. Auf der Konvexität reicht das Feld mit seiner Spitze oroventralwärts bis auf die dorsale Lippe von s und stößt teilweise an das untere Ende von Area 4, teilweise an Area 6. Dadurch kommt hier ein Mischgebiet zustande, in welchem die Grenzen vielfach fließende sind. Ähnlich ist es auf der Medialfläche, wo der Typus bis an den Sulcus callosomarginalis grenzt und dort mit Area 4 und 6 räumlich verschmilzt. Die Keilform des Feldes auf der lateralen Konvexität wird dadurch etwas abgeändert, daß in der Umgebung der Furche ip seine Grenzen sich nach vorn und hinten erweitern. Das Schema kann dies nur andeutungsweise zum Ausdruck bringen.

Beachtenswert ist ein nicht unwesentlicher Unterschied in der äußeren Lage dieser Area von dem homologen Felde der niederen Affen. Bei den Affen (Fig. 90) reicht Feld 5 nur bis an das ventrale Ende des Sulcus intraparietalis (ip), und es bleibt ein großer Abstand vom Sulcus sylvius (s); bei den Lemuren dagegen (Fig. 98) sehen wir, daß unsere Area 5 ventralwärts das orale Ende der Furche ip beträchtlich überschreitet und sich bis nahe an die Furche s heran erstreckt. Aus den in der VII. Mitteilung abgebildeten Schnittflächendiagrammen (Fig. 11—15) ist ersichtlich, daß der Typus 5 sogar in ziemlich großem Umfang auf die Tiefenrinde dieser Furche übergeht. Dies zeigt, daß das bei den Affen rein dorsal vom Sulcus intraparietalis (ip) gelegene Gebiet, welches dem oberen Scheitelläppchen — wenigstens in seinem vorderen Teile — entsprechen dürfte, bei den Prosimiern sich auch auf die ventral von der Furche ip gelegene Rinde ausdehnt und bis zur Furche s herabreicht. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die als Sulcus intraparietalis (ip) bezeichneten Furchen der Prosimier und Primaten trotz ihrer ähnlichen äußeren Lage nicht homolog sind, da sie in morphologisch gänzlich verschiedenen Gebieten liegen.

Feld 7 — *Area parietalis* — nimmt an der freien Oberfläche der Hemisphäre einen viel größeren Bezirk ein als das homologe Feld der niederen Affen. Aus Fig. 90 kann man entnehmen, daß beim Affen Feld 7 an der lateralen Fläche in der Nähe der Mantelkante stark eingeengt ist, indem Feld 5 weiter nach hinten ausgreift und außerdem ein Teil des Areals von Typus 7 der Tiefenrinde der Incisura parietooccipitalis (po) angehört. Bei den Halbaffen (Fig. 98) fehlt diese Furche, die Area 7 breitet sich daher an der Oberfläche mehr aus. Ventralwärts verbreitert sich die Area

sowohl an der Innen- wie Außenfläche; sie umgreift an der Konvexität das dorsale Ende der Furche s, an der Medialfläche überschreitet sie das hintere Ende des Sulcus callosomarginalis und zieht als schmaler Zipfel ziemlich weit nach hinten unten gegen den Isthmus gyri cinguli.

Mott und Kelley fassen den ganzen Parietallappen zu einem Felde, ihrer *„postcentral area"*, zusammen; zu weiteren Differenzierungen sind sie nicht gekommen.

Regio occipitalis.

Der Umfang der occipitalen Hauptregion ist ebenso wie bei den Affen auch bei den Halbaffen relativ groß. Strukturell gliedert sie sich in die drei Einzelfelder 17, 18 und 19, welche sich allerdings nicht so auffallend mit ihren Grenzen gegeneinander abheben, wie dort. Wenn man die Differenzen aber an anderen Gehirnen gesehen hat, gelingt es ohne Mühe, auch bei Lemur sie wieder aufzufinden. (Figur 72.)

Motts und Kelleys Schema enthält nur ein einziges occipitales Feld, ihre *„visual area"*, die ganze übrige Rindenfläche fassen sie als ein intermediäres Strukturgebiet ohne bestimmte topische Gliederung auf, geben aber zu, daß in diesem Bezirk wahrscheinlich die Homologa für die *„parietal* und *visuopsychic area"* der Anthropoiden von Campbell (Feld 7, 18 und 19 von mir) ebenfalls mit eingeschlossen seien[1]). Zuzugeben ist, daß die Übergänge unserer Felder in die temporalen und parietalen Typen wenig markante und undeutlicher als bei den Cercopithecinen sind, gleichwohl ist aus histologischen Gründen an ihrer Trennung festzuhalten.

Feld 17 — (Calcarinatypus) *Area striata.* — Die Area stellt wie bei den niederen Affen die kaudale Endkalotte der Hemisphäre dar. Ihr Ausbreitungsbezirk liegt aber im Gegensatz zu den niederen Affen (außer den Hapaliden) zur größeren Hälfte auf der Medialfläche. Während bei den Primaten (außer Hapale) die Area striata sich schon am Occipitalpol auf die nähere Umgebung des Sulcus calcarinus einschränkt, teilweise sogar, wie bei manchen niederen gyrencephalen Affen, z. B. Cercopithecus, Lagothrix, fast ganz auf die Tiefenrinde dieser Furche beschränkt bleibt und nur einen verschwindenden Teil des Gyrus cunei und lingualis einnimmt, gehört bei den von mir untersuchten Prosimiern (Lemur, Propithecus, Pterodicticus, Nycticebus) ein sehr ausgedehnter Bezirk der Medianfläche, die ganze Oberfläche sowohl des Cuneus wie des Gyrus lingualis, zum Bereich dieser Area.

In ihrem topischen Gesamtverhalten zum Sulcus calcarinus gleicht die Area striata der Lemuriden also mehr demjenigen der Anthropoiden und des Menschen als dem der Cercopithecinae. Die größte Übereinstimmung zeigt die Area mit den Hapaliden, wo sie medial ebenfalls einen großen Teil der freien Oberfläche zu beiden Seiten des Sulcus calcarinus einnimmt und erst weit vorn in der Tiefe der

[1]) „The cortex of this region thus seemes to be intermediate in structure — as it is in position — to the postcentral, temporal and visual types" (S. 495).

Furche versinkt. Man vergleiche hierzu Fig. 96 u. 97, welche die Ausdehnung der Area striata bei Hapale darstellen, ferner Nycticebus unten.

An dem vorderen Hauptaste des Sulcus calcarinus (c) zieht die Area sehr weit nach vorn. Sie geht aber nach der Vereinigung dieser Furche mit dem Sulcus parietooccipitalis (po) nicht mehr auf deren dorsale Oberflächenrinde über, sondern liegt in der Hauptsache ventral von ihr auf dem Gyrus lingualis. Dabei ist es aber von Wichtigkeit zu beachten, daß die Furche c nicht durchgehends die genaue orale Grenze der Area striata bildet. Teils greift nämlich die Area über den Fundus der Furche dorsalwärts etwas hinaus, teils reicht sie nicht ganz bis zu ihm, sondern liegt noch auf der ventralen Lippe von c[1]). An Markscheidenpräparaten tritt dieses Verhalten schon makroskopisch deutlich hervor. Die Beziehung der Area striata zum oralsten Teile der Fissura calcarina ist demgemäß keine absolut gesetzmäßige und gleichbleibende, sondern bei den verschiedenen Gattungen und Arten sowohl, wie auch individuell recht variabel.

Feld 18 — *Area occipitalis.* — Ihrer äußeren Gestalt und Lage nach bildet die Area ein ganz ähnliches Rindenfeld, wie es bei den niederen Affen beschrieben wurde. Sie stellt ebenfalls einen koronalen, die Hemisphäre reifenförmig umspannenden Bezirk dar und bildet in ganzer Ausdehnung die orale Grenze der Area striata, also eine Art Umrahmung dieses Feldes. Die kaudale Grenzlinie ist durchgehends scharf markiert durch plötzliche Spaltung der Lamina granularis interna beim Übergang in den Calcarinatypus. Wenig deutlich dagegen grenzt sie sich gegen die oralwärts von ihr gelegene Area praeoccipitalis (Typus 19) ab.

Dieses koronale Feld 18 ist bedeutend schmäler und von regelmäßigerer Form als bei den niederen Affen. Auf der Medialfläche ist es außerordentlich eingeengt und nimmt im Sulcus parietooccipitalis (po) und im vorderen Ast des Sulcus calcarinus einen so schmalen Rindenstreifen ein, daß der Nachweis des Typus auf der Schnittfläche oft schwer wird. Durch Verfolgen der Schnittserie läßt sich jedoch ein räumlicher Zusammenhang auch innerhalb dieser Furche herstellen und es wurde daher auch im Schema, wie bei den Affen, ein ringförmig geschlossenes Feld, das an der Medialfläche um das oralste Ende der Area herumzieht, eingezeichnet. An der lateralen Konvexität ist die Area breiter und bildet ein ziemlich gleichmäßig breites Band.

Feld 19 — *Area praeoccipitalis* — stimmt in Form und topischer Ausbreitung weitgehend mit der Area occipitalis überein. Sie bildet ein koronales Feld, das sich oral um die Area occipitalis herumschlingt, wie diese um die Area striata. Auf der lateralen Fläche ist sie breiter, auf der medialen, besonders am vorderen Ende des Sulcus calcarinus, sehr schmal; an der dorsalen und ventralen Hemisphärenkante erfährt sie eine Ausbuchtung. Ihre Gesamtflächenausdehnung ist etwas größer als die der Area occipitalis, dagegen verhältnismäßig kleiner als das homologe Rindenfeld der niederen Affen.

---

[1]) Vgl. hierzu Fig. 125—128 der V. Mitteilung (Bd. VI, S. 332 des Journal f. Psycholog. u. Neurolog.) und Fig. 19—26 der VII. Mitteilung (ibidem, Band X, S. 311).

Die Regio temporalis

ist relativ beträchtlich kleiner als bei den Affen oder gar beim Menschen. Sie grenzt sich nur nach vorn und unten, also gegen die Regio insularis (13—16) und die Regio hippocampica (Feld 28), deutlich ab, bildet dagegen dorsal- und kaudalwärts fließende Übergangszonen mit der occipitalen und parietalen Rinde. Ich unterscheide 3 Typen. Mott und Kelley haben dagegen im Temporallappen nur ein Feld, ihre „temporal area".

Feld 20 — *Area temporalis inferior.* — Da bei den Halbaffen der Sulcus temporalis medius (t_2) nicht so ausgeprägt ist, wie bei den Affen, und erheblich variiert, sind die Grenzen dieser Area äußerlich unbestimmtere, nur an der lateralen Fläche wird sie vorn auf eine kurze Strecke vom Sulcus rhinalis posterior (rhp) begrenzt. Sie liegt also im wesentlichen nach außen bzw. hinten oben vom Sulcus rhinalis posterior und bildet das dorsale Nachbarfeld der Area entorhinalis (28) bzw. perirhinalis (35), welche nach innen bzw. unten von dieser Furche liegt. Kaudalwärts geht sie in die Area 21, bzw. an der Medialfläche in die Area 19 über. Nach innen erstreckt sie sich als ein schmaler Rindenstreifen bis nahe an den Sulcus hippocampi heran.

Feld 21 — *Area temporalis media* — ist topisch nur unbestimmt lokalisierbar, da ihre tektonische Abgrenzung namentlich dorsal- und kaudalwärts ganz unscharf ist. Sie geht nach oben gegen den Lobus parietalis ohne sichere Grenze in die Area parietalis (Typus 7) und nach hinten ebenso fließend in die Area praeoccipitalis (Typus 19) über. Oralwärts überschreitet sie den Sulcus temporalis superior und nimmt noch annähernd das ventrale Drittel des Gyrus temporalis superior ein.

Feld 22 — *Area temporalis superior.* — Ihre Lage deckt sich nicht ganz mit dem Gyrus temporalis superior, d. h. dem zwischen Sulcus sylvius und Sulcus temporalis superior gelegenen Rindengebiet; sie beschränkt sich vielmehr in der Hauptsache auf die dorsalen zwei Drittel dieser Windung, während das ventrale Drittel, wie bereits ausgeführt, der Area temporalis medialis angehört. Es liegt darin ein Gegensatz zu dem Verhalten bei den Cercopithecinen, wo die Area 22 ziemlich den ganzen Gyrus temporalis superior einnimmt.

Regio cingularis

hat nach Lage und Gliederung in Einzelfelder größere Ähnlichkeit mit der gleichnamigen Region der Hapaliden, als mit der der Cercopithecinen. Dorsalwärts ist sie durch das Vorhandensein eines Sulcus callosomarginalis deutlicher gegen die Areae der lateralen Fläche abgegrenzt. Man kann leicht drei Einzelareae unterscheiden, von denen das kaudale Feld 23 *„granulär"* ist, d. h. eine innere Körnerschicht besitzt, während die Felder 24 und 25 der oralen Hälfte des Gyrus cinguli *„agranulär"* sind. Die Grenze zwischen den beiden verschiedenen Formationen liegt, wie beim Affen, annähernd in einer Linie, welche als Verlängerung der Grenzlinie zwischen Area gigantopyramidalis (4) und Area postcentralis (1) gedacht werden kann. Sie ist verhältnismäßig scharf, da das Verschwinden der inneren Körnerschicht ein

ziemlich plötzliches ist. Wie bei den Primaten setzt sich demnach auch bei den Prosimiern die durch die Trennungslinie von Area praecentralis (gigantopyramidalis) und Area postcentralis gebildete scharfe Grenze zwischen einem „körnerlosen" vorderen und einem „körnerhaltigen" hinteren Hemisphärenabschnitt, welche bei den meisten Affen mit dem Sulcus centralis zusammenfällt, auf der Medianfläche über den Sulcus callosomarginalis hinaus auf den Gyrus cinguli fort und teilt diese Windung ebenfalls in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Das Vorkommen einer solchen den Prosimiern und Primaten gemeinsamen Grenzlinie, welche in dem Verschwinden einer ganzen Zellschicht begründet ist, scheint mir um so bedeutungsvoller, als sie ganz unabhängig von jeder Furchenentwicklung ist, sich auch über die Inselformation hinweg bis zur Großhirnbasis erstreckt und demnach den ganzen Hemisphärenumfang umspannt.

Mott und Kelley fassen den ganzen Gyrus cinguli, einschließlich des Isthmus, zu einem Felde ihrer „limbic area" zusammen. Auch das retrospleniale Gebiet trennen sie nicht von dieser ab.

Feld 23 — *Area cingularis posterior.* — Das Rindenfeld nimmt im großen ganzen die kaudale Hälfte des Gyrus cinguli ein mit Ausnahme des im kaudalsten Abschnitte des Sulcus corporis callosi versteckten Rindenanteils dieser Windung, welcher dem Typus 26 (Area ectosplenialis) angehört. Die dorsale Grenze wird durch den Sulcus callosomarginalis (cm) in der ganzen Längsausdehnung des Feldes außer am hintersten Ende gebildet; die ventrale Grenze stellt der Sulcus corporis callosi dar, und zwar annähernd mit dem dorsalen Angulus seiner Rinde. (Auf der Fig. 23/29, Tafel 7 meiner VII. Mitteilung, ist der Übergang der Area cingularis posterior in die ventral angrenzende Area retrolimbica agranularis abgebildet. Er ist durch das Aufhören der Lamina granularis interna scharf markiert.)

Kaudalwärts überschreitet die Area das hintere Ende des Sulcus callosomarginalis und geht bis nahe an den Sulcus parietooccipitalis (po) heran, von diesem nur durch einen schmalen, der Area occipitalis und praeoccipitalis, teilweise auch der Area parietalis (Typus 18, 19 und 7) angehörenden Rindensaum getrennt. Die Grenzen gegen die letztgenannten Typen sind nicht sehr scharfe; namentlich im Niveau des Balkenspleniums, unter das die Area limbica posterior mit einem spitzen Zipfel herabreicht, wird durch die verschiedenen hier zusammenstoßenden, recht schmalen Felder eine lokalisatorisch nicht immer leicht zu entwirrende Mischzone gebildet. Nach vorn reicht die Area bis ungefähr in die Mitte des Gyrus cinguli und geht etwa dort, wo die Regio prae- und postcentralis zusammenstoßen, unter Verschwinden der Lamina granularis interna in die Area cingularis anterior — Typus 24 — über.

Feld 24 — *Area cingularis anterior.* — Wie die Area cingularis posterior die hintere Hälfte, so nimmt die Area cingularis anterior ungefähr die vordere Hälfte des Gyrus cinguli ein. Sie wird, wie jene, dorsal vom Sulcus callosomarginalis (cm), ventral vom Sulcus corporis callosi begrenzt. Ihre hintere

Grenze fällt mit der eben genauer besprochenen vorderen Grenze der Area 23 zusammen. Oralwärts dehnt sich das Feld um das Balkenknie herum aus, überschreitet oralwärts den Sulcus genualis etwas, zieht dann im Bogen basalwärts und erstreckt sich bis zum unteren Hemisphärenrande. Vom Balkenknie selbst wird es durch die dazwischen eingeschobene Area praegenualis getrennt.

Feld 25 — *Area praegenualis.* — Schon bei Hapale hatte ich im vorderen Abschnitt des Gyrus cinguli einen besonderen Typus 25 von der Area cingularis anterior (Typus 24) abgetrennt. Die Differenzierung ist aber dort so wenig ausgesprochen, daß eine genaue lokalisatorische Abgrenzung nur schwer durchführbar war. Bei den Halbaffen ist der Typus 25 charakteristischer differenziert und die Area daher genauer topisch zu umschreiben. Sowohl auf den Frontal- wie Horizontalserien konnte ich feststellen, daß die Area sich um das Genu corporis callosi herumschlingt, nach vorn sich nur wenig ausdehnt und unter dem Rostrum im s-förmigen Bogen ventralwärts zieht. Auf den Balkenrücken greift die Area nur minimal über.

Regio retrosplenialis.

Im Gegensatz zu den Affen besitzt diese Region bei den Halbaffen eine stärkere Entwicklung; sie nimmt eine viel größere Fläche ein und läßt sich in drei deutlich differenzierte Strukturtypen teilen, welche auch örtlich gut abgrenzbar sind. Es liegen hier Verhältnisse vor, welche sich viel ausgeprägter bereits bei den Makrochiropteren (Fig. 102 und 103) und in noch mächtigerer Entwicklung bei Rodentiern wiederfinden.

Feld 26 — *Area ectosplenialis* — umzieht als äußerst schmales Band das Balkensplenium im Bogen und geht eine kurze Strecke auf das Dorsum des Balkenkörpers selbst über. Die ventrale Grenze des Feldes liegt dicht unter dem Splenium, wo es in die Area praesubicularis (27) übergeht. Kaudalwärts überschreitet es die Rinde des Sulcus corporis callosi nicht, sondern bleibt in der Tiefe dieser Furche versteckt. Im Schema ist es auf die Oberfläche eingezeichnet. Seine hintere Grenze fällt mit der vorderen der Area retrolimbica granularis zusammen und ist nicht scharf markiert. Diese beiden Typen sind so wenig ausgedehnt und fließen bei den Halbaffen derart zusammen, daß mir ihre Trennung erst gelungen ist, nachdem ich die entsprechenden Typen bei Chiropteren, Rodentiern und manchen Ungulaten, wo sie überaus charakteristisch differenziert sind, als umfangreiche Rindenfelder nachgewiesen hatte. Bei den Affen ist, wie wir gesehen haben, sowohl die tektonische Differenzierung wie die räumliche Ausdehnung dieser Area noch verkümmerter als bei den Halbaffen.

Feld 29 — *Area retrolimbica granularis.* — Sie bildet einen sehr schmalen Saum kaudal von der Area ectosplenialis und zieht im Niveau des Spleniums halbmondförmig um diese herum. Auf die dorsale Fläche des Corpus callosum breitet sich die Area kaum aus, auch reicht sie nur wenig unter dem Splenium nach abwärts. Ihre Höhenausdehnung beträgt daher nur einige Millimeter. (Figur 41.)

Feld 30 — *Area retrolimbica agranularis* — bildet gleichfalls ein bogenförmig das hintere Balkenende umziehendes Rindenfeld von geringer Breitenausdehnung. In der Höhenausdehnung, dorsoventralwärts, nimmt die Area indessen ein größeres Gebiet ein als Area 29; sie erstreckt sich vom Balkenrücken, wo sie annähernd die ventrale Lippe des Gyrus cinguli einnimmt, über das kaudale Ende des Gyrus cinguli in den Isthmus gyri cinguli nach unten und zieht im Verlauf der Area praesubicularis bis zum oroventralen Ende des Sulcus calcarinus.

Regio hippocampica

ist gleichfalls, sowohl was Flächenausdehnung wie histologische Differenzierung anlangt, bei den Halbaffen besser entwickelt als bei den Affen. Die beiden Areae 27 und 28 sind relativ und absolut weit größer, als die entsprechenden Felder z. B. von Cercopithecus. Eine Area perirhinalis (35) läßt sich als verschwindend schmaler Streifen längs dem Sulcus rhinalis nach außen von Feld 28 abgrenzen (s. Fig. 25), fehlt aber in der Hirnkarte.

Feld 27 — *Area praesubicularis* — stellt die ventrale Fortsetzung der Area ectosplenialis dar. Ihrer Lage nach bildet sie in der Hauptsache die hintere Lippe des Sulcus hippocampi, geht aber stellenweise ein wenig auf die Oberfläche des Isthmus gyri cinguli über. (Dieser ist im Schema absichtlich verbreitert gezeichnet, um die hier sich zusammendrängenden Areae überhaupt darstellen zu können.)

Feld 28 — *Area entorhinalis* — umfaßt einen recht ansehnlichen Teil der Oberfläche, nämlich das ganze zwischen dem Sulcus rhinalis posterior und dem Sulcus hippocampi gelegene Gebiet, also den Teil, welcher bei manchen niedereren Ordnungen sich schon morphologisch als besonderer Lobus pyriformis abgegrenzt hat. Da der S. rhin. posterior bei den Lemuriden auf der Konvexität liegt, so gehört der ganze vordere untere Teil des Schläfenlappens zu dieser Area; nach hinten überschreitet sie jene Furche beträchtlich und setzt sich ohne äußerlich erkennbare Grenze gegen die Area temporalis inferior (20) ab.

(Mott und Kelley geben eine ähnliche Lokalisation ihrer *„olfactory area"*.)

Regio olfactoria.

Nach vorne von Feld 28 findet sich im Schema, auf Fig. 98 und 99, ein weißer nicht ausgezeichneter Bezirk; dieser entspricht im ganzen der **Regio olfactoria** der anderen Hirnkarten und schließt die dort getrennt dargestellten tektonischen Gebilde: Feld 51, oder *area praepyriformis Tuberculum olfactorium, Nucleus amygdalae* ein.

IV. Pteropus (Fliegender Hund). (Fig. 102 und 103.)

Bei Pteropus kommt der makrosmatische Charakter des Gehirns außer in der Ausbildung des Lobus pyriformis und der starken Entwicklung des Lobus olfactorius anterior auch in

der speziellen Rindentopographie zur Geltung. Obwohl das Prinzip der Feldergliederung das gleiche ist wie bei Affen und Halbaffen, zeigt die lokalisatorische Differenzierung mancher Bezirke doch recht erhebliche Abweichungen. Es sei nur auf die cinguläre, retrospleniale und hippocampale Hauptregion hingewiesen, ferner auf die starke Ausbildung der Regio olfactoria, welche in den bisher beschriebenen Schemata vermöge ihrer rudimentären Anlage gar nicht eingezeichnet war. Eine viel reichere Gliederung in Einzelareae als bei den höheren Ordnungen, einschließlich dem Menschen, findet sich namentlich in der *Regio cingularis*, aber auch die *Regio retrosplenialis* und die *Regio hippocampica* zeigen eine mächtigere Entfaltung und nehmen ein weites Gebiet der freien Rindenfläche ein. Dazu kommt als mächtige Fläche die *Regio olfactoria*.

Da im übrigen die bei den höheren Ordnungen eingehend besprochenen Verhältnisse sich wiederholen und da namentlich alle strukturellen Hauptgebiete wiederkehren, werde ich die Beschreibung summarischer machen. Eine detaillierte topographische Beschreibung der einzelnen Areae verlohnt sich deshalb nicht, da bei dem Fehlen fast aller Furchen[1]) jeder Anhaltspunkt für die äußere Abgrenzung fehlt; es kann sich also nur um eine kurze Darstellung der gegenseitigen Lage und der Größe der Regionen und Felder handeln. Dabei ist zu beachten, daß die Grenzen der meisten Areae in Wirklichkeit nicht so markante und lineare sind, wie es am Oberflächendiagramm aus den mehrfach erörterten Gründen gezeichnet werden mußte.

Die **Regio praecentralis** wird wie bei den Primaten und Prosimiern repräsentiert durch die beiden agranulären Areae 4 und 6. Sie liegt, wie ein Vergleich mit den anderen Hirnkarten ergibt, außerordentlich weit vorn; ihre Ausdehnung im ganzen ist namentlich an der Konvexität viel geringer als bei jenen; die beiden Einzelfelder grenzen sich unscharf gegeneinander ab und decken sich mit ihren Strukturen an den Übergangsstellen, was auch im Schema angedeutet ist. Bemerkenswert ist, daß die Area gigantopyramidalis (Feld 4) zu einem großen Teil auf der Medianfläche liegt und

[1]) Es bestehen nur auf der Medianseite der *Sulcus splenialis* und auf der Lateralseite, außer einem kurzen Sulcus rhinalis posterior, zwei kleine grubige Einziehungen, von denen manche Autoren die dorsale als Homologon des *Sulcus lateralis*, die ventrale als Fragment der *Fissura sylvii* ansehen wollen. Eine wirkliche Sylvische Furche fehlt (Fig. 102 u. 103).

sich an der dorsalen Lippe des Sulcus splenialis weit nach hinten erstreckt, ein Verhalten, das ich sonst bei keinem anderen Tiere feststellen konnte. Auf der Lateralfläche bildet sowohl Feld 4 wie Feld 6, ähnlich wie wir es bei den oben beschriebenen Tieren kennen gelernt haben, eine Art keilförmigen Bezirk, der bis zum oberen Rande der Inselregion reicht; Feld 6 dehnt sich bis zur Frontalspitze aus. Eine eigentliche Regio frontalis nach vorn von der präzentralen Hauptregion fehlt.

Die **Regio postcentralis** geht kaudalwärts aus der vorigen mit ziemlich scharfer Grenze hervor, indem ganz plötzlich wieder eine innere Körnerschicht im Rindenquerschnitt auftritt. Sie besteht nur aus einem Strukturfeld (1), welches aus früher erörterten Gründen als Ganzes den Feldern 1—3 der Primaten homolog ist. Nach hinten verliert es sich allmählich in die Area parietalis.

Fig. 102 und 103. Rindenfelderung beim fliegenden Hund (*Pteropus edwardsi*). 2 : 1.

Auch die **Regio parietalis** besteht streng genommen nur aus einem Felde (7). Man findet wohl in ihrem vorderen Teile eine etwas andere zelluläre Tektonik, wie hinten, indem dort mehr und größere Ganglienzellen in der V. Schicht vorhanden sind, entsprechend dem Verhalten der Area praeparietalis der Primaten und Prosimier. Ein gesondertes Feld 5 läßt sich jedoch nicht abtrennen, da die Strukturveränderungen von vorn nach hinten ganz allmählich vor sich gehen und man daher nie sagen kann, wo die Grenze der zwei Felder zu ziehen wäre. Das gleiche gilt übrigens auch bezüglich des Übergangs in die postzentrale Hauptregion; er ist ebenfalls ein fließender, so daß die Frage entsteht, ob es nicht richtiger wäre, den ganzen kaudal von der agranulären präzentralen Hauptregion gelegenen Bezirk als eine einheitliche Zone aufzufassen. Seine Struktur im ganzen ist eine sehr ähnliche; immerhin finden sich aber doch im vorderen

Abschnitte, also dicht hinter dem agranulären Feld 4, tektonische Merkmale, welche mehr mit Feld 1—3 der Primaten übereinstimmen und daher eine Abtrennung von der Regio parietalis rechtfertigen.

Die **Regio occipitalis** wird in der Hauptsache gebildet durch die *Area striata* — Feld 17. Diese stellt wiederum eine typische, dem Occipitalpol aufsitzende Endkalotte dar, annähernd zu gleichen Teilen auf die Innen- und Außenfläche verteilt. Innen reicht sie bis an den Sulcus splenialis, so daß diese Furche die genaue vordere Grenze bildet, während außen jede morphologische Grenze fehlt. Ihren vorderen Rand nimmt im ganzen Umfange lateral und medial ein etwas abweichend gebauter, bandförmiger Streifen ein, der genau wie die *Area occipitalis* und *praeoccipitalis* der Primaten als koronales Feld die ganze Hemisphäre umspannt. Im Hinblick auf diese Übereinstimmung der Lage dürfte es wohl berechtigt sein, das Feld als Homologon der Area occipitalis — Feld 18 (und 19) — der Primaten zu bezeichnen. Die Area striata (17) ist bei weitem das größte Rindenfeld von Pteropus.

Von der **Regio insularis** ist in erster Linie zu bemerken, daß sie ganz an der freien Oberfläche liegt und einen relativ viel größeren Teil der Rindenfläche einnimmt als bei den vorbeschriebenen höheren Ordnungen. Sie umfaßt unmittelbar über dem Lobus olfactorius sc. dem Lobus pyriformis ein sehr ausgedehntes Gebiet, das nach vorn bis in die Nähe des Frontalpoles sich erstreckt. Hinten schiebt sie sich unter die Regio temporalis weit kaudalwärts.

Die das Gesamtgebiet konstituierenden Einzelareae sind in der Hirnkarte nicht getrennt dargestellt; es verdient aber besondere Erwähnung, daß auch bei Pteropus die Inselregion in zwei Subregionen zerfällt, eine kaudale granuläre und eine orale agranuläre.

Wenig markant ist die **Regio temporalis** (Feld 20, 21, 22 und 35) bei Pteropus ausgeprägt. Sie läßt wohl eine strenge örtliche Scheidung von der insulären und der hippocampalen Hauptregion zu, aber gegen die parietale und occipitale Rinde sind die Grenzen keine scharf bestimmten. Auch bezüglich der Einzelfelder ist nur eine ungefähre und fließende Abgrenzung möglich, abgesehen von dem ventralen, dicht über dem Sulcus rhinalis posterior gelegenen heterogenetischen Felde 35, von dem es aber noch zweifelhaft ist, ob es nicht richtiger zu den Formationen des Lobus pyriformis zu rechnen wäre, zumal es bei anderen Sippen auch räumlich vorwiegend oder ganz zu diesem gehört. Außer von Area 35 und vielleicht Area 20 kann die Homologie mit den homogenen Feldern der übrigen Tiere nicht mit Sicherheit ausgesprochen werden. Von Feld 22 ist zu beachten, daß es sich teilweise an die seichte Furche, welche man als Rudiment einer Sylvischen Furche auffassen wollte, anlehnt.

Die **Regio cingularis** zeigt noch entschiedenere Abweichungen in der Feldgliederung von den bisher beschriebenen Gehirnen. Nicht nur die Zahl der Felder ist eine größere, auch ihr innerer Bau ist teilweise so stark modifiziert, daß es unmöglich wird, einzelne Areae zu identifizieren. Nur die Ähnlichkeit der Lage gibt einen Anhaltspunkt für die Homologie. Dabei zeigt sich

aber, daß gerade die ganze kaudale Hälfte des Gyrus cinguli von der mächtig entwickelten Regio retrosplenialis eingenommen ist, welche hier weit auf das Dorsum des Balkens übergreift. — Im ganzen sind im Diagramm sechs Areae eingetragen. Davon ist Feld 23 granulär und dürfte der Area cingularis posterior (23) bei den anderen Tieren entsprechen, wenn es sich auch nur um eine relative Homologie handelt. Alle übrigen Felder sind agranulär; sie sind als 24, 25, 31a, 31b, 32a, 32b bezeichnet. Feld 25 kann als sicher homolog mit Feld 25 der Prosimier gelten, die anderen Strukturzonen dürften im einzelnen kaum zu homologisieren sein. Zu beachten ist, daß in der Tiefe des Sulcus splenialis ein besonderer Typus liegt, der in der ganzen Länge des horizontalen Astes dieser Furche sich verfolgen läßt, in der kaudalen Hälfte aber anders gebaut ist, wie in der oralen (im Diagramm durch Verschiedenheit der Zeichen und mit Nummer 30a/b und 31a/b signiert).

In der Gestaltung der **Regio retrosplenialis** zeigen sich die eigentlichen durchgreifenden Unterschiede von den höheren Ordnungen, sowohl was Flächenmaß der Gesamtzone wie Zahl der differenzierten Einzelfelder betrifft. Während bei Primaten und Prosimiern diese Zone nur ein sehr kleines Rindengebiet darstellt und vielfach äußerst rudimentär entwickelt ist, umfaßt sie hier einen sehr ausgedehnten Bezirk mit fünf resp. sechs wohl unterscheidbaren Areae (26, 29a, 29b, 30a und 30b). Offenbar beruht auf ihrer mächtigen Entfaltung die große Breite des Gyrus cinguli in seinem hinteren Abschnitte. Das gleiche Verhalten findet sich bei Cercoleptes und in noch stärkerer Ausprägung bei Lepus und Spermophilus. Womit diese einseitige Entwicklung der Regio retrosplenialis physiologisch zusammenhängt, darüber wird man einstweilen kaum Vermutungen anstellen können.

Was die Einzelfelder anlangt, so wird eine Homologie nicht in allen Fällen am Zellpräparat absolut und zweifelsfrei aufzustellen sein. Die Myeloarchitektonik wird für diese Gebiete vielfach erst die Entscheidung bringen. Feld 26 (Area ectosplenialis) liegt als kleiner Zwickel unter und hinter dem Balkensplenium und findet sich in ähnlicher Lage bei fast allen untersuchten Tieren, wenn auch strukturell modifiziert. An Stelle von Feld 29 *(Area retrosplenialis granularis)* der Primaten und Prosimier finden sich zwei getrennte Strukturtypen, die als 29a und 29b bezeichnet sind. Sie entsprechen zusammen dem Feld 29 der höheren Tiere resp. 29a—e vom Kaninchen (Fig. 107). Feld 30 *(Area retrosplenialis agranularis)* ist im Gegensatz zu Lemur (Fig. 99) und Cercoleptes (Fig. 105), wo es eine relativ große Breite aufweist, auf einen schmalen Streifen in der vorderen Lippe des Sulcus splenialis eingeschränkt, es läßt sich strukturell wieder in zwei Abschnitte von verschiedenem Bau zerlegen, einen hinteren, 30a, der dem vertikalen Ast des *S. splenialis* entspricht, und einen vorderen, 30b, der am horizontalen Aste dieser Furche gelegen ist. Dorsal von 30b läßt sich noch ein auf der Tiefenrinde des Sulcus splenialis gelegenes schmales Strukturgebiet unterscheiden (31), dessen Zugehörigkeit zur Regio retrosplenialis oder zur Regio cingularis jedoch offen bleiben muß; oben ist es bei der letzteren aufgeführt. (Typus 29 siehe Fig. 39, die ganze Regio retrosplen. Fig. 64.)

Das dicht hinter dem Balkenwulst gelegene Rindengebiet, das bei Primaten und Prosimiern nur ein bis drei Felder unterscheiden läßt, zerfällt demnach bei Pteropus in sechs deutlich differenzierte Strukturbezirke von mehr oder weniger scharfer Umgrenzung. — Bei Mikrochiropteren liegen die Verhältnisse, wie nebenbei bemerkt sei, auch in dieser Region viel einfacher.

Auch die **Regio hippocampica** zeigt eine reichere Differenzierung als bei den höheren Ordnungen. Zunächst findet sich ventral von Feld 29a und 29b, annähernd dem Isthmus entsprechend und bis auf den Sulcus hippocampi übergreifend, ein neues Feld 48, das einen stark reduzierten Schichtenbau besitzt (heterogenetische Formation). — Feld 27 *(Area praesubicularis)* liegt an typischer Stelle auf der dorsalen Lippe des Sulcus hippocampi, reicht aber nicht so weit kaudalwärts an dieser Furche wie bei den Affen und Halbaffen. Parallel dieser Area habe ich eine ganz schmale Zone als Feld 49 *(Area parasubicularis)* abgegrenzt, welche nur noch beim Kaninchen (Fig. 107), Igel und Wickelbär (Fig. 105) nachweisbar war. Feld 28 oder die heterogenetische *Area entorhinalis* ist eines der größten Felder der ganzen Rindenfläche bei Pteropus; es greift ziemlich weit auf die Konvexität über, reicht hier bis zu dem Sulcus rhinalis posterior heran und zerfällt wieder in zwei durch verschiedene Zeichnung im Schema angedeutete Unterfelder (28a und 28b).

Von Wichtigkeit ist es, daß die Area 28 bei weitem nicht den ganzen Lobus pyriformis bedeckt, sondern lediglich auf deren hintere Hälfte beschränkt bleibt, während die vordere Hälfte, einschließlich eines Teiles des Lobus olfactorius anterior, von einer rudimentär entwickelten Rindenformation — „defektive Rinde" im Sinne Meynerts — eingenommen wird. Dieses bei Pteropus sehr ausgedehnte Gebiet, das wir **„Regio olfactoria"** nennen wollen und in den Hirnkarten als besondere Zone eingetragen haben, ist bei Lemur nur am allervordersten Teil des Schläfenpoles angedeutet (das nicht ausgezeichnete helle Feld der Fig. 98 und 99). Bei Pteropus bedeckt es dagegen den größten Teil des Lobus pyriformis auf der Lateralfläche und ist nach vorn zu verfolgen bis in die Nähe des Bulbus olfactorius, immer dicht ventral vom Sulcus rhinalis anterior gelegen.

Innerhalb dieser Regio olfactoria grenzen sich nochmals drei Strukturflächen mit ausgesprochen rudimentärem (heterogenetischem) Schichtenbau ab, die *Area praepyriformis,* der *Nucleus amygdalae* (AA) und das *Tuberculum olfactorium* (Tol).

V. Wickelbär (Cercoleptes caudivolvulus). Fig. 104 und 105.

Von den Karnivoren konnte ich eine Gliederung der Gesamtrindenfäche bisher nur an einem Tiere, dem Wickelbären, durchführen. Wichtiger und für die Folgezeit eine unerläßliche Aufgabe ist die genaueste lokalisatorische Flächeneinteilung vom Hundegehirn, eventuell auch von der Katze, d. h. jenen Tieren,

welche den Physiologen vorwiegend oder ausschließlich als Untersuchungsobjekt bei lokalisatorischen Feststellungen gedient haben. Einzelne bedeutungsvollere Felder sind von Canis und Felis be-

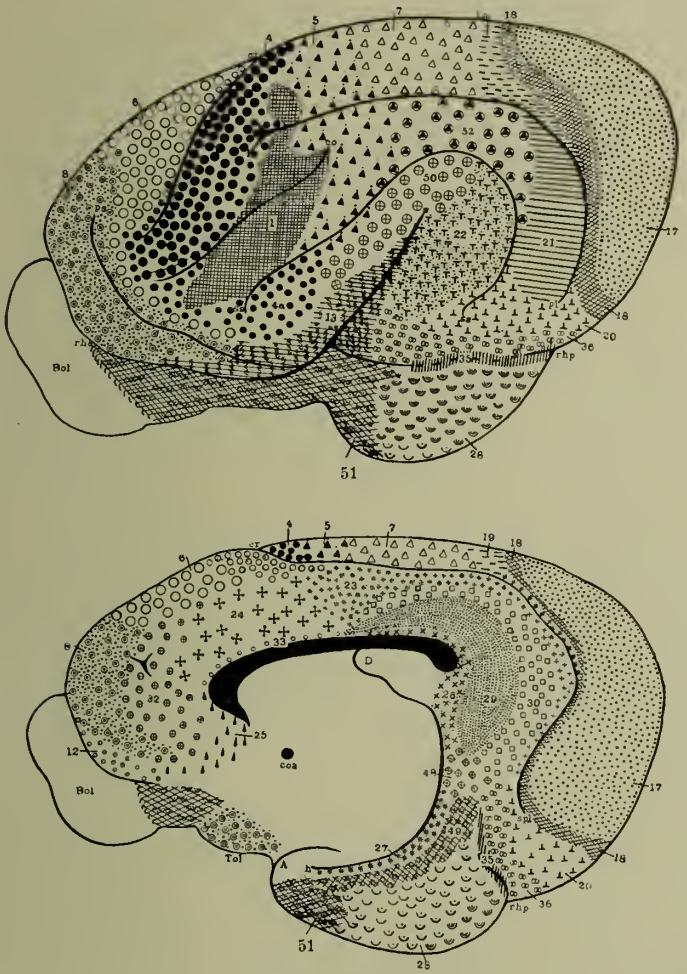


Fig. 104 und 105. Rindenfelder beim Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*). $1\frac{1}{2}:1$.

reits früher kurz beschrieben worden (IV. und V. Mitteilung). Die Gesamtlokalisation dieser Gehirne wird eine meiner nächsten Aufgaben sein. Das Gehirn von Cercoleptes eignet sich für den Entwurf einer Hirnkarte deswegen besonders gut, weil es einer-

seits eine mittlere Größe hat und daher weder zu mühsam für die technische Bearbeitung, noch auch zu primitiv gebaut ist, andererseits, weil es einfachere Furchenverhältnisse bietet, als viele von den größeren Karnivorenarten[1]).

Als Makrosmatiker besitzt der Wickelbär gleich Pteropus einen Lobus olfactorius von erheblichem Umfange und einen stark entwickelten Lobus pyriformis. Auch der Gyrus cinguli ist namentlich im retrosplenialen Teil auffallend breit und verhältnismäßig noch umfangreicher wie bei Pteropus. Im Einklang damit steht die reiche Feldergliederung gerade dieser Oberflächendistrikte.

Regio frontalis. Zum Unterschiede von Pteropus, Lepus, Spermophilus, Erinaceus und anderen kleinen Säugern besitzt der Wickelbär gleich den Primaten und Prosimiern eine ausgeprägte granuläre frontale Hauptregion. Die körnerlose präzentrale Hauptregion (Feld 4 und 6) reicht also nicht bis an den Stirnpol heran, sondern der vorderste Teil des Frontalhirns wird wieder durch eine granuläre Rinde mit deutlicher innerer Körnerschicht angenommen. Seine Lage ist ziemlich genau bestimmt: es liegt im großen ganzen zwischen dem *Sulcus praesylvius* lateral und dem *Sulcus genualis* medial, nimmt also an der Innen- und Außenseite die gesamte Rindenfläche vor diesen Furchen bis zum Pole ein. Allerdings bilden die Furchen nicht die genauen Grenzlinien; namentlich greift das Feld teilweise über den Sulcus praesylvius kaudalwärts hinaus. Verglichen mit der mächtigen Regio frontalis des Menschen, stellt dieses Gebiet nur einen verschwindenden Bruchteil der Hemisphärenoberfläche dar und ist auch relativ und absolut viel kleiner als bei allen Affen und den größeren Lemuriden; gleichwohl darf es als ein zirkumskriptes Areal von einheitlicher Struktur abgegrenzt werden. Ob außer Feld 8 auch Feld 12 zur Regio frontalis oder besser zur Regio cingularis zu rechnen ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die **Regio praecentralis** schließt sich kaudal direkt an die vorige Hauptzone an und dehnt sich also unmittelbar hinter dem Sulcus praesylvius aus. Sie hat bei Cercoleptes, wie überhaupt bei den Karnivoren, eine so markante tektonische Differenzierung erfahren, wie kaum bei einem anderen Mammalier, einschließlich der Primaten. Das Gesamtgebiet hebt sich durch das

---

[1]) Die Furchen des Cercoleptesgehirns sind medial: der *Sulcus splenialis (spl)*, welcher an der Mantelkante in den *Sulcus cruciatus (cr)* übergeht, der *Sulcus genualis*, das hintere Ende des *Sulcus rhinalis posterior (rhp)* und der *Sulcus hippocampi (h)*; lateral: der *Sulcus rhinalis anterior und posterior (rha, rhp)*, welche sich mit der Basis des *Sulcus sylvius (s)* vereinigen, der *Sulcus praesylvius (ps)*, der *Sulcus cruciatus (cr)*, der *Sulcus lateralis* und *postlateralis (l, pl)*, der *Sulcus coronalis (co)* und der *Sulcus suprasylvius (ss)*.

völlige Fehlen der inneren Körnerschicht, durch die Zellarmut, das Überwiegen großer Zellformen, den Mangel jeder Schichtung und die beträchtliche Rindenbreite in auffallender Weise von der ganzen übrigen Rinde ab und ist für den Kundigen auf den ersten Blick zu identifizieren. Es besteht aus jenen beiden charakteristisch gebauten agranulären Feldern 4 (Fig. 46 und 61) und 6 *(Area gigantopyramidalis* und *Area frontalis agranularis),* die wir bisher bei allen Ordnungen in gleicher Weise wiedergefunden hatten.

Feld 4 liegt in der Hauptsache hinter dem *Sulcus cruciatus,* zwischen diesem und dem *Sulcus coronalis,* also im wesentlichen auf dem *Gyrus sigmoidens posterior,* die Area frontalis agranularis, Feld 6, dagegen liegt vor dem Sulcus cruciatus und in der Hauptsache auf dem *Gyrus sigmoidens anterior;* am unteren Ende des Sulcus coronalis biegt Feld 4 spitzwinklig um und setzt sich mit einem schmalen Streifen um den Sulcus suprasylvius herum bis auf den Gyrus sylvius anterior dorsal von der Inselrinde fort. Während das Feld 4 bei Primaten und Prosimiern im ganzen ziemlich vertikal gestellt in Keilform von oben nach unten sieht, erfährt es demnach bei Cercolcptes am unteren Drittel eine scharfe winklige Abknickung nach hinten, ein Verhalten, das ich bereits früher bei Canis, Felis und Mustela beschrieben habe. Die zelluläre Tektonik des suprainsulären Teiles der Area gigantopyramidalis (4a) ist nicht unbeträchtlich verschieden von den dorsalen Abschnitten dieses Feldes (4). An jener winkligen Umbiegung nimmt auch Feld 6 etwas teil.

Die Grenzen der präzentralen Hauptregion sind relativ scharfe. Nach vorne dehnt sie sich bis zum *Sulcus praesylvius* aus, läßt aber dessen dorsalkaudale Lippe frei; nach hinten ist die Grenze morphologisch unbestimmter: medianwärts greift sie nur ganz wenig auf den Gyrus marginalis über, auf der Konvexität reicht sie oben annähernd bis zum vorderen Ende des *Sulcus lateralis,* erstreckt sich aber kaudalwärts nicht bis zum Sulcus coronalis, sondern erreicht diese Furche erst in deren Mitte, um sie bald nach unten zu überschreiten. Über dem Sulcus praesylvius zieht die Region als schmale Zone nach hinten und verbreitert sich auf dem Gyrus sylvius anterior zu einem breiteren Bezirke (4a), ohne sich an eine scharfe Begrenzung zu halten. Bezüglich der Gesamtlage dieser Region läßt sich also sagen, daß sie größtenteils um eine Hauptfurche herum gelegen ist, mit der einen Hälfte vor, mit der anderen Hälfte hinter dem Sulcus cruciatus. Sie zeigt also ein gegensätzliches Verhalten zu den Primaten, wo die Regio praecentralis im ganzen vor einer Hauptfurche, dem Sulcus centralis, ihren Sitz hat. Von besonderer Wichtigkeit ist es zu beachten, daß keine von den in Betracht kommenden Furchen die kaudale Grenze der Area 4 (resp. der Regio praecentralis) darstellt und daß daher weder der Sulcus coronalis, noch der Sulcus cruciatus im engeren Sinne als Homologfurche des Sulcus cruciatus der Primaten gelten darf.

Die **Regio postcentralis** schließt sich als unregelmäßig gestaltetes, streifenförmiges Feld (1) kaudal an die präzentrale Hauptregion an und markiert sich durch das Wiederauftreten einer inneren Körnerschicht und große Schmal-

heit des Querschnittes mit histologisch scharfer Grenze von dieser, während sie nach hinten allmählich in die parietale Hauptzone übergeht. Ihre äußere Lage hält sich nicht streng an bestimmte Furchen; sie zieht von oben nach unten über den *Sulcus lateralis* und den *Sulcus coronalis* hinweg und erstreckt sich ventralwärts bis zum *Sulcus suprasylvius*. Hier keilt sich die Area postcentralis in den durch die Umbiegung der Area gigantopyramidalis gebildeten Winkel ein, liegt also teilweise geradezu inmitten von Feld 4, beiderseits von ihm umgeben, während sie beim Menschen, Affen und Halbaffen rein kaudalwärts davon gelegen ist. Als bemerkenswert muß hervorgehoben werden, daß die Region dorsalwärts nicht ganz bis zur Mantelkante reicht, keinesfalls über diese hinweg auf die Medianfläche übergreift, während dies auf allen anderen Hirnkarten der Fall ist.

Die **Regio parietalis** setzt sich aus den drei Feldern 5, 7 und 52 zusammen und schiebt sich ohne scharfe Abgrenzung zwischen die postzentrale Hauptregion auf der einen Seite und die temporale und occipitale Hauptregion auf der anderen Seite ein. Sie umfaßt ungefähr das mittlere Drittel des *Gyrus suprasylvius und marginalis*. Nur Feld 5 ist so distinkt differenziert, daß es sofort homologisiert werden kann; es entspricht seinem Zellenbau nach durchaus der *Area praeparietalis* höherer Mammalier. Für Feld 7 kann die Homologie nur aus der Übereinstimmung der Lage erschlossen werden, während für Feld 51 ein Äquivalent bei anderen Gehirnen nicht zu finden ist. Die Grenze der Region fällt an der Innenseite mit dem *Sulcus splenialis* zusammen, an der Außenseite ventral mit dem *Sulcus suprasylvius*, oral- und kaudalwärts besteht keine morphologische Grenzlinie. Feld 5 setzt sich oben an der Mantelkante scharf gegen die Area gigantopyramidalis ab, ähnlich wie auf dem Lobulus paracentralis beim Menschen und manchen Affen; in Feld 7 geht es allmählich über (Fig. 17).

In der **Regio occipitalis** lassen sich gleichfalls drei Felder unterscheiden, darunter die sicher homologisierbare *Area striata* (Feld 17). Die Zone stellt eine typische Endkalotte dar und dehnt sich zwischen dem *Sulcus postlateralis* und dem *Sulcus splenialis* aus. Der überwiegende Raum wird durch Feld 17 eingenommen, dessen weitaus größerer Teil wie beim Menschen auf der Medianseite liegt; auf der Konvexität reicht dieses nicht ganz an den Sulcus lateralis heran. Feld 18 umzieht wie die *Area occipitalis* bei Primaten und Prosimiern zirkulär die Area striata von vorne. Die schmale, als Feld 19 bezeichnete Zone dicht über dem Sulcus lateralis dürfte vielleicht einem Fragmente der *Area praeoccipitalis* entsprechen, die Homologie ist jedoch nicht sichergestellt. (Tektonik siehe Fig. 73 und 55!)

Bei der **Regio temporalis** begegnet man mit der strukturellen Homologie den größten Schwierigkeiten. Ich rechne auf der beigegebenen Hirnkarte (Figur 104) zu dieser Hauptzone die Felder 20, 21, 22, 50, und 36. Davon hat aber nur das ventrale Feld 36 sein sicheres Homologon und zwar entspricht es der *Area ectorhinalis* der anderen Gehirne; dagegen steht es nicht einwandfrei fest, ob Feld 20 mit der *Area temporalis inferior* übereinstimmt; vollends gar nicht zu entscheiden ist es, welches von den drei Feldern 21, 22

und 50 der mittleren und oberen Schläfenwindung, also der Area temporalis superior und media bei den Primaten entspricht. Die cytoarchitektonische Spezialisierung der temporalen Rinde hat hier einen solchen Grad erreicht, daß aus dem histologischen Bau allein die morphologische Verwandtschaft nicht mehr zu erkennen ist. Nur die Lage und die Beziehung zu den Nachbarzonen vermögen hierfür Anhaltspunkte zu liefern. Daraus kann man aber entnehmen, daß zur Temporalregion außer dem hinteren Schenkel des *Gyrus suprasylvius* fast der ganze *Gyrus sylvius* und zwar größtenteils auch der vor dem Sulcus sylvius gelegene Teil gehört. Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, so ergibt sich der für die experimentelle Physiologie überaus wichtige Schluß, daß die „Hörsphäre" bei den Karnivoren, speziell Cercoleptes, um das obere Ende des Sulcus sylvius herum eine Knickung erfahren hat und so zum Teil vor resp. über diese Furche zu liegen kommt. Eine Stütze erhält diese Auffassung in gewissen myelogenetischen Tatsachen, auf welche im III. Abschnitt noch eingegangen werden soll.

Die **Regio insularis** bietet lokalisatorisch einfachere Verhältnisse und gestattet vermöge ihrer heterotypischen Textur (Claustrum) eine sichere Umgrenzung. Ich habe nur die Gesamtzone bestimmt und auf die Trennung von insulären Einzelfeldern vorläufig verzichtet; eine dorsale granuläre Partie läßt sich aber auch hier von der oralventralen agranulären Hauptfläche leicht unterscheiden. Die als Feld 13 bezeichnete Region liegt größtenteils in der Tiefenrinde des Sulcus sylvius, greift aber sowohl vorne wie hinten von der Furche etwas auf die freie Oberfläche des Gyrus sylvius anterior und posterior herauf. Daher kommt es, daß die untere Ecke des morphologischen Schläfenlappens zur Inselformation gerechnet werden muß, wie es auch unser Schema andeutet. Oralwärts vom Sulcus sylvius dehnt sich das Inselgebiet oberhalb des Sulcus rhinalis anterior stärker aus und zieht als schmale Zone weit nach vorne.

In der **Regio cingularis** scheidet sich ein granulärer hinterer Abschnitt ohne weiteres von dem agranulären vorderen. Der Übergang zwischen beiden befindet sich etwa in der Mitte des Balkenkörpers und ist ziemlich fließend. Die kleinere granuläre Subregion besteht nur aus Feld 23, die größere agranuläre setzt sich aus Feld 24, 25, 32 und 33 zusammen. Ihre Lage bedarf keiner besonderen Erläuterung, sie ergibt sich aus dem Schema von selbst; die gegenseitigen Grenzen sind keine scharfen. Die Homologie mit den gleichnamigen Areae anderer Säuger ist nur eine partielle.

Als **Regio retrosplenialis** grenzt sich die über der ganzen hinteren Balkenhälfte gelegene, räumlich sehr ausgedehnte Rindenfläche ab, deren Homologon bei den Primaten, wie wir gesehen haben, nur eine äußerst rudimentäre Zone dicht am Splenium bildet. Sie setzt sich aus den drei charakteristisch gebauten und sicher identifizierbaren Feldern 26, 29 und 30 zusammen. Nach Größe und histologischer Differenzierung dieser Areae nimmt Cercoleptes eine Zwischenstufe zwischen den Lemuriden einerseits und den Rodentiern andererseits ein. Im ganzen gleicht die Region sehr derjenigen

von Pteropus, nur daß bei diesem die Area retrosplenialis agranularis (Feld 30) kleiner ist, aber wieder in mehrere Unterabteilungen zerfällt.

Auch die **Regio hippocampica** weist bei Cercoleptes einen hohen Grad der histotopischen Entwicklung auf, der sich einerseits in der starken Flächenentfaltung, andererseits in der reichen tektonischen Differenzierung kundgibt. Sie umfaßt hier von allen bisher untersuchten Gehirnen das absolut größte Areal und bildet den überwiegenden Teil des sehr großen und durch den Sulcus rhinalis posterior wohl abgegrenzten *Lobus pyriformis*. An Einzelfeldern kann man unschwer die *Area praesubicularis* (27), die *Area retrosubicularis* (48), die *Area parasubicularis* (49), die *Area perirhinalis* (35) und die *Area entorhinalis* (28) unterscheiden. Die letztere differenziert sich wieder ähnlich wie bei Lepus und Pteropus, in zwei deutlich geschiedene Unterfelder, eine Area entorhinalis interna und externa, wie auch im Schema angedeutet ist. Feld 49 schiebt sich als schmale Trennungszone zwischen Feld 27 und 28 ein; es ist an meinem Material nur noch bei Pteropus, Lepus und Erinaceus sicher nachweisbar gewesen, bleibt aber auch da hinter Cercoleptes an Umfang zurück.

Die **Regio olfactoria** bildet ungefähr das vordere Drittel des Lobus pyriformis und den größten Teil des Lobus olfactorius anterior; besitzt also wie bei Pteropus, Lepus und Spermophilus eine sehr große Flächenausdehnung und wird darin nur noch von Erinaceus an Größe übertroffen. Ihre Grenze fällt dorsal mit dem *Sulcus rhinalis* zusammen, kaudalwärts verliert sie sich fließend in die Area 28, oralwärts reicht sie bis zum Bulbus olfactorius. Als besondere rudimentäre Rindenformationen sind innerhalb der Regio olfactoria die *Area praepyriformis* (51) der *Nucleus amygdalae* (A) und das *Tuberculum olfactorium* (Tol) zu trennen.

VI. Nagetiere (Kaninchen und Ziesel). Figur 106—109.

Ich habe von zwei Rodentiern, dem Kaninchen und Ziesel, die Feldergliederung der Großhirnrinde vollständig durchgeführt und die Resultate im Diagramm niedergelegt. Von anderen Familien wurden Stichproben untersucht. Die Beschreibung der Lokalisation soll sich auf das Kaninchengehirn beschränken und nur das Wesentliche und Neue berücksichtigen. Differenzen beim Ziesel werden nebenbei erwähnt.

Über die Mehrzahl der Hauptregionen läßt sich nur wenig anderes sagen, als was bereits bei Pteropus ausgeführt wurde. Der Hauptunterschied der Oberflächentopographie sowohl beim Kaninchen wie beim Ziesel gegenüber den höheren Säugetieren beruht in der außerordentlichen Flächenentwicklung und reichartigen Differenzierung der Regio retrosplenialis,

der Regio hippocampica und der Regio olfactoria, welche diejenige von Pteropus an Ausdehnung noch übertreffen. Die *Regio retrosplenialis* beim Kaninchen[1]) läßt allein sechs differente Areae unterscheiden.

Die **Regio praecentralis** liegt dem Frontalpol sehr genähert und hat eine vorwiegend horizontale Ausdehnung längs dem Margo superior der Hemisphäre. Auf die Medianfläche greift sie kaum über, da hier die Regio cingularis den Hauptraum über dem Balken ausfüllt. Die Schichtungstektonik der beiden Felder 4 und 6, welche die Region bei den Primaten auszeichnen, ist auch hier noch angedeutet, aber eine eigentliche räumliche Trennung läßt sich nur mit Zwang durchführen. Die Felder sind daher in den Diagrammen, besonders beim Ziesel (Fig. 108 u. 109), stark in- und übereinander gezeichnet. An der Frontalspitze setzt sich noch ein kalottenförmiger kleiner Bezirk spezifischer Struktur, Feld 12, ab, den ich aber bei Spermophilus vermisse. Ob es sich um das Homologon von Feld 12 bei Hapale und Cercoleptes handelt, wage ich nicht zu entscheiden, trotz der gleichen Lage.

Zweifellos gehört die ganze agranuläre Stirnhirnrinde bei beiden Nagern (außer vielleicht Feld 12) zur Regio praecentralis. Eine „granuläre frontale Hauptregion" fehlt.

Bezüglich der **Regio postcentralis** und der **Regio parietalis** kann auf die Ausführungen bei Pteropus verwiesen werden. Sie stellen eine große Gesamtzone dar, welche in ihrem hinteren Teil etwas anders gebaut ist als vorn und auch gewisse Merkmale der bei höheren Tieren deutlich geschiedenen Einzelfelder erkennen lassen, ohne daß aber auf Grund derselben eine genaue örtliche Abgrenzung gegeneinander berechtigt wäre. In den Hirnkarten sind die Äquivalente der Felder 1, 5 und 7 mit starker Übereinanderlagerung eingezeichnet. (Typus 1 und 4 siehe Figur 63!)

Die **Regio occipitalis** liegt fast ganz auf der Konvexität; offenbar ist sie infolge der überwiegenden Entwicklung der Regio retrosplenialis von der Medianseite über die occipitale Hemisphärenkante auf die Außenfläche hinweg gedrängt worden.

Als Hauptfeld findet sich wieder die Area striata (17), wie wir im I. Abschnitt gesehen haben, allerdings in stark umgewandelter und vereinfachter Struktur (Figur 76). Kaudalwärts legt sich eine halbkreisförmige Zone um Feld 17 herum, die wir als Feld 18 bezeichnet haben, ohne damit die Homologie mit der Area occipitalis höherer Säuger behaupten zu wollen. (Typus 17 siehe Figur 76!)

Die **Regio insularis** hat eine noch mächtigere Entfaltung erfahren als bei Pteropus und Cercoleptes. Mangels aller Furchen liegt sie ganz frei zutage und gestattet eine bequeme Abschätzung ihrer Flächenausdehnung. In vertikaler Richtung überspannt sie mindestens ein Drittel der Hemisphären-

[1]) Zunino hat beim Kaninchen für jedes der von mir abgegrenzten cytoarchitektonischen Felder eine entsprechende myeloarchitektonische Strukturzone feststellen können. — Journal f. Psychol. u. Neurol., XIV, 1909.

höhe und ihre oral-kaudale Länge beträgt mehr als die Hälfte der Hemisphärenlänge. Ventral wird sie gegen den Lobus olfactorius durch den Sulcus rhinalis scharf begrenzt; die übrigen Grenzen sind fließende, da ihr tek-

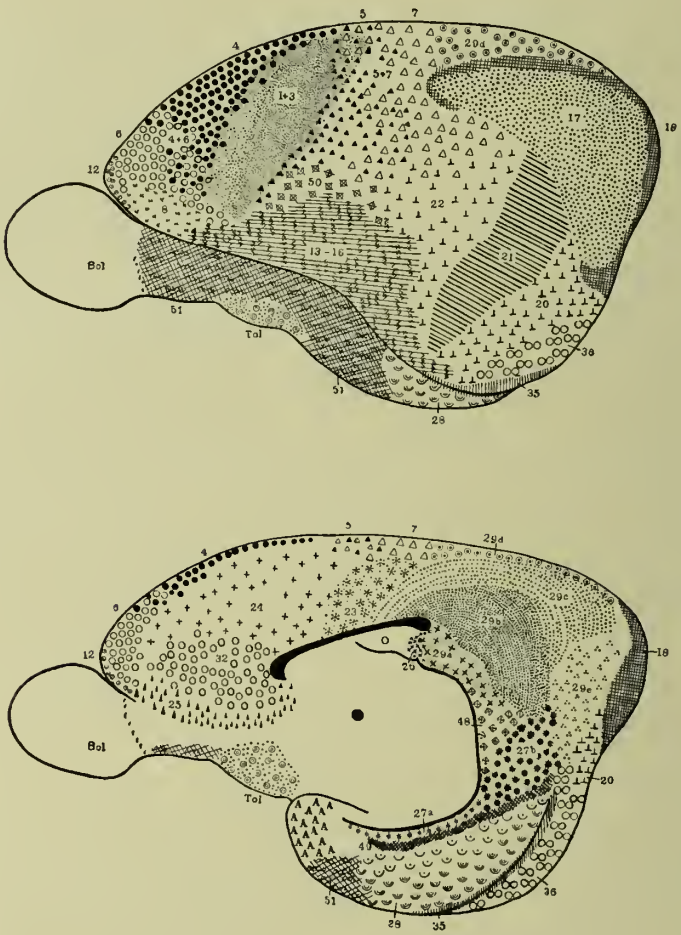


Fig. 106 und 107. Rindenfelderung beim Kaninchen (*Lepus cuniculus*). 2:1.

tonisches Hauptkennzeichen, das Claustrum, sich allmählich in die Nachbargebiete verliert. Deutlich läßt sich eine kaudale granuläre und eine orale agranuläre Subregion mit je zwei Einzelareae auch hier unterscheiden. Ob das am oberen Rande von 13 gelegene Feld 50 auch zur insulären Hauptregion zu rechnen ist, vermag ich einstweilen nicht zu entscheiden; ebenso

bin ich über die Zugehörigkeit des Feldes 8, das gleichfalls eine ganz spezifische und eigenartige zelluläre Struktur zeigt, zu irgendeiner der fraglichen Hauptregionen im Zweifel.

Die **Regio temporalis** setzt sich aus vier Einzelfeldern (20, 21, 22 und 36) zusammen und zeichnet sich wie bei Pteropus durch eine recht unbestimmte Abgrenzung gegen die parietale und occipitale Hauptregion aus. Die Felder 20, 21 und 22 sind nicht sehr typisch differenziert und besitzen fließende Übergänge ineinander, die ventralen, über dem Sulcus rhinalis gelegenen Felder 35 und 36 dagegen weisen eine sehr charakteristische Differenzierung auf und es kann als sicher angenommen werden, daß Feld 35 der *Area perirhinalis* und Feld 36 der *Area ectorhinalis* des Menschen entspricht. Feld 35, das teilweise noch lateral vom Sulcus rhinalis, also auf dem Lobus temporalis liegt, rechnet man seiner Struktur nach besser zur Regio hippocampica.

In der **Regio cingularis** finden sich beim Kaninchen die Areae 23, 24,

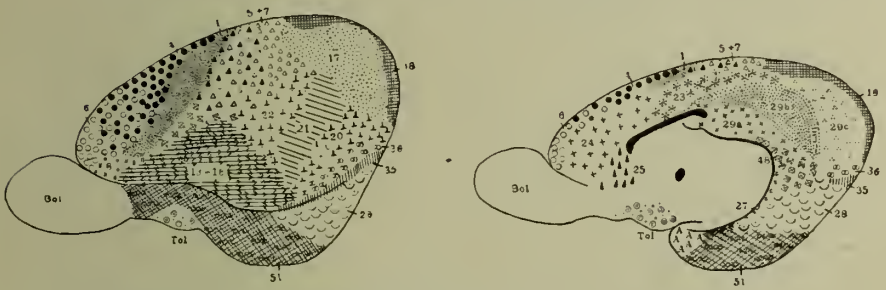


Fig. 108 und 109. Rindenfelderung beim Ziesel (*Spermophilus citillus*). 2 : 1.

25 und 32 von Pteropus wieder, beim Ziesel sicher nur 23, 24 und 25; für jene kleinen streifenförmigen Bezirke, welche bei Pteropus den Sulcus splenialis umkleiden (Feld 30a, 30b, 31a, 31b der Figur 103), fehlt es sowohl beim Kaninchen wie beim Ziesel an einem nachweisbaren Homologon. Über die Lage der Einzelareae ist kaum etwas Bemerkenswertes zu sagen, nur Feld 25 dehnt sich im Gegensatz zu den vorbeschriebenen Tieren sehr weit oralwärts bis in die Nähe des Frontalpoles aus.

Recht verschieden ist die **Regio retrosplenialis** bei den beiden nahe verwandten Tieren, Ziesel und Kaninchen, gebaut. Während bei ersterem nur vier Felder 26, 29a, 29b und 30 mit Sicherheit unterscheidbar sind, kann man beim Kaninchen in der betreffenden Gegend deutlich sechs strukturell differente Felder abgrenzen (26 und 29a—29e). Davon entspricht Feld 26 der Area ectosplenialis, die Felder 29a—29e dagegen müssen vermöge ihrer verwandten Textur als höhere Differenzierungsprodukte der bei anderen Sippen einheitlichen *Area retrosplenialis granularis* aufgefaßt werden. Feld 29 hat sich also hier in fünf Unterfelder von besonderer struktureller Eigenart differenziert, von denen aber jedes (außer 29e) große Verwandtschaft mit jenem zeigt (Figur 65 und 66). Dementsprechend

ist auch die Ausdehnung dieser Gesamtzone eine ungewöhnlich große, und die retrospleniale Hauptregion nimmt beim Kaninchen die ganze mediale Fläche des Occipitallappens ein, das heißt, jene ausgedehnten Gebiete, welche bei höheren Säugetieren ganz anderen Rindenformationen, namentlich der Regio occipitalis mit der Area striata angehören, also rein äußerlich betrachtet, beim Menschen durch den Cuneus, Gyrus lingualis und teilweise auch den Präcuneus repräsentiert werden. Ihre Flächenausdehnung beim Kaninchen dürfte schätzungsweise mindestens ein Zehntel der ganzen Rindenfläche ausmachen, während die homologe Region des Menschen zweifellos nicht mehr als den 300. Teil der Oberfläche beträgt. Einen der *Area retrosplenialis agranularis* (Feld 30) entsprechenden Typus vermißt man bei Rodentiern. Eine eigenartige Stellung nimmt Feld 29e, namentlich auch durch seine große Faserarmut (Zunino), ein. Ob es dem Feld 30 der Prosimier entspricht, ist sehr fraglich, jedenfalls weicht es cystologisch stark von ihm ab.

Die **Regio hippocampica** zeigt ebenfalls eine außerordentlich reiche Differenzierung; ihre relative Größe überwiegt aber beim Ziesel entsprechend der stärkeren Entwicklung des Lobus pyriformis; die Zahl der Felder ist dagegen beim Kaninchen größer. Wir unterscheiden bei diesem noch ein Feld mehr als bei Pteropus, indem sich am kaudalen Ende der Area praesubicularis (27) nochmals ein besonderer Strukturtypus von verwandtem und doch ganz eigenartigem Bau umgrenzen läßt, den wir *Area ectosubicularis* (27b) nennen möchten; diese Area schiebt sich im Sulcus hippocampi eine Strecke weit zwischen Feld 27 und 48 ein und bildet so eine Art Übergangszone zwischen ihnen.

Die übrigen Felder, 27, 28, 35, 48 und 49, liegen ganz ähnlich wie bei Pteropus, etwas wesentlich Neues ist darüber nicht zu sagen, doch verdient es Erwähnung, daß Feld 28 zwei deutliche tektonische Variationen aufweist, so daß man berechtigt ist, eine *Area entorhinalis lateralis* (28a) und eine *Area entorhinalis medialis* (28b) auch räumlich scharf voneinander zu unterscheiden. Beim Ziesel kann weder für Feld 49 wie 27b ein sicheres Homologon festgestellt werden und auch eine nochmalige Teilung von Feld 28 läßt sich ungezwungen nicht durchführen.

Die **Regio olfactoria** hat beim Kaninchen und mehr noch beim Ziesel eine relativ größere Ausdehnung als bei Pteropus, setzt sich aber wie dort aus 3 Einzelfeldern: 51, AA und Tol zusammen. Feld 51 oder die *Area praepyriformis* besitzt einen ungewöhnlich großen Umfang besonders bei Ziesel. Der Nucleus amygdalae und das Tuberculum olfactorium heben sich vermöge ihrer atypischen (heterogenetischen) und rudimentären Zelltextur bei Lepus und Spermophilus sehr charakteristisch als umschriebene Rindenfelder ab.

VII. Der Igel (Erinaceus europaeus). Figur 110 und 111.

Eine eigene Stellung sowohl was die Querschnittstektonik der Rinde anlangt, wie insbesondere hinsichtlich der Oberflächengliederung nimmt das Igelgehirn in meinem Untersuchungsmaterial ein. Die Verhältnisse im zellulären Schichtenbau und in der Feldereinteilung sind hier so ganz veränderte, daß es große Schwierigkeiten macht, sie mit den Zuständen höherer Sippen in Beziehung zu bringen. Erst das Studium von Zwischengliedern und der Vergleich mit zahlreichen anderen Gruppen bringt Klarheit in den Organisationsplan. Gerade hierin zeigt sich die Bedeutung und Überlegenheit der vergleichend anatomischen Methode. Wer das Igelgehirn oder die Insektivoren überhaupt für sich allein ohne Kenntnis des Rindenbaues anderer Ordnungen untersuchen und zu einer lokalisatorischen Gliederung gelangen wollte, muß an der Aufgabe scheitern. Das Gemeinsame, das sie dem Bauplane der Mammalierrinde unterordnen läßt, ist eben nur an der Hand eines reichen, über die ganze Klasse sich erstreckenden vergleichend anatomischen Materials zu erkennen. So halte ich denn auch die histologische Rindeneinteilung, welche Watson von den Insektivoren gegeben hat, trotz mancher richtiger Einzelbefunde, im ganzen für irrtümlich.

Charakteristisch für das Igelgehirn ist das ungewöhnlich große Archipallium. Der Lobus pyriformis nimmt mit dem Lobus olfactorius anterior zusammen mehr als die Hälfte, nahezu zwei Drittel der ganzen Rindenfläche ein. Entsprechend der mächtigen Entfaltung dieses Gehirnteiles finden sich auch sehr ausgedehnte heterogenetische bzw. rudimentäre Rindengebiete, während die neopalliale Rinde nur einen kleineren Prozentsatz der ganzen Rindenfläche ausmacht. Die Regio olfactoria, hippocampica, retrosplenialis und cingularis zusammen bilden über drei Viertel des Gesamtcortex, während ihre Fläche beim Menschen kaum $^1/_{50}$ der Rinde betragen dürfte.

Innerhalb des Neopalliums macht es nicht geringe Schwierigkeiten, sogar die einzelnen Hauptregionen voneinander abzutrennen. Die im Schema angegebenen Grenzen sind daher nur relative, da ganz allmählich die verschiedenen Strukturgebiete ineinander übergehen. Selbst die Unterscheidung der Regio

praecentralis von der Regio postcentralis resp. parietalis ist bei Insektivoren, speziell beim Igel, nicht so augenfällig, wie bei den anderen Sippen, einschließlich der Marsupialier und Monotremen, da einerseits die innere Körnerschicht nur ganz schwach ausgebildet ist und andererseits auch die Homologa der Betzschen Riesenpyramiden kaum hervortreten. Die strukturellen Kriterien für diese beiden, bei höheren Sippen so scharf ausgeprägten Hauptregionen sind demnach beim Igel geradezu verkümmert. Ähnliches gilt von anderen Regionen; nur die Insel setzt sich im Neopallium scharf als besonderes Gebiet ab. Anders verhält es sich mit den Regionen des Archipalliums und teilweise auch des Gyruscinguli. Diese sind nicht nur unter sich scharf geschieden, sondern auch ihre Einzelareae lassen eine genügende räumliche Differenzierung erkennen.

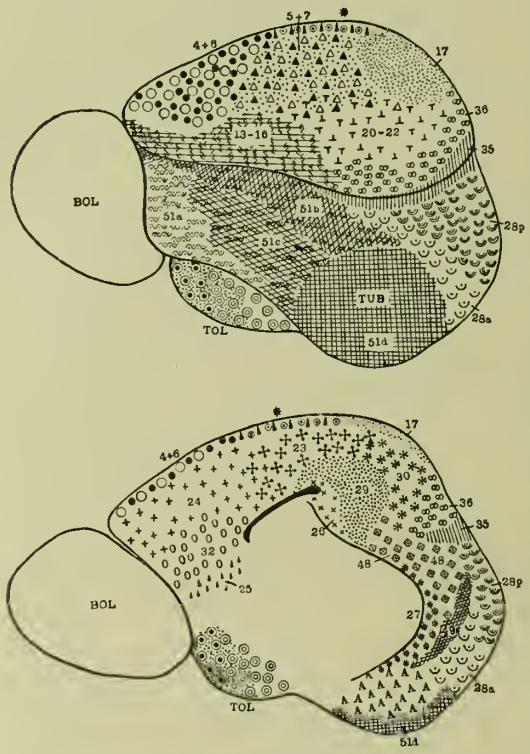


Fig. 110 und 111. Rindenfelderung beim Igel (*Erinaceus europaeus*). $2^1/_2 : 1$.

Die agranuläre **Regio praecentralis** ist im Schema als ein einheitliches Feld (4 + 6) eingezeichnet. Dieses füllt annähernd das vordere Drittel der Konvexitätsfläche aus, an der Mantelkante etwas mehr, und reicht bis zum Frontalpol. Eine örtliche Trennung in eine Area gigantopyramidalis (4) und eine Area frontalis agranularis (6) läßt sich nicht durchführen; die beiden bei höheren Sippen auch räumlich völlig geschiedenen Einzelfelder haben hier eine Differenzierung noch nicht erfahren, sondern bilden eine gemeinsame Zone.

Ebenso verhält es sich mit der **Regio postcentralis und parietalis.** Während diese bei Rodentiern, besonders beim Kaninchen und Ziesel, wie

wir gesehen haben, noch eine gewisse topische Sonderung gestatten, fällt die Trennung beim Igel gänzlich fort. Kaudalwärts von der präzentralen Hauptregion schließt sich vielmehr auf unserer Hirnkarte ein gleichartig gebauter Strukturbezirk an (5 + 7), welcher eine weitere Teilung in Einzelfelder nicht mehr zuläßt und als Ganzes jenen beiden Hauptregionen entsprechen dürfte; in ihm liegen also die Felder 1—3, 5 und 7 anderer Säuger undifferenziert (oder rückgebildet) vereinigt.

Am unteren Rande der Regio praecentralis und postcentralis dehnt sich die **Regio insularis** als ein ziemlich umfangreiches Gebiet aus. Es stellt die außer den ventralen Temporalfeldern (35 und 36) am markantesten differenzierten und durch die Claustrumbildung ohne weiteres erkennbaren neopallialen Rindentypus des Igelgehirns dar. Nach vorne erstreckt sich die insuläre Hauptregion bis zum Frontalpol und schiebt sich hier auf der bulbären Fläche des Stirnhirns noch etwas medialwärts; nach hinten verläuft sie dem Sulcus rhinalis entlang und reicht an dessen dorsalem Rande bis etwa zur Grenze von mittlerem und hinterem Drittel der Hemisphärenlänge.

Kaudalwärts schließt sich an die Inselregion eine Strukturfläche an, welche ebenfalls nach außen vom Sulcus rhinalis und zwar etwa über dessen hinterem Drittel gelegen ist und in ihrer Gesamtheit der **Regio temporalis** entspricht. Sicher zu homologisieren sind innerhalb dieser relativ umfänglichen Zone ihrer Zelltextur nach die Felder 35 und 36, also die Area perirhinalis und ectorhinalis; sie tragen alle Kennzeichen der betreffenden Typen höherer Ordnungen; dorsalwärts davon liegt jedoch ein wenig typisch gebauter Bezirk 20—22, welcher ohne markante Grenzen in die Nachbarregionen übergeht und vielleicht den oberen Temporalfeldern anderer Sippen an die Seite zu stellen wäre.

Nach hinten oben von der Regio temporalis und kaudalwärts von der Regio parietalis liegt ein kleines, nur unbestimmt umgrenzbares Feld 17, dessen zelluläre Struktur gewisse Merkmale der Occipitalrinde, allerdings beträchtlich modifiziert, aufweist. Es gehört überwiegend der lateralen Fläche an und dehnt sich kaum bis zur occipitalen Mantelkante aus. Es spricht alles dafür, daß es sich hier um das verkümmerte Homologon der Area striata, also den Rest der **Regio occipitalis** handelt. Eine sichere Entscheidung über diese Homologie, wie über so manche andere Frage, dürfte erst die Myeloarchitektonik oder mehr noch die Fasersystematik erbringen.

Deutlicher ist die **Regio cingularis** zu bestimmen. Ihre Lage nächst dem Balken läßt einen Zweifel an der Homologie nicht aufkommen, mag auch die Zelltektonik noch so wenig prägnant sein. Sie umfaßt das ganze über und vor dem Corpus callosum gelegene Gebiet der medialen Hemisphärenfläche, hat also eine verhältnismäßig große Ausdehnung. Man kann vier verschiedene Strukturtypen an ihr abgrenzen, die als Feld 23, 24, 32 und 25 in der Hirnkarte eingetragen sind. Die Homologie der Einzelfelder steht nicht zweifelsfrei fest, nur Feld 25 ist sicher mit dem gleichnamigen Felde anderer Gehirne identisch. Über der Regio cingularis erstreckt sich auf der Mantelkante

in deren oraler Hälfte die Regio praecentralis; die kaudale Hälfte dagegen ist von einem Typus eingenommen, über dessen Zugehörigkeit zu einer der benachbarten Regionen ich zu keiner Entscheidung kommen konnte. Ich halte es nicht für ganz ausgeschlossen, daß der betreffende schmale Rindenstreifen (* im Schema) die tektonisch etwas variierte kaudale Fortsetzung der Regio praecentralis darstellt, so daß diese sich bis nahe an den Occipitalpol heran erstrecken würde; mehr Wahrscheinlichkeit aber hat es, daß das Feld zur Regio cingularis gehört und das agranuläre Homologon eines dieser Felder (etwc 30) darstellt. Cytoarchitektonisch allein ist die Frage nicht zu entscheiden.

Die **Regio retrosplenialis** ist beim Igel cytoarchitektonisch nicht so markant ausgeprägt, wie bei den meisten anderen Makrosmatikern (Pteropus, Lepus u. a.), besitzt aber immerhin noch eine relativ große Flächenausdehnung. Sie besteht aus drei Einzelfeldern 26, 29 und 30, von denen 26 und 29 der Area ectosplenialis resp. der Area retrosplenialis granularis anderer Mammalier homolog sein dürfte, während Feld 30 eine eigenartige, nicht zu homologisierende Struktur besitzt.

In der **Regio hippocampica**, welche eine relativ sehr große Fläche einnimmt, lassen sich die Felder 27, 28a, 28p, 48, 49 und eventuell 35 deutlich unterscheiden; davon besitzen die drei ersteren eine so charakteristische Struktur, daß sie ohne weiteres als Area praesubicularis (27) und Area entorhinalis (28) zu homologisieren sind. Feld 28 zerfällt wieder in zwei differente Typen, eine Area entorhinalis posterior (28p) und eine Area entorh. anterior (28a), welche sich schärfer gegeneinander absetzen, wie bei den meisten übrigen Sippen. Feld 27 ist von Feld 28 durch einen schmalen Rindentypus heterogenetischen Baues getrennt, der wohl die Abtrennung als besondere Area 49 (parasubicularis) rechtfertigen dürfte. Einen eigenen Bau mit scharfer Differenzierung besitzt Feld 48 oder die Area postsubicularis; sie bildet die dorsokaudale Verlängerung der Area subicularis. Feld 35 entspricht der Area perirhinalis anderer Tiere bestimmt und bildet die im Sulcus rhinalis und dessen Nachbarrinde gelegene Grenzzone des Archipallium gegen das Neopallium.

Die mächtigste Entfaltung hat beim Igel die **Regio olfactoria** erfahren. Sie umfaßt nahezu ein Drittel der gesamten Rindenfläche des Igelgehirns und weist außer dem *Nucleus amygdalae* (AA) und dem *Tuberculum olfactorium* (Tol) vier verschieden differenzierte, wohl umschriebene Gebiete auf, die als Feld 51a, 51b, 51c und 51d bezeichnet sind und zusammen das Homologon der *Areae praepyriformis* (51) der anderen Gehirne darstellen. Ihre Lage ergibt sich aus dem Schema. 51d entspricht dem Tuber pyriforme (Tub). Das Tuberculum olfactorium setzt sich seinerseits wiederum aus drei, auch in der Hirnkarte angedeuteten verschiedenen Teilen, einem Nucleus anterior, medius und posterior zusammen, so daß also die Regio olfactoria beim Igel mindestens acht Einzelfelder unterscheiden läßt, während sie bei den Primaten kaum als Gesamtregion und in ihren einzelnen Teilen überhaupt nicht identifizierbar ist.

Fassen wir das Ergebnis der vorstehenden Beschreibung der Einzelgehirne in Kürze zusammen, so wird man in Beantwortung der eingangs gestellten Fragen zu dem Schlusse kommen, daß im Prinzip bei allen untersuchten Tieren eine weitgehende Übereinstimmung bezüglich der topographischen Cortexlokalisation besteht, daß aber, trotz dieser Ähnlichkeiten in den Grundzügen, in zahlreichen Punkten schon unter den nächstverwandten Sippen erhebliche Abweichungen in der Oberflächengliederung vorkommen. Große derartige Unterschiede weisen z. B. unter den Primaten die Cercopithecinen und Hapaliden auf (Fig. 90—91 und 96—97), unter den Rodentiern Lepus und Spermophilus (Fig. 106—107 und 108—109).

Man wird also ganz allgemein gleichartige und differente Eigenschaften oder konstante und inkonstante Merkmale hinsichtlich der cytoarchitektonischen Rindentopographie verschiedener Säugetiere unterscheiden müssen.

Die Konstanz von Merkmalen ist der Ausdruck einer gleichartigen Entwicklungsrichtung, sei es im Sinne einer phyletischen Zusammengehörigkeit, sei es im Sinne einer Konvergenz; die Differenzen dagegen bringen die morphologische und damit auch die funktionelle Spezialisierung der Einzelgehirne verschiedener Arten und Familien zum Ausdruck.

Wir wollen die Übereinstimmungen und Abweichungen der Rindenfelderung in den folgenden Kapiteln gesondert besprechen.

V. Kapitel.

Die Übereinstimmungen in der kortikalen Feldergliederung.

Sie äußern sich in der Hauptsache in folgenden drei Punkten:

1. in der Ähnlichkeit der Gesamtanlage,
2. in der Übereinstimmung von strukturellen Hauptregionen,
3. im Persistieren von Einzelfeldern durch die ganze Mammalierreihe.

1. Die Ähnlichkeit der Gesamtanlage.

Wer vorurteilslos die obigen Hirnkarten miteinander vergleicht, wird zugeben müssen, daß eine solche Ähnlichkeit der Gesamtanlage, d. h. der topischen Gliederung der Hemisphärenoberflächen im Ganzen genommen, bei allen diesen verschiedenartigen Tieren in weitgehendem Maße vorhanden ist. Gleichviel, ob es sich um ein Gehirn mit sehr reicher Furchenentwicklung handelt, wie etwa dasjenige des Menschen, oder um ein solches mit glatter Oberfläche, wie das vom Krallenaffen oder vom Kaninchen und Ziesel, stets findet sich in den Grundzügen die nämliche Einteilung in strukturelle Bezirke. In allen Hirnkarten kehren segmentähnliche Zonen in der Form von Totalsegmenten, Teilsegmenten, koronalen Feldern und Endkalotten wieder und auch in der gegenseitigen Anordnung der Felder und ihrer Reihenfolge hintereinander, welche, wie wir gesehen haben, besonders auf Horizontalschnitten gut hervortritt, gleichen sich die Gehirne besonders näher verwandter Tiere oft außerordentlich; nur die Gestalt, Größe, spezielle Lage und mehr noch die Zahl der einzelnen Segmente resp. Segmentfragmente differiert vielfach. Am häufigsten sind Teilsegmente, selten Totalsegmente.

Von gürtelförmigen, die ganze Hemisphäre umspannenden Totalsegmenten haben wir bei den höherstehenden Ordnungen nur im Occipitallappen die Areae 17, 18 und teilweise 19, in der Frontalrinde bei manchen Tieren die Areae 9 und 10 kennen gelernt; als Teilsegmente können die Areae 1—9, ferner die Felder des Temporallappens 20—22 und des Parietallappens 5 und 7 aufgefaßt werden; sie reichen in den Hirnkarten in Gestalt von bandförmigen Zonen, meist auf der Mantelkante reitend, über einen mehr oder weniger großen Teil der Hemisphärenoberfläche hinweg. Ebenso besteht große Ähnlichkeit bezüglich der Felderung im Gyrus cinguli und hippocampi. Und je mehr individuelle Gehirne man zum Vergleiche heranzieht, desto mehr ergibt sich die Übereinstimmung in der Gesamtanlage der kortikalen Oberflächentopographie.

Wir können also sagen:

Der Grundriß der Feldergliederung der Großhirnrinde ist der gleiche bei allen Ordnungen der Mammalier (soweit untersucht); er wird beherrscht durch das *Prinzip der Segmentation,* welches bald mehr bald weniger deutlich in die Erscheinung tritt. Sein Sinn und Inhalt ist, kurz gefaßt der, daß die Rindenoberfläche in eine große Anzahl umschriebener Strukturzonen zerfällt, welche im großen ganzen oralkaudal hintereinander angeordnet sind und die Form von Segmenten bzw. Segmentfragmenten besitzen[1]). An manchen Gehirnen, namentlich den einfacher gebauten vieler Lissencephalen, kommt jenes Prinzip mit schematischer Verdeutlichung zum Vorschein, bei anderen ist es, teils infolge starker Faltung der Oberfläche, teils durch höhere Differenzierung gewisser Regionen und Abspaltung von Unterfeldern, kompliziert und dadurch verwischt und wieder bei anderen infolge niedrigerer Entwicklung oder auch als Produkt einer Rückbildung nur mangelhaft ausgebildet.

2. Die Konstanz von Hauptregionen.

Wie oben ausgeführt wurde, fassen wir als Hauptregionen solche größere, in sich geschlossene histologische Rindenbezirke

[1]) Damit soll natürlich nicht eine innere Verwandtschaft mit den metameren Segmenten der Medulla spinalis, sondern nur eine ganz äußerliche Analogie ausgedrückt sein.

auf, welche mehrere durch auffallende Strukturmerkmale unter sich übereinstimmende Einzelareae umschließen und in den Grundzügen, bei allen oder den meisten Säugetiergruppen, wenn auch in Einzelheiten modifiziert und oft stark verkümmert, wiederkehren. Die Figuren 83 und 84 zeigen die kortikalen Hauptregionen vom Menschen schematisch dargestellt. Vergleicht man damit die Oberflächendiagramme der übrigen Gehirne, so ergibt sich, daß die Mehrzahl dieser Bezirke eine überraschende Konstanz durch die ganze Mammalierreihe besitzen, obwohl deren Zusammensetzung, die Zahl und Gestalt ihrer Einzelfelder, sowie vor allem deren Größe und Lage vielfach stark variiert. Die die verschiedenen Tiere auszeichnenden Besonderheiten sind im vorigen Kapitel beschrieben; hier sollen die gemeinsamen Charaktere der einzelnen Regionen im Zusammenhang nochmals kurz erörtert werden.

a) *Die präzentrale Hauptregion.*

Sie ist hauptsächlich durch zwei tektonische Kriterien charakterisiert: einerseits das Fehlen der inneren Körnerschicht und den dadurch bedingten Mangel jeder deutlichen Querschnittsschichtung, andererseits durch die große Breite des Rindendurchmessers. Sie setzt sich in fast allen Gehirnen aus zwei, bald mehr bald weniger scharf voneinander geschiedenen Einzeltypen, der *Area gigantopyramidalis* (4) und der *Area frontalis agranularis* (6) zusammen, nur bei manchen primitiv gebauten, niedrig stehenden und mit einem sehr kleinen Gehirn ausgestatteten Sippen (kleine Nager, Insektivoren, Mikrochiropteren) ist eine wirkliche Scheidung der Regio praecentralis in zwei Strukturfelder nicht nachweisbar, da sich deren tektonische Merkmale gänzlich verwischen resp. nicht weit genug voneinander differenziert haben. Die Ausdehnung der präzentralen Hauptregion schwankt bei den verschiedenen Tieren außerordentlich; allenthalben aber nimmt sie einen geschlossenen Bezirk des Palliums ein, der lateral von dem *Sulcus sylvius* oder wo ein solcher fehlt, vom oberen Inselrande begrenzt wird und medialwärts über die Mantelkante hinweg bis zum *Sulcus callosomarginalis* resp. zur zingulären Hauptregion reicht. Die kaudale Grenze ist zumeist eine linearscharfe, durch das plötzliche Auftreten der inneren Körnerschicht in der angrenzenden post-

zentralen Hauptzone markiert und fällt bei den gyrencephalen Primaten ziemlich genau mit dem *Sulcus centralis* zusammen (Figur 92 und 94), während an lissencephalen Gehirnen jede äußerlich erkennbare Grenzmarke fehlt (siehe die Figuren 96—103 und 106—111 vom Krallenaffen, Lemuren, fliegenden Hund, Kaninchen, Ziesel, Igel). Nach vorne ist ihre Grenze ziemlich unbestimmbar, bei manchen Sippen, wie dem fliegenden Hund, Ziesel und Igel, reicht sie bis an den Frontalpol heran, bei anderen, z. B. auch beim Menschen, fehlt jede konstante äußere Grenzbestimmung, nur bei wenigen fällt sie annähernd mit einer Furche zusammen, so bei Cercopithecus mit dem *Sulcus arcuatus* (Figur 90) und bei Cercoleptes mit dem *Sulcus praesylvius* (Figur 104).

Was die Größe der Rindenfläche anbelangt, so wurde bereits bei der Einzelbeschreibung der Hirnkarten auf die großen Differenzen hingewiesen. Die absolut größte präzentrale Hauptregion besitzt der Mensch unter den von mir untersuchten Säugern; deren relative Größe — im Vergleich zur Gesamtrindenfläche — ist dagegen beim Menschen am geringsten. Im großen ganzen dürfte die relative Größe der präzentralen Hauptregion mit der Kleinheit des Gehirns in der Mammalierreihe absteigend eher zu- als abnehmen; eine strenge Gesetzmäßigkeit läßt sich jedoch nicht aufstellen, da zweifellos viele Ausnahmen vorkommen. Zuverlässige Daten für eine vergleichende Größenbestimmung können nur durch systematische Messungen der Rindenfläche erhalten werden.

Über die relative Größe der beiden Felder 4 und 6, aus denen diese Hauptregion zusammengesetzt ist, konnten wir feststellen, daß beim Menschen Feld 6 an Fläche überwiegt, während umgekehrt bei den anderen Mammaliern und schon beim Affen eher Feld 4 die größere Flächenausdehnung besitzt. Niedriger stehende Tiere lassen indessen eine exakte Bestimmung der relativen Größenverhältnisse schon deshalb nicht zu, weil die beiden Felder hier entweder fließend ineinander übergehen und mit ihren Grenzen sich stark überlagern oder in manchen Fällen überhaupt größtenteils verschmelzen wie beim Ziesel und Igel (Figur 108 und 110).

b) *Die granuläre frontale Hauptregion.*

Ihr Vorkommen in der Säugetierreihe ist nicht so konstant wie dasjenige der präzentralen Hauptregion; bei einer Reihe von niedrigen Tieren, wie Insektivoren, Mikrochiropteren und manchen Rodentiern, ist eine entsprechend gebaute Zone überhaupt nicht nachweisbar. Die präzentrale agranuläre Hauptregion nimmt hier den ganzen Frontallappen ein und erstreckt sich nach vorn bis zum Pol. Bei der Mehrzahl der untersuchten Sippen dagegen stellt sie ein wohl charakterisiertes und auch regionär hinreichend bestimmbares Rindengebiet dar, welches sich von den Nachbarregionen deutlich abgrenzt.

Sein strukturelles Hauptkennzeichen ist das Wiederauftreten einer geschlossenen inneren Körnerschicht nach vorn von der agranulären präzentralen Hauptregion (außer der schwachen Schichtung, der durchschnittlich größeren Rindenbreite, dem geringeren Zellreichtum und dem fließenden Übergang ins Mark bei der letzteren).

Dieses Gebiet ist in seiner Gesamtheit, sowohl was Größe und Lage, als besondere Zusammensetzung aus Einzelfeldern betrifft, eines der variabelsten des ganzen Cortex cerebri. Beim Menschen macht es einen beträchtlichen Teil des ganzen Palliums, nämlich die weitaus überwiegende Fläche, schätzungsweise mindestens $^3/_4$ des gesamten Stirnhirns, aus und besteht aus acht bzw. neun deutlich geschiedenen cytoarchitektonischen Feldern, den Areae 8—11 und 44—47, von denen die meisten myeloarchitektonisch wieder in mehrere kleinere Unterfelder zerlegt werden können[1]). Bei den niederen Affen ist es bereits viel kleiner; es übertrifft an Größe die Regio praecentralis nicht mehr und setzt sich nur noch aus vier bzw. fünf Einzelfeldern zusammen (Figur 90 und 91). Noch ungünstiger ist das Verhältnis bei den Lemuriden. Hier bleibt es an Umfang erheblich hinter der präzentralen agranulären Hauptzone zurück und umfaßt noch die drei getrennten Areae 8—11 (Figur 98). Bei Cercoleptes besteht es

[1]) O. Vogt unterscheidet im Stirnhirn gegen 50 myeloarchitektonische Felder, von denen meist mehrere zusammen eine meiner cytoarchitektonischen Areae ausmachen. Es handelt sich also um eine nochmalige Differentiation der Zellfelder in kleinere tektonische Einheiten.

nur aus einem Felde 8, dessen relativer Flächeninhalt wieder kleiner ist als bei Lemur (Figur 104). Ähnlich den Karnivoren verhalten sich Ungulaten und Pinnipedier. Bei anderen, meist niedrigeren Mammaliern (außer manchen Marsupialiern und, soviel ich sehe, auch Echichna) ist eine granuläre Formation am vorderen Ende des Stirnhirns überhaupt nicht mehr ausgebildet.

Wir konstatieren also bezüglich der Stirnhirnrinde recht wechselnde Verhältnisse. Im großen Ganzen kann man sagen, daß die frontale granuläre Hauptregion vom Menschen abwärts kleiner wird und daß Hand in Hand damit eine Vereinfachung der anatomischen Differenzierung eintritt, die sich in der Verminderung der Zahl der cytoarchitektonischen Areae kundgibt.

Während beim Menschen diese Hauptregion nach roher Schätzung etwa drei Viertel der ganzen, nach vorne von der Zentralfurche gelegenen Stirnhirnfläche ausmacht und die präzentrale Hauptregion nur ein Viertel, ist sie beim niederen Affen annähernd gleich groß, bei Lemur bereits kleiner wie die letztere und bei den nächstniederen Mammaliern beträgt sie nur noch einen verschwindenden Bruchteil des Umfangs der Frontalrinde oder verschwindet bei einzelnen Sippen ganz [1]).

Daraus geht hervor, daß die nach unserem heutigen Wissen [2]) zu den motorischen Funktionen in engster Beziehung stehende agranuläre präzentrale Hauptregion, d. h. Feld 4 und 6 zusammengenommen, bei den höchststehenden Säugetieren, namentlich dem Menschen, einen viel geringeren Anteil sowohl der Stirnhirnrinde, wie auch der Gesamtrindenfläche ausmacht, als schon bei den nächstniederen Primaten. Die Bedeutung dieser „Zentren" tritt also gegenüber Feldern anderer Verrichtung bei höheren Sippen (Mensch, Affe und Halbaffe) quantitativ stark zurück,

[1]) Es sei ausdrücklich bemerkt, daß genaue Daten für eine vergleichende Größenbestimmung von Hauptregionen oder Einzelfeldern nur durch systematische Messungen der Rindenfläche erzielt werden können. Zur vorläufigen Orientierung mag die Schätzung nach dem Augenmaß ausreichen. Prof. R. Henneberg ist z. Z. im neurobiologischen Institut mit derartigen Untersuchungen beschäftigt und wird diese bald abschließen können.

[2]) Vgl. die elektrischen Rindenreizungen von Sherrington und Grünbaum, sowie C. und O. Vogt bei Anthropoiden und die Reizungen von F. Krause beim Menschen.

während bei niederen Sippen das Umgekehrte der Fall ist und der motorische Anteil progressiv überwiegt, eine Feststellung, welche mit unseren allgemeinen physiologischen und klinischen Anschauungen sich wohl verträgt.

c) *Die postzentrale und parietale Hauptregion.*

Da vielfach bei niederen Mammaliern eine weitgehende Verschmelzung oder Überlagerung dieser beiden Regionen stattfindet, ist es zweckmäßig, sie gemeinsam zu besprechen.

Wir haben oben eingehend erörtert, daß bei allen gyrencephalen Primaten die *Regio postcentralis* drei getrennte und wohl differenzierte Areae unterscheiden läßt, beim Menschen, Anthropoiden und manchen Cercopithecinen sogar sicher vier Einzelfelder, daß dagegen von den lissencephalen Krallenaffen abwärts in der Säugetierreihe die ganze Region nur noch aus einem Felde besteht. Wir haben ferner gesehen, daß beim Menschen, Affen, Halbaffen, Wickelbär die parietale Hauptregion sich scharf von der postzentralen Hauptregion scheidet und ihrerseits wieder mehrere differente Areae aufweist. Nimmt man nun zum Vergleiche eine niedrigere Gruppe, besonders Tiere mit kleinen Gehirnen, wie kleine Nager, Insektenfresser, Fledermäuse, so zeigt sich, daß die beiden Hauptregionen fast vollkommen verschmolzen sind und sich gewissermaßen überlagern. In den Hirnkarten von Lepus, Spermophilus und Erinaceus ist dieses Verhalten dadurch zum Ausdruck gebracht, daß die diakritischen Zeichen durcheinander gezeichnet wurden (Figur 106—111). Die strukturellen Eigentümlichkeiten nicht nur der parietalen Felder 5 und 7, sondern auch die der beiden Regionen vermischen sich und fließen derart ineinander, daß eine räumliche Trennung und Abgrenzung unmöglich wird.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, liegt demnach bei den letzteren ein primitiverer Zustand vor, indem die topische Differenzierung dieses Rindengebietes, welches bei höher organisierten Tieren, insbesondere den Primaten zur Abspaltung zweier heterogener Hauptregionen geführt hat, hier noch nicht eingetreten ist und somit als Äquivalent oder als Homologon für die zwei Regionen beim Menschen und Affen nur ein ein-

ziger einheitlicher und weniger differenzierter Bezirk vorhanden ist.

Wichtig und von prinzipieller Bedeutung für unsere Betrachtung ist die Tatsache, daß ein solcher größerer, einheitlicher Bezirk nach hinten von der Regio praecentralis agranularis ausnahmslos in der ganzen Mammalierreihe vorhanden ist und daß diese postzentrale (parietale) Hauptregion bei allen Tieren in dem gleichen strukturellen Gegensatz zu jener steht. Während die Regio praecentralis agranulär ist, d. h. durch die ganze Säugetierreihe einer inneren Körnerschicht entbehrt, tritt in der Regio postcentralis allenthalben mit ziemlich plötzlichem Übergang eine deutliche und dichte innere Körnerschicht auf. Damit haben wir trotz der Abweichungen im einzelnen und trotz der innerhalb dieses Gebietes sich vollziehenden weitgehenden Spezialisierung der Tektonik an höher organisierten Gehirnen, ein weiteres konstantes Merkmal der regionären Kortexgliederung in der Säugetierreihe.

d) *Die insuläre Hauptregion.*

Der konstanteste und in seiner Gesamtheit auffälligste größere einheitliche Strukturbezirk in der ganzen Mammalierreihe ist das Inselgebiet oder die *„insuläre Hauptregion"* (Feld 13—16). Strukturell ist die Inselrinde bekanntermaßen ausgezeichnet durch die Ausbildung des Claustrums als einer besonderen aus der innersten Rindenschicht oder der Lamina multiformis (VI) abgesprengten zellulären Unterschicht. Durch das Vorhandensein dieser spezifischen Zellschicht wird das Inselfeld in seiner Gesamtheit morphologisch als etwas durchaus Einheitliches charakterisiert und über seine Homologie können Zweifel nicht aufkommen. Es ist infolge dieses Umstandes auch gut von den Nachbarregionen abzugrenzen und überall leicht nachweisbar.

Ich habe sein Vorhandensein in keinem Gehirn vermißt. Die Grenzen und Ausdehnung dagegen, sowie seine Lage im besonderen unterliegen großen Schwankungen bei den verschiedenen Tiergruppen. Bei Mensch und Affe ist es ganz in der Tiefe der Insel versteckt, daher auf den betreffenden Hirnkarten nicht eingezeichnet, außer bei Hapale, wo es gegen das untere Ende

des *Sulcus sylvius* etwas auf die basale Oberfläche heraufreicht. Bei Lemur liegt es in größerem Umfang frei, nimmt aber wie bei Cercoleptes ebenfalls die Tiefenrinde der Sylvischen Furche und teilweise die obere Lippe des *Sulcus rhinalis posterior und anterior* ein. Am ausgedehntesten ist sein Areal bei Rodentiern und Insektivoren, wo es sich über einen großen Teil der freien Rindenoberfläche ausbreitet.

Als durchaus konstantes Merkmal sei die mehrfach erwähnte Teilung der Inselrinde in eine vordere agranuläre und eine hintere granuläre Hälfte nochmals besonders hervorgehoben. Die weitere Differenzierung der Inselregion in cytoarchitektonische Einzelfelder wird Aufgabe späterer Untersuchungen sein.

e) *Die occipitale Hauptregion.*

Was von der Regio postcentralis gesagt wurde, gilt mutatis mutandis auch von dieser Hauptregion. Sie ist zwar als Gesamtbezirk von bestimmt charakterisierter Textur allenthalben nachweisbar, unterliegt aber im einzelnen starken Modifikationen, auch bezüglich der Zahl der Einzelareae. Ihre Identifizierung bei den meisten Hauptgruppen der Mammalier ist schon deswegen unschwierig, weil zu ihr die meist leicht erkennbare und absolut konstante Area striata oder Feld 17 — die histologische „Sehsphäre" der Autoren — gehört. Das Hauptkennzeichen ist die ungewöhnlich mächtige Ausbildung der inneren Körnerschicht, neben der Schmalheit der Rindenbreite, dem großen Zellreichtum und den durchgehend kleineren Zellelementen. Ihre Lage hat sie stets am Occipitalpol und dessen Nachbarschaft, bald mehr auf der Innen-, bald mehr auf der Außenfläche der Hemisphäre. Sehr verkümmert ist sie beim Igel.

f) *Die temporale Hauptregion.*

Auch sie kann nur als Strukturgebiet im ganzen, nicht in ihren Einzelfeldern durch die Säugetierreihe mit Sicherheit homologisiert werden. Als Gesamtzone ist sie aber, obwohl ihr zellulärer Bau bei den meisten Tieren, abgesehen vom Menschen, wenig charakteristische Merkmale besitzt und in hohem Grade variiert, durchaus konstant und bei allen Ordnungen schon durch ihre Lage erkennbar. An relativer Ausdehnung ihrer Ober-

fläche nimmt sie im Vergleich zum Menschen und den Primaten überhaupt bei niedriger stehenden Sippen entschieden ab. Man vergleiche Feld 20, 21 und 22 in den Hirnkarten der verschiedenen Tiere miteinander.

g) *Die cinguläre Hauptregion.*

Eine etwas größere Gleichartigkeit in Lage und Gesamtgestaltung als die letztgenannten besitzt die Regio cingularis. Sie unterscheidet sich in ihrer Cytotektonik im ganzen, trotz zahlreicher Unterfelder, die sie bei manchen Tieren aufweist, doch derart von der übrigen Rinde und hat außerdem eine so konstante Lage unmittelbar nach außen vom Corpus callosum, daß ihr Nachweis nirgends, auch nicht bei den balkenlosen Marsupialiern und Monotremen unüberwindliche Schwierigkeiten macht. Dem Schichtenbau nach zerfällt sie allenthalben wie die Inselregion in zwei völlig verschiedene Hauptabschnitte, eine agranuläre *Subregio praecingularis* und eine granuläre *Subregio postcingularis*, von denen jede wieder bei den einzelnen Sippen in eine größere oder geringere Anzahl differenter Strukturtypen sich differenziert hat.

h) *Die retrospleniale Hauptregion*

grenzt sich vom hinteren Abschnitt der Regio cingularis als ein durch Rückbildung mehrerer Grundschichten ausgezeichneter Bezirk von überaus wechselnder Größe und tektonischer Entfaltung ab. Seiner Lage nach entspricht dieses Strukturgebiet etwa dem Isthmus Gyri cinguli; es besitzt bei manchen makrosmatischen Sippen eine außerordentlich mächtige Ausdehnung und gliedert sich in zahlreiche Areae, beispielsweise beim Kaninchen in sieben bis acht (Figur 107), bei anderen, besonders den Primaten, ist es ganz rudimentär entwickelt und besteht nur aus einem bis höchstens drei Feldern (Figur 86, 91 und 97). In Übereinstimmung mit der sehr verschiedenen räumlichen Ausdehnung der Region wechselt natürlich auch ihre Lage an der Oberfläche außerordentlich, wie ein Vergleich der Hirnkarten zeigt.

i) *Die hippokampale Hauptregion*

ist neben der Regio praecentralis und insularis das absolut konstanteste einheitliche größere Strukturgebiet in der Säugerreihe. Es gehört zu den heterogenetischen Formationen und ist zufolge seines atypischen Schichtungscharakters ohne weiteres an allen Mammaliergehirnen identifizierbar. Es umfaßt die Rinde nach innen vom *Sulcus rhinalis posterior* bis zum *Sulcus hippocampi,* also das Caput Gyri hippocampi resp. einen Teil des Lobulus pyriformis oder deren Homologa, ferner die Tiefenrinde des Sulcus hippocampi selbst; sie setzt sich in unseren Diagrammen aus den Feldern 27, 28, 35, 48 und 49, sowie deren Unterabteilungen zusammen.

k) *Die olfaktorische Hauptregion*

wird durch rudimentäre Rindenformationen gebildet, deren Schichtenbau ganz atypisch ist und sich nicht auf den Grundtypus zurückführen läßt. Manchmal kann man eine Art I. und VI. Schicht unterscheiden, meist fehlt aber jede eigentliche Schichtung (Tub. olf. und Nucl. am.); sie verhält sich also ähnlich wie die eigentliche Hippokampusrinde, nur daß ihre Schichten sich noch weniger voneinander differenziert haben, wie dort. Ihr Vorkommen und vor allem ihre Größe in der Mammalierreihe ist sehr inkonstant. Eine überaus mächtige Entwicklung erlangt sie bei manchen im übrigen einfach organisierten makromatischen Tieren, wie dem Igel, wo sie ungefähr ein Drittel der Gesamtrindenfläche ausmacht und fast den ganzen Lobus pyriformis und den Lobus olfactorius anterior bedeckt; auch bei kleinen Nagern ist sie stark ausgebildet und umfaßt die Hälfte und mehr (Ziesel) vom Lobus pyriformis. Im Gegensatz dazu ist sie bei mikrosmatischen Sippen stark verkümmert und beschränkt sich bei den Lemuriden z. B. auf die allervorderste Spitze des Schläfenlappens und bei Primaten konnte ich ein sicheres Homologon überhaupt nicht mehr feststellen.

3. Das Persistieren von Einzelfeldern.

Gleich den Hauptregionen weisen auch manche histologische Einzelareae eine große Konstanz in der Tierreihe auf, sei es, daß sie durch die ganze Säugetierklasse persistieren, sei es, daß

sie bei der Mehrzahl von Ordnungen nachweisbar sind, bei anderen dagegen fehlen. Für das Verständnis des Prinzips der kortikalen Differenzierung ist es bedeutungsvoll, daß zu den absolut konstanten Feldern meist solche Typen gehören, deren Schichtung eine ganz spezifische Umwandlung des Grundtypus erfahren hat, also jene Typen, welche oben als heterotypische und heterogenetische Formationen beschrieben wurden. Solcher homologer Felder habe ich bereits in der V. Mitteilung zur histologischen Rindenlokalisation zwei: die *Area striata* und die *Area gigantopyramidalis* für die Mehrheit aller Mammalierordnungen nachweisen und deren topische Lokalisation im einzelnen für eine größere Anzahl von Tieren bestimmen können.

An den bisher untersuchten Gehirnen können als sichere Homologe die folgenden Areae bezeichnet werden:

Feld 1 (resp. 1—3) = *Area postcentralis:* entsprechend dem Gyrus centralis posterior der Primaten;

Feld 4 = *Area gigantopyramidalis:* den Gyrus centralis anterior der Primaten ganz oder zu einem Teil umfassend;

Feld 6 = *Area frontalis agranularis:* in dem Teil des Frontalhirns gelegen, welcher unmittelbar oral an Feld 4 anschließt;

Feld 5 = *Area praeparietalis:* im vordersten Abschnitt des Lobus parietalis; nur bei einem Teil der Gehirne sicher vorhanden und vielfach mit Feld 7 oder auch Feld 1 verschmelzend;

Feld 13—16 = *Area insularis:* als Gesamtbezirk der insulären Hauptregion;

Feld 17 = *Area striata:* in der Calcarinarinde der Primaten und deren morphologischen Homologen;

Feld 18 = *Area occipitalis:* nach vorne von Feld 17 im Lobus occipitalis; nur bei den höheren Säugern sicher nachweisbar;

Feld 26 = *Area retrosplenialis:* am hinteren Umfang des Spleniums;

Feld 27 = *Area praesubicularis:* nach außen vom Subiculum, absolut konstant in der ganzen Mammalierreihe;

Feld 28 = *Area entorhinalis:* nach innen vom Sulcus rhinalis posterior, also auf dem Lobus pyriformis und seinen Homologa, gleichfalls bei allen untersuchten Tieren konstant vorhanden;

Feld 35 = *Area perirhinalis:* Übergangsrinde zwischen Archipallium und Neopallium.

Feld 51 = *Area praepyriformis:* bei Makrosmatikern teilweise von mächtiger Entwicklung.

Die Homologie aller dieser Felder stützt sich, wie nochmals ausdrücklich bemerkt werden soll, nicht allein auf die Ähnlichkeit im zellulären Schichtenbau, sondern in vielen Fällen vorwiegend auf die Übereinstimmung der Lage und mehr noch der Lagebeziehung zu homologen Nachbarfeldern. Man darf eben nicht vergessen, daß ein Strukturtypus in der Entwicklungsreihe zumeist starke Umwandlungen durchmacht und daß demgemäß die spezifische Tektonik einer Area im Einzelfalle bei einer Spezies oder einer Sippe so hochgradig modifiziert sein kann, daß kaum mehr eine äußere Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Felde selbst nächstverwandter Gruppen besteht, geschweige denn, daß es möglich wäre, sie ohne weiteres auf Grund ihres histologischen Baues zu identifizieren. In solchen Fällen läßt sich die Homologie eines Rindenfeldes nicht sowohl aus der Gleichartigkeit des histologischen Baues, als vielmehr aus der Übereinstimmung in der Lage und der Beziehung zu homologen Nachbarfeldern, sowie unter Umständen entwicklungsgeschichtlich erweisen. Die Homologie von Feldern bei verschiedenen Arten steht trotz großer Differenzen im inneren Bau dann fest, wenn die angrenzenden Areae die nämlichen sind bei allen Tieren. Als Beispiel haben wir bereits oben auf Feld 1 bei Hapale und Lemur hingewiesen (Seite 161 und 168).

Ähnlich verhält es sich mit vielen anderen Areae und auch mit der Homologie größerer regionärer Bezirke, wie beispielsweise der temporalen Hauptregion. Auch hier wäre aus der Querschnittstektonik allein ohne Berücksichtigung der Gesamttopographie in vielen Fällen die Homologie nicht einwandsfrei zu entscheiden. Aber auch dann noch bleibt eine nicht unbeträchtliche Zahl von Areae bestehen, wo die Homologie selbst mit nächststehenden Tieren nur unsicher oder zuweilen gar nicht zu erweisen ist (z. B. Feld 8 bei Kaninchen und Ziesel). Hier ist noch sehr viel sorgfältige vergleichend-anatomische Arbeit zu leisten.

VI. Kapitel.

Die Verschiedenheiten der kortikalen Feldergliederung.

Die Abweichungen in der Feldereinteilung der Großhirnrinde sind der Natur der Sache nach zahlreicher als die Übereinstimmungen bei verschiedenen Tieren. Sie betreffen, wie aus der Beschreibung der Einzelgehirne hervorgeht, teils größere strukturelle Einheiten wie die Hauptregionen, teils die kleineren Areae. Es handelt sich dabei entweder um Gestalts-, Lage- und Größendifferenzen von solchen Bezirken, also gewissermaßen um äußerliche Momente, oder aber es liegen spezifische tektonische Differenzierungen von Rindenterritorien vor, auf Grund deren es bei einer Sippe zur Anlage neuer Felder oder umgekehrt zur Rückbildung, Verkümmerung oder Verschmelzung von Feldern, Feldergruppen und ganzen Hauptregionen gekommen ist.

Man wird demgemäß berechtigt sein, wesentliche und unwesentliche Differenzen in der topischen Rindengliederung von vornherein auseinander zu halten. Zu den ersteren zählen die Variationen in der Größe, Lage und Gestalt der Einzelfelder, zu den letzteren das Neuauftreten von Feldern oder Regionen bei gewissen Gruppen, also Neuerwerbungen einerseits und andererseits die Verschmelzungen oder Rückbildungen von solchen. Natürlich lassen sich aber diese verschiedenen, die spezielle Gestaltung der Rindentopographie bei einer Art bedingenden Faktoren nicht streng trennen, da sie im Einzelfalle meist miteinander konkurrieren.

1. Unwesentliche Variationen.

Die hierher gehörigen Verschiedenheiten in der äußeren Form und Lage der Einzelfelder sind so zahlreich und, schon durch die Gestalt der Hemisphären und die speziellen Furchenverhält-

nisse bedingt, so mannigfaltige, daß es unmöglich ist, alle Einzelheiten aufzuzählen. Das meiste ergibt sich aus der obigen Beschreibung der Hirnkarten und aus ihrem Vergleiche von selbst; manche wichtigere Abweichungen sind auch bereits im fünften Kapitel unter den Hauptregionen hervorgehoben. Es mag daher

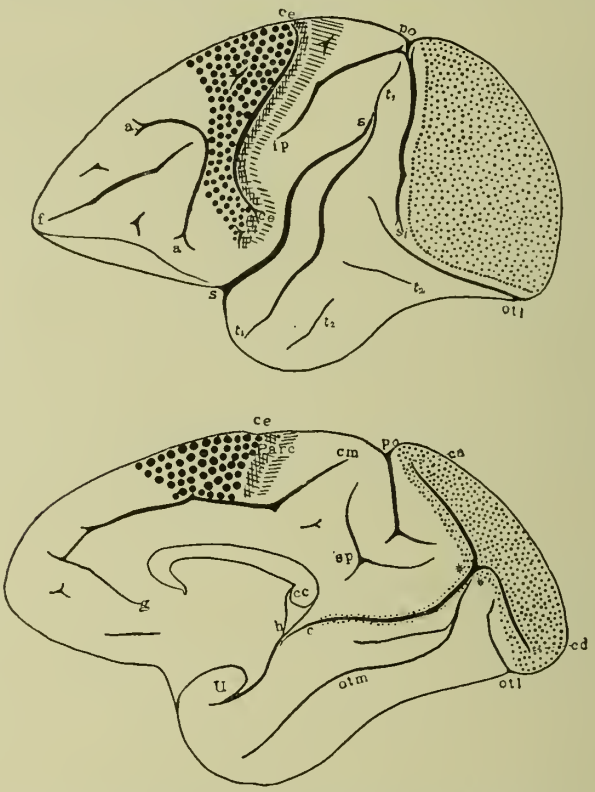


Fig. 112 und 113. Lage der Area gigantopyramidalis (4), Area striata (17) und Regio postcentralis bei den Cercopithecinae. Die Zeichen für die einzelnen Felder sind die gleichen wie in den obigen Hirnkarten.

genügen, einige Beispiele herauszugreifen, um an ihnen das Prinzip der vergleichenden Feldertopographie zu erläutern. Hierzu eignen sich selbstverständlich nur solche Areae, welche einerseits absolut konstant sind und deren Homologie andererseits keine Zweifel zuläßt. Als solche kommen Feld 4, 6, 17, 27, 28, 35, sowie die retrospleniale Hauptregion im ganzen in Betracht.

Wir wollen uns in der Hauptsache auf die auch physio-

logisch wichtigen Felder 4 und 17 beschränken und im Anschluß daran Feld 28 mehr kursorisch betrachten. Über die Variabilität einzelner Regionen wird bei den wesentlichen Differenzen der Lokalisation zu handeln sein.

Feld 4 oder die *Area gigantopyramidalis* bildet einen Hauptteil des durch neuere Forschungen aufs genaueste bekannten elektromotorischen Bezirkes der Hemisphärenoberfläche, ohne sich jedoch mit diesem völlig zu decken (Sherrington und Grünbaum, C. und O. Vogt, Mott und Halliburton). Infolge dieser Beziehung zu einem hinreichend lokalisierten funktionellen Zentrum gebührt unserer Area auch physiologisch ein erhöhtes Interesse; man hat sie vielfach geradezu als *„motorisches Rindenfeld"* be-

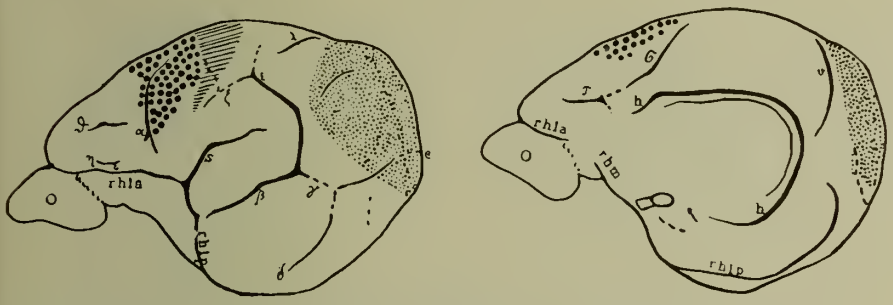


Fig. 114 und 115. Lage der Area gigantopyramidalis und der Area striata beim Känguruh (*Macropus penicillatus*). Siehe meine V. Mitteilung 1906.

zeichnet, ohne allerdings zu berücksichtigen, daß sie räumlich — namentlich nach vorn zu — nur einen Teil desselben ausmacht. Wir haben nun gesehen, daß in bezug auf die äußere Lage und Gesamtkonfiguration dieses Feldes durch die ganze Mammalierreihe eine gewisse Übereinstimmung besteht insofern, als es überall in das mittlere oder vordere Drittel der Hemisphäre fällt, also dem Stirnpol mehr oder weniger angenähert ist und auch vorwiegend auf der lateralen Konvexität sich ausbreitet. Gleichwohl sind aber die speziellen lokalisatorischen Differenzen doch so erhebliche, daß man für jede größere Gruppe einen eigenen Lokalisationstypus aufstellen könnte. Daß dabei auch das überaus verschiedene Verhalten zu den Furchen eine Rolle spielt, werden wir unten noch näher kennen lernen.

In der äußeren Form des Feldes besteht eine größere Ähnlichkeit unter Primaten und Prosimiern, also zwischen Mensch, Affe und Halbaffe. Es findet sich hier, trotz gewisser Unterschiede im einzelnen, die teilweise bereits oben besprochen sind, annähernd der gleiche Flächenbezirk abgegrenzt, nämlich die Gestalt eines mit der Spitze nach unten gekehrten, in der Hauptsache vertikal gestellten, nur nach hinten etwas geneigten keilförmigen Feldes, das auf der Mantelkante gewissermaßen reitet und dessen breitere Basis auf die Medianfläche mehr oder weniger weit hinüberreicht (Figur 112 und 113; siehe auch Figur 130 von Hapale). Ähnlich verhält es sich, wie früher gezeigt, bei Makropus (Figur 114 und 115) und auch bei Karnivoren konstatiere ich im großen ganzen eine keilförmige Gestalt des Feldes, nur daß

Fig. 116 und 117. Dasselbe wie die vorigen Figuren vom Marder (*Mustela foina*).

hier die untere Spitze im Winkel nach hinten abgeknickt ist (vgl. Figur 116 und 117 von *Mustela*). Im Gegensatz dazu besitzt das Feld bei Ungulaten eine horizontale Lage längs der oberen Mantelkante und vorwiegend nach innen vom Sulcus coronalis (*Capra* und *Sus,* Figur 118 und 119). Bei Insektivoren und Rodentiern *(Erinaceus, Lepus, Spermophilus)* liegt es ganz horizontal und dehnt sich hauptsächlich längs der dorsalen Hemisphärenkante und deren Nachbarschaft aus, und bei *Pteropus* schließlich nimmt es eine Mittelstellung ein, liegt aber zu einem beträchtlichen Teil auf der Innenfläche.

Was die relative Lage von Feld 4 anlangt, so zeichnet sich der Mensch dadurch aus, daß sein Feld 4 infolge der mächtigen Entwicklung des Stirnhirns *(Regio frontalis)* von allen Säugern am weitesten kaudalwärts gerückt ist. Es gehört beim Menschen

dem mittleren Drittel der Hemisphärenlänge an, während es bei Affen und Halbaffen etwa an der Grenze von vorderem und

Fig. 118 und 119. Dasselbe von der Ziege (*Capra hircus*).

Fig. 120 und 121. Area striata beim Zwergmoschustier (*Tragulus minima*). Das in Kreisen gezeichnete Feld kaudal vom Corpus callosum entspricht der Regio retrosplenialis. Es ist sehr groß und greift beträchtlich auf die Konvexität über.

mittlerem Drittel, bei Chiropteren, Insektivoren und Rodentiern ausschließlich im vorderen Drittel, unmittelbar hinter dem Stirnpol gelegen ist; Karnivoren, Ungulaten, und von den Marsu-

pialiern in gewissem Sinne die Makropiden, stehen in der Mitte zwischen den genannten Extremen. Zu beachten ist auch, daß der Anteil der Medianseite ein sehr wechselnder ist. Bei allen Primaten, ganz besonders beim Menschen, besitzt die Area gigantopyramidalis eine recht beträchtliche Ausdehnung nach innen von der Mantelkante, auf dem Lobulus paracentralis und dessen Homologen; relativ noch größer ist diese bei *Pteropus,* kleiner bei Lemuriden, noch geringer bei *Erinaceus, Lepus* und

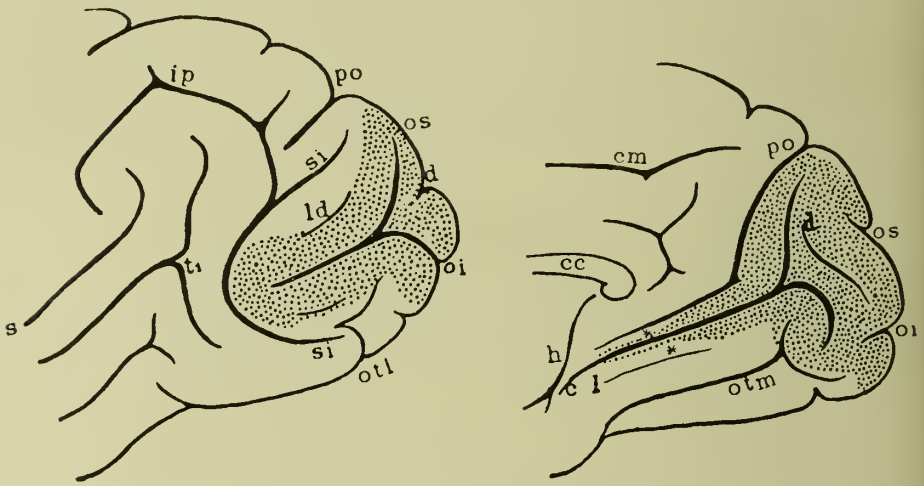


Fig. 122 und 123. Area striata beim Orang-Utang (*Simia satyrus*). Bei * * versinken die Grenzen des Feldes ganz in der Furchentiefe.

cc = corp. callos., c = sulc. calcarinus, cm = s. callosomarg., po = s. parieto-occip., si = s. simialis, os und oi = s. opercularis sup. und infer., d = s. descendens, otm = s. occ.-temp. med., otl = s. occ.-temp. lat., ld. = s. limitans dorsalis, l = sulc. lingualis, s = s. sylvius, t_1 = s. temp. sup. Die Bezeichnungen gelten auch für die folgenden Figuren.

Spermophilus und verschwindend klein bei manchen Karnivoren, wie *Canis, Mustela, Cercoleptes,* größer dagegen wieder bei Ungulaten *(Capra, Sus).*

Auch hinsichtlich der relativen und absoluten Größe ergibt der Vergleich verschiedener Säugetiersippen interessante allgemeine Beziehungen. Zweifellos ist die Gesamtfläche von Feld 4 absolut am größten beim Menschen (unter den von mir lokalisierten Tieren), die relative Größe dagegen — gemessen an der Gesamtrindenfläche einer Hemisphäre — dürfte beim Menschen am geringsten

sein[1]). Während die Area gigantopyramidalis bei den niederen Affen (Cercopithecinae, Hapalidae) und den Lemuren schätzungsweise[2]) im Durchschnitt etwa $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ der Gesamtrinde ausmacht, umfaßt sie beim Menschen kaum $^1/_{100}$ derselben, also im Verhältnis viel weniger von der ganzen Rindenmasse. Relativ umfangreich ist das Feld bei

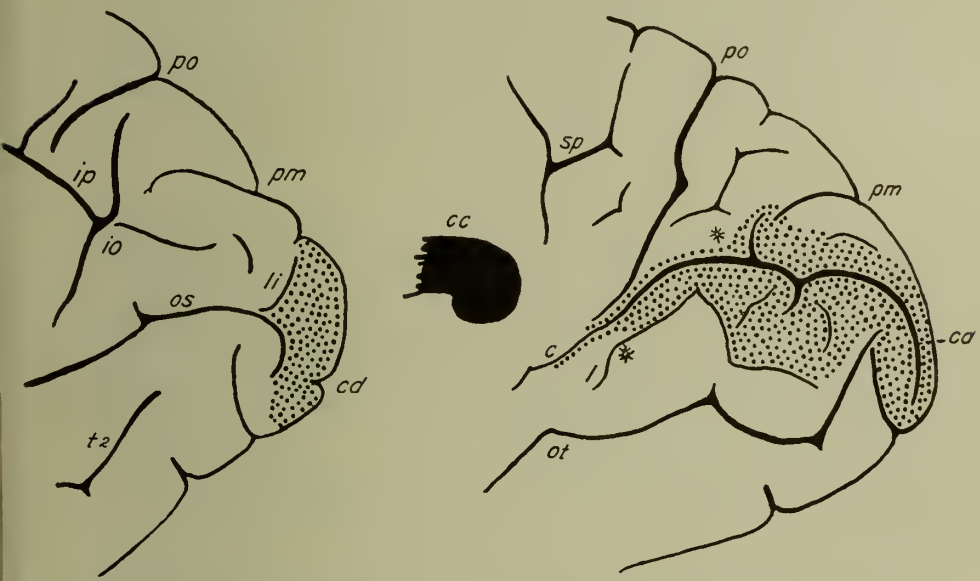


Fig. 124 und 125. Area striata beim Menschen (Europäer), links lateral, rechts medial. Das Feld liegt fast ausschließlich auf der Medianseite und greift kaum über den Occipitalpol auf die Konvexität. Die laterale Ausdehnung in Figur 124 ist perspektivisch noch zu groß gezeichnet. An den Stellen, wo der Stern steht, verschwindet die Area in der Tiefe der Furche c. Siehe auch Fig. 94 und 95.

Karnivoren, namentlich Cercoleptes, auffallend klein dagegen bei Pteropus und bei Lepus, Spermophilus und Erinaceus.

Über die Tragweite dieser Feststellungen wird unten im III. Abschnitte noch einiges zu sagen sein. Auch die Beziehungen

---

[1]) Ob nicht bei manchen sehr großen Säugetieren, wie Pferd, Rind, Elefant, gewissen Raubtieren, die Verhältnisse anders liegen und namentlich die absolute Größe des Feldes diejenige beim Menschen übertrifft, wird die spätere Forschung entscheiden müssen.

[2]) Genaue absolute Zahlen werden im neurobiologischen Institute durch systematische Messungen zurzeit gewonnen.

des Feldes zu gewissen Furchen werden am besten dort im Zusammenhange erläutert.

Feld 17 — *Area striata* — genießt ebenfalls eine erhöhte physiologische Bedeutung, da es mit dem nach klinischen und pathologischen Erfahrungen in engster Beziehung stehenden Rindengebiet der sogenannten *„Sehsphäre"* der Autoren zusammenfällt (Henschen). Die Variationen seiner räumlichen Lokalisation sind noch weitgehender als die von Feld 4. Sie ergeben sich schon daraus, daß es bei manchen Tieren, z. B. den Primaten und Prosimiern, an eine sehr ausgeprägte Furche, den Sulcus calca-

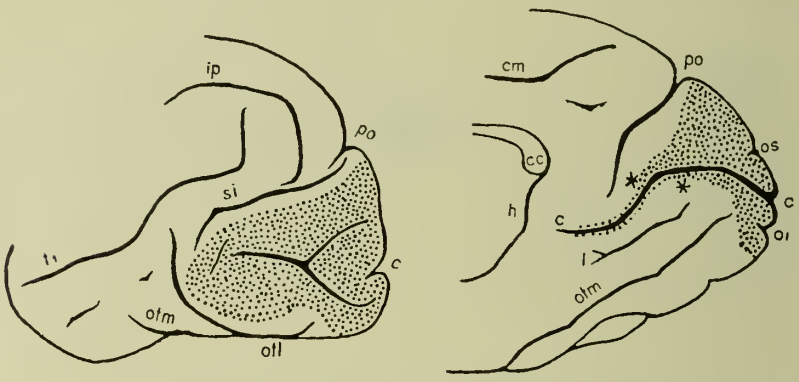


Fig. 126 und 127. Area striata von *Semnopithecus leucoprymnus*.

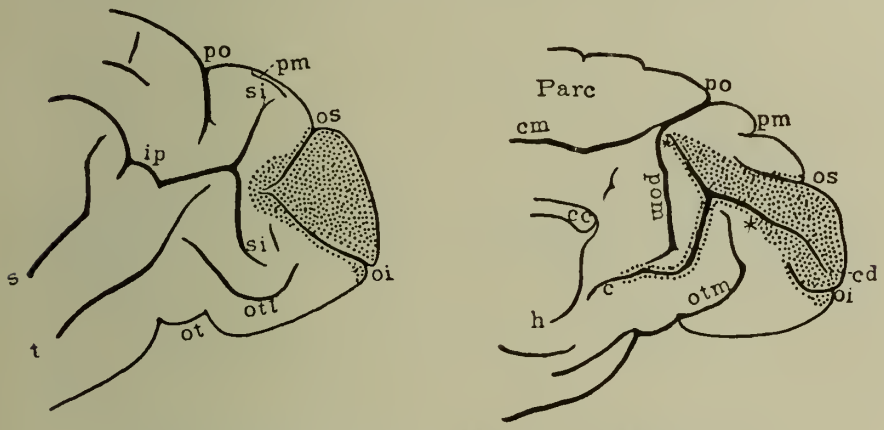
rinus, sich anlehnt, während bei der Mehrzahl aller Ordnungen eine solche Furche gänzlich fehlt.

Hinsichtlich der Lage im allgemeinen besteht bei allen Mammaliern eine gewisse Übereinstimmung insofern, als das Feld durchgehends am Occipitalpol und seiner Umgebung lokalisiert ist[1]); im besonderen dagegen, namentlich bezüglich der Verteilung auf die mediale und laterale Hemisphärenfläche, unterliegt es durchgreifenden Unterschieden bei den einzelnen Tieren und nicht selten schon bei den nächstverwandten Sippen. Wir müssen uns hier auf die Hervorhebung des Wesentlichen beschränken. Auf

[1]) Die abweichenden Darstellungen von Köppen und Löwenstein bei Ungulaten und Karnivoren, sowie von Watson bei Insektivoren, beruhen auf einer irrtümlichen Homologisierung (vgl. meine V. Mitteilung).

Rassenunterschiede beim Menschen werden wir unten noch zurückkommen.

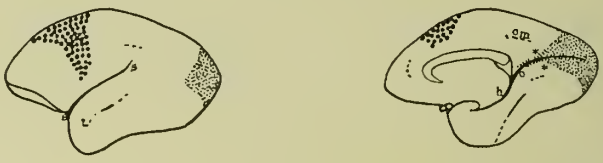
Ihrer äußeren Form nach stellt die Area striata, von wenigen Ausnahmen abgesehen, ein dem Occipitalpol kappenartig aufgestülptes Feld, also eine sogenannte Endkalotte dar, das sich jedoch nach innen und außen in sehr verschiedenem Umfange ausdehnt und daher eine sehr wechselnde Lage erhält. Während sie beim Menschen (Europäer, Figur 94 und 95) fast ganz auf die Medianseite, und zwar vorwiegend auf die Rinde des Sulcus calcarinus beschränkt ist, hat sie bei den Affen (außer Hapale), namentlich bei Anthropoiden (Figur 122), die weitaus größere



Figur 128 und 129. Area striata vom Wollaffen (*Lagothrix lagothrica*).

Ausdehnung an der lateralen Konvexität und verteilt sich bei den Krallenaffen, Lemuren und Makrochiropteren annähernd zu gleichen Teilen auf die Innen- und Außenfläche. Bei Karnivoren (Figur 116 und 117) ist, wie beim Menschen, der mediale Umfang des Feldes zumeist größer als der laterale (namentlich bei Canis in erheblichem Maße), ebenso bei vielen Ungulaten (Figur 118 und 119). Im Gegensatz dazu ist das Feld bei manchen von mir untersuchten Nagern, wie Lepus, Spermophilus (Figur 106—109) und übrigens auch bei Tragulus (Figur 120 und 121), ganz auf die Konvexität gerückt. Unter den Beuteltieren verhält sich Makropus (Figur 114 und 115) ähnlich wie die Affen. Besonders zu beachten ist, daß die Area striata bei den letztgenannten Gruppen

gleichzeitig stark an die dorsale Hemisphärenkante hinaufgerückt ist, während sie beim Menschen viel ventraler liegt. Dies hängt offenbar mit der stärkeren Entwicklung der retrolimbischen Partien, sowie des Lobus pyriformis bei jenen zusammen, durch deren überwiegendes Wachstum, wie mir scheint, die angrenzenden Rindenbezirke nach oben verdrängt worden sind.



Figur 130 und 131. Area striata vom Krallenaffen (*Hapale jacchus*).

Fig. 132 und 133. Area striata vom Mohrenmaki (*Lemur macaco*).

Figur 134 und 135. Area striata vom Nachtaffen (*Nycticebus tardigradus*).

Wie sehr übrigens selbst bei verschiedenen Familien ein und derselben Ordnung oder sogar bei verschiedenen Gattungen der gleichen Familie die Lage der Area, namentlich ihre Beziehung zu den in Betracht kommenden Furchen variieren kann, zeigt ein Vergleich verschiedener Simier.

In Figur 122 und 123 *(Simia satyrus)* ist medial der ganze Cuneus, d. h. die gesamte zwischen dem Sulcus calcarinus (c) und dem Sulcus parieto-occipitalis (po) gelegene Windungsfläche von der Area ausgefüllt, lateral der überwiegende Teil des kaudal vom Sulcus simialis (si) zungenförmig ausge-

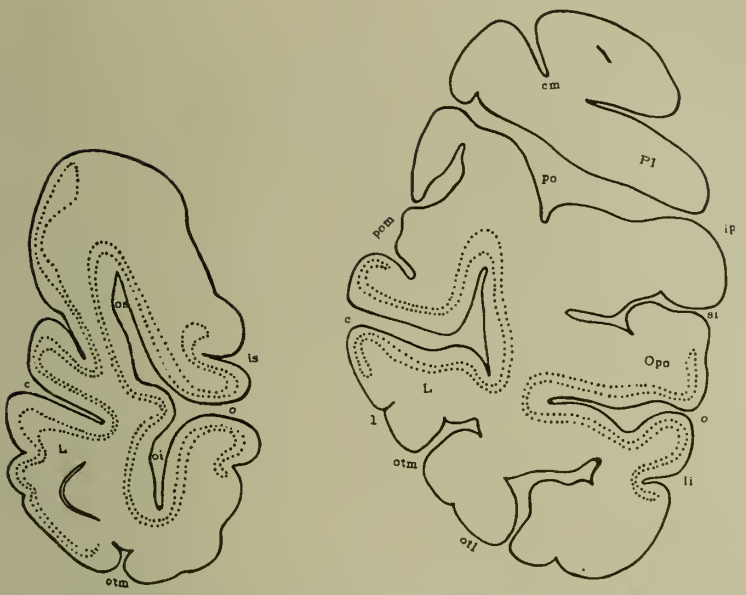


Fig. 136 und 137. Zwei Frontalschnitte durch die Occipitalregion des *Orang-Utanggehirns* in verschiedenem Abstande vom Pole. — Ausdehnung der Area striata (Calcarinatypus) durch punktierte Doppellinie angegeben. Die linke Seite der Figuren entspricht der Medianseite der Hemisphäre. (Vgl. die entsprechenden Schnitte vom Menschen, Fig. 87, Seite 141.)

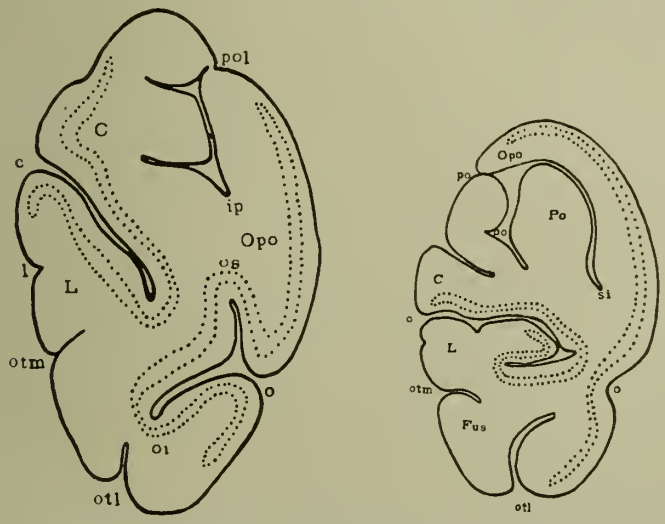


Fig. 138 und 139. Dasselbe wie die vorigen Figuren von zwei niederen Affen (*Semnopithecus* und *Macacus*). Die Abkürzungen siehe Fig. 122. L = Gyr. ling., C = Cuneus.

breiteten sogenannten Operculum occipitale. Man vergleiche damit Figur 124 und 125 von *Homo*.

In Figur 126 und 127 *(Semnopithecus leucoprymnus)* wird auf der Konvexität das ganze Operculum bedeckt, dagegen medial nur der größere Teil des Cuneus; bei *Cercopithecus* und *Macacus* (Figur 112 und 113) tritt dieses Verhalten in noch gesteigertem Maße hervor, indem der Anteil des Cuneus gegenüber der mächtig entwickelten lateralen Operculumfläche immer mehr zurücktritt und bei *Lagothrix lagothrica* (Figur 128 und 129) ist weder das Operculum noch der Cuneus von der Area ganz eingenommen. *Hapale jacchus* und *penicillata* (Figur 130 und 131) nähern sich dem Verhalten von Simia und ebenso steht es unter den Halbaffen bei *Lemur macaco* (Figur 132 und 133) und *Nycticebus tardigradus* (Figur 134 und 135). Bei letzteren wird die Ähnlichkeit mit Simia dadurch noch größer, daß auf der

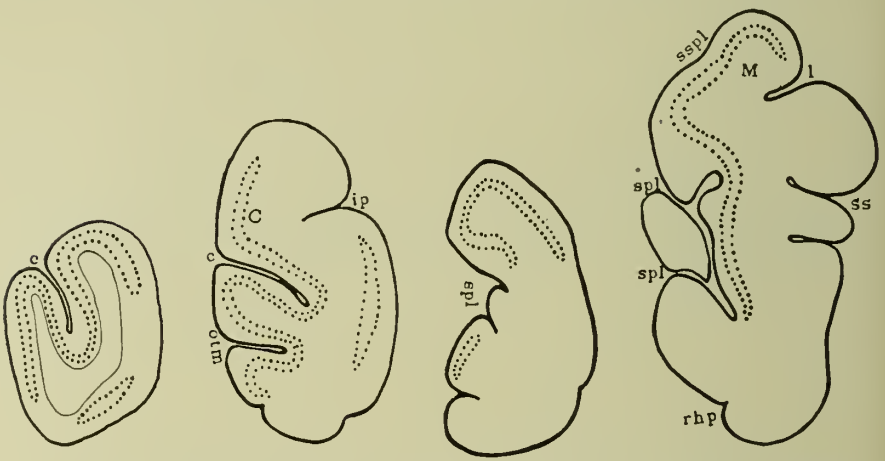


Fig. 140, 141, 142 und 143. Dasselbe wie vorige Figuren von *Hapale, Lemur, Pteropus* und *Felis*. Man beachte besonders bei letzteren die vorwiegende Lage an der Medianfläche.

lateralen Occipitalfläche ein Sulcus simialis (si) ausgebildet ist und dadurch eine Art Operculum occipitale zustande kommt, das nun wie dort ganz von unserem Felde 17 eingenommen wird.

Noch besser lassen sich diese lokalisatorischen Besonderheiten, namentlich das Verhalten zu den Furchen, an Schnittdiagrammen demonstrieren. Die Figuren 136—139 stellen von drei Affenfamilien, die Figuren 140—143 von vier verschiedenen Ordnungen Frontalschnitte durch den Occipitallappen in der Gegend der größten Ausdehnung der Area striata dar. Bei Simia, Semnopithecus und Macacus hat die Area auf der lateralen Seite mindestens eine ebenso große Ausdehnung wie an der medialen; bei Simia ist der laterale Anteil des Feldes infolge der Ausbildung einer tiefen Fossa opercularis (o), in welche ein großer Teil der Oberfläche eingestülpt ist, zweifellos weit größer, als der mediale. Bei Hapale, Lemur (Fig. 140 und 141) und ganz

besonders Felis ist im Gegensatz dazu die mediale Fläche viel ausgedehnter. Bei Pteropus und Felis (Fig. 142 und 143) liegt die Area sehr weit dorsalwärts.

Nicht geringer sind die Unterschiede in der Größe oder Flächenausdehnung des Feldes 17 bei den einzelnen Säugetiergruppen, wie schon die äußerliche Betrachtung der obigen Hirnkarten zeigt. Sicheren Aufschluß können jedoch nur systematische Messungen geben; da solche noch ausstehen, müssen wir uns vorläufig mit Schätzungen nach dem Augenmaß begnügen, welche jedoch angesichts der augenfälligen Größendifferenzen hinreichend zuverlässige Relationen ergeben. Die absolut größte Area striata besitzen unter den von mir untersuchten Tieren die größeren Affen, von den Anthropoiden namentlich der Orang-Utang. Durch die starke Ausbildung des Operculum occipitale und die Anlage einer wahren Fossa opercularis auf diesem (Figur 136), hat sich hier neben der medialen Area eine mächtige laterale Rindenfläche entfaltet, welche diejenige der menschlichen Calcarinarinde (Figur 87) an Umfang stark übertrifft. Entsprechend der geringeren Gesamtrindenfläche bei kleineren Tieren, also an kleineren Gehirnen, verringert sich auch die absolute Größe der Area striata; dies trifft schon für die meisten Cercopithecinen und dann noch mehr für die Lemuren zu. An noch kleineren Gehirnen nimmt die Flächenausdehung entsprechend mehr ab. Ob bei den ganz großen Säugern, etwa bei gewissen mächtigen Karnivoren, Ungulaten und Cetaceen die absoluten Zahlen höhere sind als bei den aufgeführten Affen und beim Menschen, müssen spätere Untersuchungen entscheiden.

Wichtiger ist meines Erachtens das relative Flächenmaß eines Rindenfeldes und da zeigt es sich, — soweit mein Material Schlüsse zuläßt —, einerseits daß die relative Größe der Area striata durchaus nicht etwa proportional ist der Größe des Gehirns, d. h. dessen Volumen oder Rindenfläche, daß sie aber andererseits auch keine konstante Beziehung zur Organisationshöhe der betreffenden Tiergruppe erkennen läßt. Der Mensch besitzt unstreitig eine relativ sehr kleine Area striata; ihre Fläche dürfte etwa $^1/_{50}$, d. i. 2%, der ganzen Rindenoberfläche betragen. Bei vielen Affen schon ist das Verhältnis ein wesentlich anderes, hier bildet sie mindestens 10% der Gesamt-

rinde, d. i. relativ zehnmal mehr. Ähnlich oder noch günstiger verhält es sich bei Lemur; man wird nicht weit fehlgehen, wenn man annimmt, daß die Area striata hier nahezu 15% der Hemisphärenoberfläche einnimmt. Recht groß auch ist ihre relative Flächenausdehnung bei Pteropus, geringer dagegen unzweifelhaft bei Cercoleptes, wie überhaupt bei Karnivoren und Ungulaten und noch kleiner, infolge des starken Übergewichts des Archipalliums bei Insektivoren und Rodentiern.

Was diese angeführten lokalisatorischen Differenzen, namentlich die beträchtlichen Größenunterschiede der Area striata physiologisch zu bedeuten haben, läßt sich einstweilen im einzelnen nicht sagen. Bemerkenswert ist es allerdings, daß bei den Affen und Halbaffen, die man wohl als gute Augentiere ansprechen darf, das fragliche Feld eine relativ große Flächenentfaltung (bis 15% der Gesamtrinde) und gleichzeitig auch eine sehr charakteristische Differenzierung seines inneren Schichtenbaues (in gewissem Sinne auch beim Menschen) erfahren hat, während andererseits die Nager und mehr noch der Igel[1]), entsprechend ihrem mangelhafteren Sehvermögen, eine in der Fläche nur kümmerlich entwickelte und tektonisch wenig differenzierte Area striata besitzen.

Umgekehrt sehen wir, daß hochentwickelte Riechtiere, wie gerade die Rodentier und Insektivoren, deren Hirnorganisation im übrigen eine dürftige ist, auch eine außerordentlich ausgedehnte und reich differenzierte kortikale Riechfläche entwickelt haben, welche nahezu die Hälfte der ganzen Rindenfläche betragen kann, während schlechte Riecher, wie die Primaten nur eine äußerst kleine „Riechregion“ haben.

Feld 28 — *Area entorhinalis* — stellt, wie wir gesehen haben, neben der Area praesubicularis das konstanteste Strukturgebiet der Großhirnrinde in der ganzen Säugetierreihe dar; es ist bei allen Ordnungen in typischer Ausprägung vorhanden, es sei denn, daß es bei den von mir nicht untersuchten Cetaceen

[1]) Beim Maulwurf, dessen Sehorgan sehr weitgehend verkümmert ist, konnte ich ein Homologon der Area striata cytoarchitektonisch nicht sicher feststellen. Vielleicht vermag die Myeloarchitektonik in solchen Fragen späterhin noch manche Zweifel zu lösen.

fehlte[1]). Ungeachtet dieser absoluten Konstanz variiert es bei den einzelnen Sippen in außerordentlich weitem Umfange und zwar unterliegt es keinem Zweifel, daß seine Flächenentfaltung bei den Makrosmatikern durchwegs größer ist als bei Mikrosmatikern. Dementsprechend ist das Feld bei den Primaten relativ am kleinsten und unter diesen zeichnet es sich bei den Tieraffen durch eine ganz besonders verkümmerte Entwicklung aus. Beim Menschen dürfte seine Fläche schätzungsweise nicht mehr als $^1/_{100}$ bis $^1/_{200}$ (1%—$^1/_2\%$) der Gesamtrinde betragen; bei den Tieraffen ist das Verhältnis wegen des geringeren Gehirnvolumens relativ ein günstigeres und macht etwa $^1/_{50}$, d. i. 2% aus. Die Prosimier, welche bereits eine Art Lobus pyriformis entwickelt haben, besitzen eine Area entorhinalis, die sich ziemlich weit auf die Konvexität ausdehnt und beispielsweise bei Lemur an Fläche mindestens $^1/_{20}$ der Hemisphärenoberfläche einnimmt. Bei den Makrochiropteren findet sich ein Feld, das über die Hälfte des mächtig ausgebildeten Lobus pyriformis einnimmt und gleichfalls etwa $^1/_{20}$ der Rinde beträgt. Ähnlich verhält es sich bei vielen Karnivoren, insonderheit Cercoleptes. Rodentier zeigen eine relativ noch stärkere Ausbildung der Area, beim Kaninchen und Ziesel bildet sie das absolut größte Feld des ganzen Gehirns und etwa $^1/_{15}$ der ganzen Oberfläche; bei den Insektivoren (Igel) schließlich schätze ich deren Fläche auf nahezu $^1/_{10}$ der Gesamtrinde.

Die Lage des Feldes an der Hemisphärenoberfläche unterliegt, wie nur kurz angedeutet werden soll, ebenfalls einem sehr großen Wechsel, bedingt durch die verschiedene Ausbildung des Archipalliums, speziell des Lobus pyriformis. Beim Menschen und allen Affen liegt es ganz auf der Innenfläche des Temporallappens und stellt einen verschwindend kleinen Bezirk am vorderen Ende des Sulcus hippocampi, entsprechend dem Caput Gyri hippocampi, dar (Figur 86 und 91). Bei den Lemuren verteilt es sich zur Hälfte auf die Innen- und Außenseite und faßt die

[1]) In der Arbeit V. Bianchis „Il mantello cerebrale del Delfino“ (Napoli 1905) findet sich eine Abbildung der Hippocampusrinde. Die betreffende Figur läßt aber nicht erkennen, ob es sich tektonisch um das Homologon meiner Area entorhinalis handelt und eine genauere Ortsbestimmung der abgebildeten Rindenstelle fehlt.

ganze Spitze des Schläfenlappens ein (Figur 98 und 99). Bei Pteropus bildet es annähernd die hintere Hälfte (Figur 102 und 103), bei Cercoleptes die hinteren zwei Drittel des Lobus pyriformis auf der lateralen und medialen Fläche (Figur 104 und 105); bei Rodentiern (Figur 106—109) und mehr noch beim Igel (Figur 110 und 111) hat es durch das Überwiegen der Regio olfactoria eine starke Verdrängung nach hinten oben erfahren und liegt nun, namentlich bei letzterem, ganz in der Nachbarschaft des Occipitalpoles, teils medial, teils lateral.

Man erkennt aus dieser Gegenüberstellung, daß das Gehirn bei den letztgenannten makrosmatischen Sippen mit seiner basalen Kante geradezu eine Drehung in dorsalkaudaler Richtung durchgemacht hat, wodurch die Area entorhinalis entsprechend der zunehmenden kaudalen Ausstülpung des ganzen Archipalliums in ihrer Lage mehr und mehr nach hinten oben verschoben wurde. Bemerkenswert ist es, daß bei manchen Beuteltieren *(Macropus, Phalangista)* diese Verschiebung kaum eingetreten ist; trotz der relativ großen Fläche, welche das Feld hier einnimmt, behält es doch seine Lage weit vorn, und zwar, ähnlich wie beim Menschen, ganz an der Medianseite bei. Analoge Verhältnisse scheinen bei den Monotremen *(Echidna)* vorzuliegen.

2. Wesentliche Variationen der Feldergliederung.

Als wesentlich sollen solche Verschiedenheiten in der Rindenlokalisation bezeichnet werden, wo es bei einer Spezies oder innerhalb einer Sippe zum Neuauftreten von Strukturgebieten kommt, welche bei anderen Arten bzw. Sippen fehlen oder nur rudimentär ausgebildet sind und umgekehrt zum Schwunde oder zur Verkümmerung von Arealen, die bei den übrigen Gruppen vorhanden sind. Ein Teil dieser Differenzen ist bereits oben bei der Besprechung der Hauptregionen gestreift worden, indem dort die verschiedene Zahl der eine solche Region zusammensetzenden Einzelfelder jeweils erwähnt wurde.

Genetisch betrachtet sind es teils Neuerwerbungen von anatomischen Rindenfeldern, teils Verkümmerungen oder Rückbildungen von solchen, welche hier zusammen-

gefaßt werden. Welcher von diesen beiden Vorgängen im Einzelfalle jeweils vorliegt oder die ausschlaggebende Rolle gespielt hat, wenn bei zwei nahestehenden Gruppen Verschiedenheiten der Feldereinteilung sich finden, wird nicht immer sicher zu entscheiden sein. Zweifellos wirken allenthalben beide Prozesse, also progressive und regressive Differenzierungen bei der Entwicklung der Rindenfelder konkurrierend nebeneinander.

Wird infolge besonderer äußerer Umstände ein Tier in eine bestimmte Entwicklungsrichtung gedrängt, z. B. vorwiegend zum Riechtier oder zum Sehtier oder zum Hörtier, so müssen die der funktionellen Anspannung an die neuen Lebensbedingungen entsprechenden Mechanismen im Nervensystem, also auch die betreffenden Kortexzentren ebenfalls eine einseitige Ausbildung erfahren und gewissermaßen hypertrophieren. Im Vergleich dazu werden andere Zentren, falls sie mit dieser Progression nicht gleichen Schritt halten, wie es zumeist der Fall sein wird, im Wachstum relativ zurückbleiben und daher nach einfachen entwicklungsmechanischen Gesetzen relativ verkümmern.

Umgekehrt, wenn bei einer Sippe oder Spezies eine Funktion, z. B. ein Sinnesgebiet, unter dem Einflusse widriger Verhältnisse sich zurückbildet, so wird die Verkümmerung der Funktion notwendig auch zu einer anatomischen Verkümmerung, also zu einer Rückbildung und im extremen Falle zu einem völligen Schwunde der entsprechenden zentralen resp. kortikalen Apparate führen. Und diese ihrerseits hat dann wiederum ein relatives Überwiegen anderer Zentren und Einrichtungen im Gefolge.

Wir sehen daraus, daß es recht komplizierte Bedingungen sind, welche die definitive lokalisatorische Gliederung der Großhirnoberfläche bei einem Tiere bewirken, und deren Zusammenspiel und Ineinandergreifen die großen Differenzen der Oberflächenfelderung selbst bei ganz nahe verwandten Arten erst verständlich machen.

Solange allerdings die Physiologie der Mammalierrinde selbst in den Grundzügen nicht besser bekannt ist, solange wir ferner über die Sinnesverrichtungen der einzelnen Tiere nicht mehr und nichts Genaueres wissen als heute, wird es in den meisten

Fällen unmöglich sein zu sagen, auf Grund welcher funktioneller Einflüsse die speziellen lokalisatorischen Einrichtungen entstanden sind, die wir in einem Gehirne vorfinden. Wir können nur die Tatsachen registrieren und versuchen, die Differenzen bei den verschiedenen Sippen vergleichend anatomisch entweder als progressive Weiterentwicklungen oder umgekehrt als regressive Umbildungen in obigem Sinne zu deuten.

Um sichere progressive Weiterbildungen handelt es sich in jenen Fällen, wo neben der Flächenzunahme eines Gebietes, sagen wir einer tektonischen Hauptregion, eine Vermehrung der Zahl differenzierter Einzelfelder innerhalb derselben bei einer Sippe vorkommt.

Überzeugende Typen dieser Art stellen die extremen Makrosmatiker dar. Beim Igel z. B. findet sich in Übereinstimmung mit der starken Ausbildung der Riechfunktionen eine einseitige Ausgestaltung gewisser Teile des Archipalliums, und zwar im besonderen unserer *Regio olfactoria*. Diese gibt sich kund nicht nur in der außerordentlich großen Flächenentfaltung des Gesamtareals, welches etwa ein Drittel der ganzen Hemisphärenoberfläche ausmacht, sondern mehr noch durch die reichere lokalisatorische Differenzierung der inneren Struktur, welche zur räumlichen Abspaltung von neuen, anderen Sippen fehlenden Feldern innerhalb dieser Zone geführt hat (Figur 110 und 111, Area 51a—51d). Eine Andeutung dieser Felderung findet sich bei manchen näher verwandten makrosmatischen Arten auch, aber nirgends ist sie in meinem Material so ausgeprägt, wie beim Igel; bei den meisten Mammaliern besteht die Regio außer dem Mandelkern und dem Tuberculum olfactorium überhaupt nur aus einem einzigen nicht weiter differenzierten Felde. Vielfach sind sogar wichtige Teile, wie bei den Primaten das Tuberculum olfactorium, derartig rudimentär angelegt, daß sie nur unsicher zu homologisieren sind, während das Tuberculum gerade beim Igel ein mächtiges Organ darstellt und seinerseits wieder in drei differente Zonen zerfällt.

Es liegt demnach beim Igel in diesem Gebiete unzweifelhaft ein Zuwachs spezifisch differenzierter Rindensubstanz vor, erkenntlich einerseits an der Zunahme der Fläche, andererseits an der größeren Zahl differenzierter Felder; es handelt sich mit

anderen Worten um eine kortikale Neuerwerbung, welche dazu geführt hat, daß an Stelle eines einheitlich gebauten Feldes, der Area praepyriformis, vier sekundäre Felder getreten sind.

Ähnlich verhält es sich mit der *Regio retrosplenialis* mancher größerer Rodentier. Wir wollen das Kaninchen aus der Reihe herausgreifen (Figur 106 und 107). Bei ihm zerfällt die genannte Hauptregion cytoarchitektonisch in sechs resp. sieben deutlich isolierte und räumlich scharf umschriebene Einzelareae[1]), während bei allen anderen Mammaliern die Zahl der unterscheidbaren Felder eine viel geringere ist: beim nächstverwandten Ziesel nur drei resp. vier, beim Igel drei, bei Pteropus vier, bei Prosimiern und Primaten drei und in manchen Familien gar nur zwei bis eins. Die Größenunterschiede der Gesamtregion wurden schon oben besprochen.

Auch die *Regio cingularis* weist derartige einseitige Weiterbildungen bei manchen Sippen auf. So kann man bei Pteropus innerhalb dieser Zone sieben bis acht Strukturfelder abgrenzen, während die Mehrzahl der anderen Säugetiere nur drei bis höchstens fünf Einzelareae unterscheiden läßt.

In der *Regio hippocampica* findet sich bei Pteropus, Lepus, Erinaceus und Cercoleptes ein als Area parasubicularis bezeichnetes Strukturfeld (49), das die übrigen der von mir untersuchten Tiere nicht erkennen lassen. Ebenso besitzt das Kaninchen außer Feld 27 ein Feld 27a, das ich bei anderen Tieren vermisse. Und wiederum zeigen die Hirnkarten von Pteropus, Cercoleptes, Erinaceus, Lepus und Spermophilus ein Feld 48, für das ein sicheres Homologon bei höheren Ordnungen (außer Hapale?) nicht nachweisbar war.

Wichtiger noch als die Vermehrung der Einzelfelder innerhalb einer Region ist das Neuauftreten einer ganzen Hauptregion bei gewissen Sippen. Wir haben gesehen, daß die (agranuläre) *präzentrale Hauptregion* bei vielen der untersuchten Ordnungen das ganze Stirnhirn einnimmt und sich bis zum Frontalpol erstreckt. Im Gegensatz dazu tritt bei Karnivoren, Ungulaten, Pinnipediern, Prosimiern und Primaten nach vorne von dieser Region nochmals ein Bezirk von wechselnder

[1]) Myeloarchitektonisch sind die Unterschiede der Einzeltypen noch augenfälliger als cytoarchitektonisch. S. Zunino l. c.

Ausdehnung auf, welcher granulär ist und entweder, wie bei den ersteren Ordnungen nur aus einem umfangreicheren Felde besteht, oder wie bei den Halbaffen, Affen und beim Menschen sich wieder in eine größere Zahl von Areae differenziert hat.

In die gleiche Kategorie gehört auch die Abspaltung von drei resp. vier strukturell differenzierten Typen innerhalb der *postzentralen Hauptregion* in der Primatenreihe, während diese Region bei allen tiefer stehenden Ordnungen nur aus einem Felde gebildet wird und bei manchen Sippen sogar weitgehend mit der parietalen Hauptregion verschmolzen ist.

Am bedeutungsvollsten sind natürlich die regionären Neuformationen des Cortex cerebri beim Menschen. Hier gerade handelt es sich, wie ein Blick auf die Hirnkarte zeigt, nicht bloß um eine Massenzunahme von Rindensubstanz, sondern um eine Vermehrung spezifisch differenzierter Rindenareale. Die Neuerwerbungen betreffen im menschlichen Großhirn ausschließlich das Neopallium und zwar vorwiegend den Scheitellappen, den Schläfenlappen und einen großen Teil des Stirnhirns. Da kommen Strukturbezirke vor, für die allen anderen Mammaliern homologe Bildungen abgehen. Auf die klinische und physiologische Bedeutung dieser Tatsache werden wir noch im III. Abschnitt näher zurückkommen; es mag daher genügen, nur kurz nochmals das Wesentliche aufzuzählen.

Im Frontallappen ist es besonders der Gyrus frontalis inferior, der sich in eine ganze Reihe neuer Felder differenziert hat, welche sich schon bei den Affen nicht mehr nachweisen lassen. Es sind dies die Felder 44, 45, 46 und 47. Der Scheitellappen zerfällt in die vier Areae 5, 7, 39 und 40, denen an den meisten anderen Gehirnen nur zwei (5 und 7) oder oft auch nur eine (7) entsprechen. Der Schläfenlappen schließlich zeichnet sich hauptsächlich durch die drei auf der Facies superior der I. Temporalwindung gelegene Areae 41, 42 und 52 aus, denen bei allen anderen Säugetieren, auch bei den nächststehenden Anthropomorphen, entsprechende Formationen nicht an die Seite gestellt werden können. Auf die reichere Felderung des Schläfenlappens im ganzen, sowie des Gyrus cinguli, verglichen mit der der Affen, sei nur kurz nochmals hingewiesen.

In allen diesen Fällen liegt unzweifelhaft ein Zuwachs spezifisch differenzierter Rindenmasse vor, der sich einerseits in Vergrößerung des Flächenareals, andererseits in Vermehrung der differenzierten Felder kundgibt, es handelt sich mit anderen Worten um *kortikale Neuerwerbungen.* Daß solche spezielle lokalisatorische Umgestaltungen bestimmter Rindengebiete gerade auch bei tiefer stehenden und im übrigen niedrig organisierten Sippen vorkommen, ist ein Beweis dafür, daß es sich um wirkliche progressive Weiterbildungen handelt, also um eine einseitige Entwicklung anatomischer Einrichtungen, bedingt durch Arbeitsteilung, d. h. durch eine dieser entsprechende funktionelle (sensorische, motorische, intellektuelle) Spezialisierung der betreffenden Säugetiergruppe.

Schwieriger als die Erkennung wirklich progressiver Differenzierungen wird sich in den meisten Fällen die sichere Feststellung einer regressiven Umbildung von Rindenregionen oder eines einzelnen Rindenfeldes gestalten. Mit Rücksicht auf ihre Entstehung sind derartig verkümmerte Körperteile als *„kataplastische* oder *rückgebildete"* Organe (Haeckel[1]) aufzufassen; physiologisch handelt es sich in extremen Fällen um „degenerierte" Teile, „Werkzeuge außer Dienst".

Am einfachsten wäre natürlich der Nachweis einer verkümmerten Entwicklung auf physiologischem Wege zu führen, wenn es nämlich gelänge, jeweils festzustellen, daß ein Körperteil, z. B. ein bestimmter Rindenabschnitt, keine entsprechende Funktion ausübt, also gewissermaßen physiologisch nicht existiert. Für das Zentralnervensystem, insonderheit den Cortex cerebri, wird dies nur in seltenen Ausnahmefällen möglich sein, nämlich bei absolutem Fehlen oder hochgradiger Verkümmerung eines ganzen peripheren Organes und seiner kortikalen zuführenden Verbindungsbahnen. Ein solches Vorkommnis ist aber, wie gesagt, äußerst selten; man ist also hier hauptsächlich auf die morphologische Beweisführung und unter Umständen auf Analogieschlüsse angewiesen.

Der morphologische Nachweis der kataplastischen Entwick-

[1]) E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. II. Bd. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin 1866. Siehe besonders Seite 124ff. und 266ff.

lung eines Rindengebietes kann sich auf drei Momente stützen: erstens auf den empirisch festzustellenden Gang der individuellen ontogenetischen Entwicklung, indem ein verkümmerter Teil im Embryonalleben sowohl der Qualität wie Masse nach stets eine relativ bessere Ausbildung besitzen wird als im fertigen Zustand; zweitens auf die vergleichend-anatomische Gegenüberstellung desselben Teiles bei verwandten Gruppen und drittens auf die Feststellung des morphologischen Differenzierungsgrades jenes Rindenabschnittes innerhalb des Gesamtorganes bei einem bestimmten Tier.

Nicht immer eindeutig und daher im ganzen kaum entscheidend ist das letztere Kriterium. Die weitgehende morphologische Divergenz einerseits, welche allenthalben zwischen verschiedenen Rindenbezirken besteht, und auf der anderen Seite die innige Korrelation der Teile untereinander erlauben zumeist nicht, mit Bestimmtheit zu entscheiden, ob in einem gegebenen Falle ein Differenzierungsunterschied in der Tektonik oder auch ein selbst sehr beträchtliches Zurückbleiben der Flächengröße eines Rindenfeldes notwendig als Ausdruck einer tatsächlichen Rückbildung, also als „atrophischer" Zustand und nicht etwa als anders gerichtete Bildungsbewegung aufzufassen ist. Jedenfalls wird Vorsicht in der Deutung derartiger Befunde am Platze sein.

Mehr Beweiskraft würden embryologische und vergleichend-anatomische Tatsachen besitzen, doch fehlt es gerade in dieser Hinsicht einstweilen noch fast an jeglichem ausreichenden Tatsachenmaterial.

Gleichwohl sind wir in einigen wenigen Fällen berechtigt, von einer wirklichen Rückbildung kortikaler Areale zu sprechen, in anderen Fällen ist eine solche zum mindesten sehr wahrscheinlich.

Als sicher rückgebildet oder rudimentär sind solche Rindenfelder anzusehen, welche nachweislich mit einem zweifellos atrophierten peripheren Körperteile in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Solche im morphologischen Sinne rudimentären oder entarteten Organe kennt die vergleichende Anatomie in der ganzen Organismenwelt in großer Fülle. Für unsere Zwecke eignen sich jene Fälle am besten, wo die Atrophie ein Organ

mit ganz spezifisch ausgebildeter Funktion, also z. B. ein Sinnesorgan, betrifft.

In erster Linie kommt hierbei die Atrophie der Augen bei gewissen unterirdischen [und parasitischen] Tieren, unter den Säugern also bei Maulwürfen *(Talpa, Chrysochloris)* und Blindmäusen *(Spalax, Ctenomys*[1]*)* in Betracht. Wie zu erwarten war, fehlt denn auch bei Talpa in der Occipitalregion jede tektonische Spur eines Rindentypus, welcher dem Calcarinatypus der übrigen Säuger an die Seite gestellt werden könnte. Weder hat die tektonische Differenzierung der Occipitalrinde irgendwelche Ähnlichkeit mit jenem sonst so wohl ausgebildeten Strukturtypus, noch läßt sich ein entsprechendes Feld in dieser Gegend irgendwie abgrenzen. Man wird also unbedenklich von einem dem Schwunde des peripheren Organes entsprechenden Verluste eines kortikalen Teiles sprechen dürfen. Eine gewisse Rückbildung dieses Teiles ist schon beim Igel vorhanden, der ja gleichfalls als ein schlechter Seher gilt, und als Andeutung des gleichen regressiven Prozesses kann wohl auch die im Vergleich zu den Primaten, Prosimiern und gewissen Marsupialiern (Macropus) recht dürftige Differenzierung der Area striata bei manchen Rodentiern, Ungulaten und Karnivoren (z. B. Hund), deren Sehvermögen, soviel man weiß, zum mindesten nicht sehr vollkommen entwickelt ist, angesehen werden.

Analoge Verhältnisse bieten die Pinnipedier (und Cetaceen) bezüglich eines anderen Sinnesgebietes, des Geruchssinnes, dar. Den Morphologen ist es längst bekannt, daß jene Hemisphärenabschnitte, welche bei Makrosmatikern schon in ihrer äußerlichen Gestaltung eine mächtige Entwicklung aufweisen, bei diesen anosmatischen Tieren hochgradig verkümmert sind[2]). Bei den Mikrosmatikern, speziell den Primaten, finde ich in Übereinstimmung

[1]) Bei dem ganz unterirdisch lebenden Nagetier *Ctenomys*, das stark rückgebildete Augen hat, nimmt Darwin auf Grund eigener Beobachtungen einen noch gegenwärtig im Gange befindlichen Rückbildungsprozeß an. (Zitiert nach Haeckel, Generelle Morphologie, II. Bd., Seite 275.) Dieser Umstand macht das Tier für unsere Frage zu einem doppelt wertvollen Untersuchungsobjekt, da hier in der Hirnrinde, der Area striata, möglicherweise ein tektonischer Übergangszustand sich findet.

[2]) Vgl. insbesondere: E. Zuckerkandl, Über das Riechhirn. Eine vergleichend-anatomische Studie. Stuttgart 1887. — G. Retzius, Zur äußeren Morphologie des Riechhirns der Säugetiere und des Menschen. Biologische Untersuchungen. Bd. VIII, S. 23ff., 1898.

damit, im Vergleich zu der hypertrophischen Entwicklung bei makrosmatischen Säugern, eine recht dürftige Differenzierung der fraglichen Teile. Es sei nur an die hier bestehende, oben bei der Beschreibung der Hirnkarten mehrfach erwähnte rudimentäre Ausbildung gewisser Abschnitte des „Rhinencephalon", im besonderen des *Tuberculum olfactorium,* der *Area praepyriformis* und des *Nucleus amygdalae,* erinnert. Ob nicht noch andere Teile des „Rhinencephalon", wie Feld 27, 28, 35 und vielleicht auch die eigentliche Ammonsformation, als teilweise rückgebildet anzusehen sind, wage ich nicht zu entscheiden.

Dagegen wird man ohne weiteres behaupten dürfen, daß die *Regio retrosplenialis* bei den Primaten atrophiert ist; sie ist bei Menschen und Affen nicht nur in ihrer Flächenentwicklung stark zurückgeblieben, sondern hat auch, im Vergleich zu den meisten übrigen Säugern, und zwar sowohl tieferstehenden Ordnungen wie nächstverwandten Gruppen, eine mangelhaft differenzierte Querschnittsstruktur. Am hochgradigsten scheint diese Rückbildung bei den Cercopithecinen zu sein. Gleichfalls atrophiert und teilweise sicher außer Funktion gesetzt sind bei vielen Mammaliern zweifellos auch jene direkt in das Corpus callosum übergehenden Rindenteile, welche schon Meynert als „defekte Rinde" unterschieden hat. Dazu gehört die *Taenia tecta,* die *Stria lanzisi,* das *Septum pellucidum* und die *Area praeterminalis.*

Andere Beispiele rudimentärer oder verkümmerter Rindenorgane werden sich, wenn erst geeigneteres Material vorliegt und die Untersuchung sich auf eine größere Zahl nahe verwandter, aber in irgendeinem Punkte der Organisation stark divergierender Tiere erstreckt, zweifellos noch reichlich beibringen lassen. Für unsere Zwecke mögen die wenigen Hinweise genügen.

Wir ersehen daraus, daß progressive und regressive Entwicklungsprozesse in ein und demselben Gehirn vielfältig ineinandergreifen und daß sie gemeinsam die wichtigsten Veränderungen in der speziellen Rindenentfaltung eines Tieres herbeiführen.

Die Degeneration eines Organes hängt eben, wie Haeckel in der „Generellen Morphologie" ausführt, unmittelbar mit seiner Weiterdifferenzierung zusammen und ist oft gar nicht von dieser zu trennen. Die natürliche Züchtung im Kampfe ums Dasein be-

wirkt nicht allein progressive, sondern auch regressive Veränderungen, wenn letztere dem ganzen Organismus nützlicher sind, als die ersteren. Daher ist denn auch die Vervollkommnung eines zusammengesetzten Organes häufig genug geradezu an die Rückbildung einzelner Teile, welche dasselbe konstituieren, gebunden, und die Degeneration eines bestimmten Teiles ist oft von entscheidendem und überwiegendem Vorteil für die progressive Entwicklung der übrigen Teile und dadurch des Ganzen.

III. Abschnitt.

Synthetischer Teil:
Versuch einer morphologischen, physiologischen und pathologischen Cortexorganologie.

In den vorstehenden Kapiteln wurde der Versuch gemacht, den geweblichen Aufbau des Cortex cerebri der Mammalier, soweit an ihm die Ganglienzellen beteiligt sind, also die architektonisch-topographische Gliederung der Großhirnrinde mit Ausschluß der Faserbestandteile und des Interstitiums, in ihren Grundlinien zusammenhängend darzustellen. Da der Plan dieser Arbeit hauptsächlich darauf gerichtet war, die gemeinsamen Prinzipien der Cortexgliederung in der Säugetierreihe aufzudecken und so Grundlagen für eine im einzelnen allerdings erst noch zu schaffende vergleichende Lokalisationslehre zu gewinnen, so mußte dort eine Fülle von Einzeltatsachen zusammengetragen werden, welche des allgemeinen Interesses entbehren. Es kam ja zunächst lediglich darauf an, aus der unendlichen Mannigfaltigkeit morphologischer Einrichtungen in der Hirnrinde der verschiedenen Mammaliergruppen solche Formbildungen herauszufinden, welche für irgendeine Frage von entscheidender Bedeutung und somit für den Gang der Darstellung notwendig waren.

So ist es verständlich, daß in den obigen beschreibenden Ausführungen Wichtiges neben scheinbar Unwichtigem steht und daß vielfach histologische Details in ausführlicher Breite behandelt sind, welche dem morphologischen Fragen Fernerstehenden als nebensächlich erscheinen mögen. Für die Ableitung der organischen Bildungsgesetze und für den Entwurf eines Grundrisses zu dem kortikalen Bauplan waren gerade solche Einzeltatsachen unentbehrlich. Ebenso ließ sich der Reichtum der Variationsformen, ihre Zurückführung auf gemeinsame Differenzierungsprinzipien und die Einheitlichkeit des Organisationsplanes nur durch subtilste Detailanalyse erweisen. Aber auch derjenige, welcher sich eingehender mit dem Problem der histologischen Lokalisation beschäftigt oder selbständig lokalisatorische Fragen in Angriff nehmen will, wird nicht darum herum-

kommen, sich die Kenntnis auch der anscheinend bedeutungslosesten histotopographischen Einzelheiten anzueignen [1]).

Während so die beiden ersten Abschnitte vorwiegend einer analytisch-deskriptiven Tatsachensammlung gewidmet werden mußten, wollen wir uns im letzten Teile einigen allgemeineren Fragen zuwenden; im besonderen sollen die Bedeutung unserer Feststellungen für das Organproblem, sowie ihre Beziehungen zur Physiologie und Histopathologie kurz erörtert werden.

[1]) Wie sehr gerade in unserer jungen Wissenschaft der nötigen Umsicht und Kritik entbehrende vergleichende Arbeiten Verwirrung anrichten müssen, und welche folgenschweren Irrtümer durch Beobachtungsfehler, namentlich durch zu geringe Ausdehnung des vergleichend-anatomischen Untersuchungsfeldes oder durch Lückenhaftigkeit des Untersuchungsmateriales entstehen können, ließe sich an zahlreichen Beispielen aus der Literatur nachweisen. Es sei nur nochmals an die unsagbare Verwirrung in der Schichtenforschung erinnert, in der nirgendwo auch nur ein ernsthafter Versuch einer durchgehenden Homologie der Einzelschichten gemacht wurde. Wichtiger noch sind die nachweisbaren Irrtümer in der Homologisierung von kortikalen Strukturfeldern, welche bereits in nicht geringer Zahl gemacht wurden und Anlaß zu weittragenden Funktionshypothesen gegeben haben.

VII. Kapitel.

Die histologische Rindenlokalisation vom Standpunkte der Morphologie.

Wie wir wiederholt gesehen haben, ist es nicht allzulange her, daß die Lehre von der morphologischen Einheitlichkeit der Großhirnrinde ziemlich allgemein verbreitet und namentlich bei Anatomen und Physiologen durchweg anerkannt war. Aber auch die Hirnpathologie wußte sich, trotz der ihr entgegenstehenden, sich fortgesetzt mehrenden klinischen Beobachtungen, nicht ganz von dieser Auffassung frei zu machen, und bis in unsere Tage findet sich da und dort, selbst in neueren Lehrbüchern, die Ansicht vertreten, die Großhirnrinde sei, abgesehen von unerheblichen örtlichen Modifikationen ihrer Struktur, ein im ganzen gleichartig gebautes Organ, nirgendwo bestünden scharfe Grenzen in ihrem geweblichen Aufbau.

Demgegenüber mag es gerechtfertigt erscheinen, die wesentlichen Punkte unserer Feststellungen, obwohl sie nicht ausschließlich und nicht völlig Neues enthalten und trotz mancher dadurch bedingten Wiederholungen, nochmals einander gegenüber zu stellen und dabei die gesetzmäßige Gültigkeit der aufgefundenen Lokalisationsprinzipien für die Säugetierklasse im Zusammenhange kurz zu erörtern.

1. Die lokalisatorischen Grundprinzipien.

a) *Das Prinzip der regionalen Differenzierung.*

Wenn man die Hemisphäre irgendeines erwachsenen Säugetieres auf transversalen Durchschnitten untersucht, so findet man schon bei makroskopischer Betrachtung innerhalb der Rinde eine Anzahl distinkter Regionen, von denen jede im Querschnitt eine ganz spezifische, nur ihr eigentümliche Struktur zeigt, die

sie von der Nachbarschaft und von anderen Regionen ohne weiteres unterscheiden läßt[1]).

Unter dem Mikroskope, bei Durchsicht von Schnittserien durch das Gesamtorgan, erkennt man beim Menschen und den übrigen Säugetieren, daß jeder kleine Abschnitt der Rindenoberfläche, gleichviel ob er äußerlich in Form eines Lobulus oder einer Windung abgegrenzt ist, oder ob er nur einen Teil eines Windungszuges ausmacht, oder schließlich ob er einen Flächenabschnitt einer furchenlosen Hemisphäre darstellt, durch eine charakteristische cytoarchitektonische (und myeloarchitektonische) Querschnittsstruktur ausgezeichnet ist.

Die strukturellen Differenzen der verschiedenen Örtlichkeiten beziehen sich, wie wir gesehen haben, auf sehr verschiedenartige tektonische Merkmale. Sie sind teils quantitativer Art und bestehen lediglich in Unterschieden der Rindendicke sowie in Verschiedenheiten der einzelnen Grundschichten, welche bald dichter, bald lockerer gebaut, bald schmäler, bald breiter sind, teils aber handelt es sich um qualitative Abweichungen, wie Ausbildung neuartiger Zellformen, Auflösung von Grundschichten oder umgekehrt Angliederung der Zellen zu ganz neuen Schichtenverbänden.

Im Gegensatz zu der älteren Lehre kommen wir also zu dem Prinzip der regionalen Differenzierung der Großhirnrinde. Dasselbe ist in der ganzen Säugetierreihe herrschend und äußert sich ebenso bei den niederen Aplacentalen wie bei den höchsten Placentaliern. Es besagt in Kürze, daß der Cortex cerebri aller Mammalier eine weitgehende regionäre Variabilität ihres Zell- (und Faser-)aufbaues, also örtliche Strukturverschiedenheiten nach Zahl, Größe, Form, Gruppierung und gegenseitiger Anordnung der Ganglienzellen, sowie nach den Stärkeverhältnissen der konstituierenden Schichten aufweist.

---

[1]) Elliot Smith hat auf diese Tatsache schon vor Jahren hingewiesen und in jüngster Zeit mehrfach rindenlokalisatorische Ergebnisse auf Grund rein makroskopischer Feststellungen mitgeteilt, welche sich in der Hauptsache mit meinen eigenen Untersuchungen decken. Siehe: Notes upon the natural subdivision of the cerebral Hemisphere. Journ. of Anat. and Physiol. 35, 1901, S. 431. Ferner: New Studies on the folding of the visual cortex and the significance of the occipital sulci in the human brain. Ibidem 41, 1907, S. 198. Ferner: A new topographical survey of the human cerebral cortex. Ibidem 41, 1907, Seite 237.

Infolge dieser Schichtungsvariationen zeigt die Großhirnrinde schon bei ein und demselben Tiere eine bisher ungeahnte örtliche Mannigfaltigkeit ihrer inneren Organisation, und man darf ohne Übertreibung sagen: kaum in einem anderen Organe oder Organsystem ist die histologische Spezifikation einzelner Teile so weit getrieben, wie innerhalb der Großhirnrinde, und kaum irgendwo sonst sind die differenten Teile strukturell so scharf voneinander geschieden, wie hier. Dadurch ist es ermöglicht, bei jedem Säugetier eine mehr oder minder große Zahl von Strukturflächen innerhalb der Großhirnrinde räumlich abzugrenzen, mit anderen Worten, eine topische Lokalisation auf Grund morphologischer Merkmale durchzuführen. Ein Höhepunkt der regionären Differentiation und anatomischen Komplikation liegt beim menschlichen Cortex vor.

b) *Das Prinzip der gleichartigen Differenzierung* von Rindenabschnitten bei verschiedenen Säugern (Homologie von Regionen und Feldern).

Eine zweite oben festgestellte Tatsachenreihe ist die, daß bei allen Säugetieren konstant an bestimmten Örtlichkeiten der Hemisphärenoberfläche auch bestimmte, durch ihre Struktur besonders charakterisierte Schichtungsformationen sich wiederfinden. Dies führt zur Aufstellung und Abgrenzung von anatomisch gleichartigen (homologen) Bezirken in der Säugetierreihe, mit anderen Worten, zu einer Homologielehre der Großhirnoberfläche.

Nach dem Grundcharakter der zellulären Schichtung muß man in erster Reihe eine Anzahl homologer tektonischer Hauptgruppen unterscheiden; diese zerfallen dann ihrerseits wieder in strukturelle Untergruppen bzw. Einzelfelder, welche bei den verschiedenen Sippen eine sehr verschiedene Ausbildung und Höhe der Differenzierung erfahren haben. Mit Rücksicht auf die Ontogenie lassen sich zunächst zwei Hauptformen der Rindenanlage unterscheiden, die oben als homogenetische und heterogenetische Rindenformationen beschrieben sind. (Figur 144—146.)

1. Als **homogenetische Rinde** fassen wir alle jene cytoarchitektonischen Formationen zusammen, deren zelluläre Tektonik einen gemeinsamen Schichtungsplan, nämlich den sechs-

schichtigen tektogenetischen Grundtypus, aufweist oder sich mittelbar auf diesen zurückführen resp. aus ihm ableiten läßt. Die homogenetische Rinde zerfällt ihrerseits wieder in zwei Hauptgruppen, in homotypische und heterotypische Bildungen.

a) *Homotypische Rindengebiete* sind solche, welche zeitlebens die ursprüngliche Sechsschichtung in mehr oder weniger ausgeprägter Form bewahren und im Laufe der Ontogenie sowohl

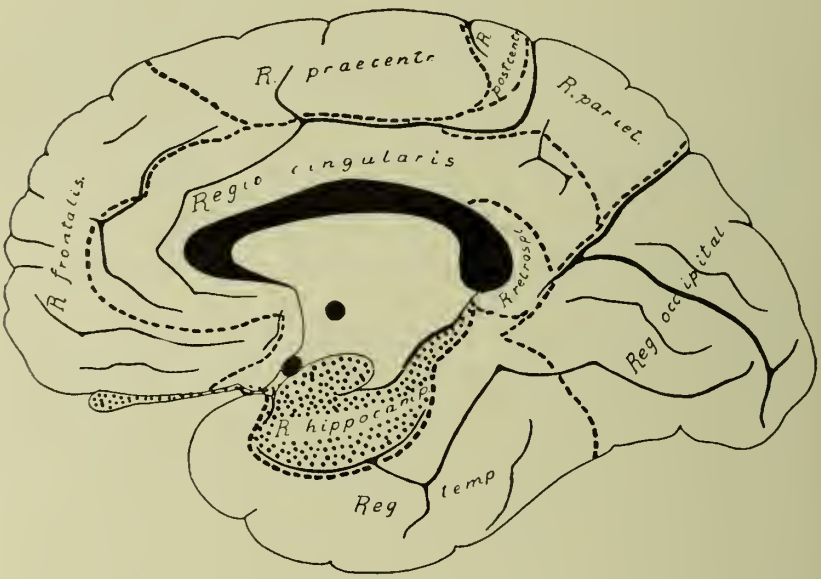


Fig. 144. Mediale Ansicht einer menschlichen Hemisphäre. Die punktierte Fläche bezeichnet die ungefähre Ausdehnung der heterogenetischen Rinde beim Menschen. Induseum griseum, Septum pellue. und Area praeterminalis sind nicht eingezeichnet.

wie unter sich nur geringfügigere Abweichungen der Tektonik erkennen lassen[1]).

[1]) Es ist mir wohl bekannt, daß Bronn (Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen im besonderen, 1858) den Ausdruck *„homotypisch"* in anderem Sinne gebraucht hat, und zwar zur Bezeichnung jener nebeneinander gelegenen morphologischen Hauptabschnitte eines Organismus, welche Haeckel „Antimeren" (Gegenstücke) nennt, im Gegensatz zu den *„homonymen"* Organen, oder den hintereinander gelegenen Körperabschnitten, den Metameren (Folgestücken) Haeckels. Da sich jener Ausdruck von Bronn gegenüber der Terminologie von Haeckel im allgemeinen nicht behauptet hat, ist es wohl berechtigt, ihn hier in neuem Sinne wieder einzuführen. Übrigens hat Gegenbaur den Begriff der Homotypie für eine Form seiner *„allgemeinen Homologie"* beibehalten.

b) *Heterotypische Bildungen* dagegen sind solche, welche im fertigen Zustande der Rinde einen sechsschichtigen Bau nicht besitzen, obwohl er ursprünglich angelegt war, teils weil im Laufe der Ontogenie eine Auflösung oder Verschmelzung ursprünglich

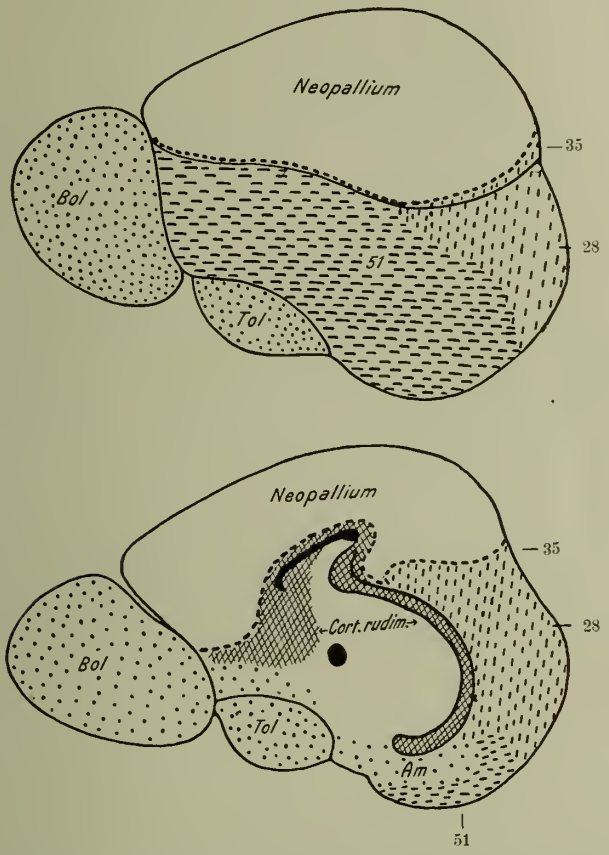


Fig. 145 und 146. Laterale und mediale Hemisphärenansicht vom Igel. Die weiße Fläche entspricht der homogenetischen, die übrige Fläche der heterogenetischen Rinde. Von der letzteren ist der Cortex primitivus punktiert, der Cortex rudimentarius schraffiert und der Cortex striatus gestrichelt gezeichnet. Der Cortex striatus zerfällt wieder in einen vorderen Abschnitt (51) und einen hinteren mit mehreren Einzelfeldern (28, 35). (Siehe Fig. 110 und 111 und Tabelle 7.)

vorhandener Grundschichten stattgefunden hat (Schichtenverminderung), teils weil durch Teilung oder Spaltung von embryonal angelegten Urschichten sekundär neue Schichten entstanden sind (Schichtenvermehrung).

2. Als **heterogenetische Rindenformationen** werden alle jene Rindengebiete zusammengefaßt, welche, im Gegensatz zu den homogenetischen, bereits in ihrer ersten Anlage, also in den frühen fetalen Stadien, wo die spätere Tektonik sich auszubilden beginnt, einen von dem sechsschichtigen Grundtypus abweichenden Bau haben. Auch sie lassen sich nach der höheren oder niedereren Art ihrer Tektonik in mehrere Untergruppen trennen, und zwar kann man zunächst drei Haupttypen unterscheiden: einen Cortex primitivus, einen Cortex rudimentarius und einen Cortex (heterogeneticus) striatus.

a) Als *Cortex primitivus* bezeichnen wir solche Rindenmassen, welche eine der übrigen Rinde vergleichbare zelluläre Schichtung überhaupt nicht, weder während der ontogenetischen Entwicklung noch in der Stammesgeschichte, nachweisen lassen, sondern von Anfang an einen abweichenden, äußerst primitiven, nur aus mehr oder weniger regellosen Anhäufungen von Ganglienzellen bestehenden Bau besitzen. Zumeist fehlt diesen Bildungen auch die Anlage eines deutlichen subkortikalen Marklagers, und die Zugehörigkeit zur Rinde ist, namentlich wenn es sich, wie bei manchen Tieren, um sekundär stark atrophierte Teile handelt, nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu erweisen. Es gehören zu dieser Gruppe primitiver Rindenbildung der Bulbus olfactorius, das Tuberculum olfactorium, die Substantia perforata anterior und der Nucleus amygdalae.

b) Der *Cortex rudimentarius* zeichnet sich durch die erste Anlage einer gewissen Schichtung aus, indem einzelne von den Grundschichten (I und VI) der phylogenetisch jüngeren „homogenetischen“ Rinde in allerdings nur rudimentärer Ausbildung bereits vorhanden sind, während die übrigen Grundschichten dauernd ganz fehlen. Man kann hierzu den Hippocampus mit der Fascia dentata, das Subiculum, das Induseum griseum, das Septum pellucidum und die Area praeterminalis rechnen.

c) Der *Cortex striatus* (heterogeneticus) setzt sich im Gegensatz zu dem Cortex rudimentarius aus mehreren deutlich ausgebildeten Schichten des tektonischen Grundtypus zusammen, welche ihrerseits durch sekundäre Weiterdifferenzierung teilweise eine sehr mächtige Entwicklung und durch Abspaltung

Tabelle 7 (Einteilung der Mammalierrinde nach tektonischen Haupttypen).

Heterogenetische Rinde[1]) (Fehlen der Sechsschichtung in der Ontogenie und Phylogenie)			**Homogenetische Rinde** (Ableitung aller Formationen aus dem sechsschichtigen Grundtypus)		
1. Cortex primitivus (keine Schichtung)	2. Cortex rudimentarius (einzelne rudimentäre Schichten)	3. Cortex striatus (mehrere sekundär weiter gebildete Schichten)	1. Homotypische Formationen (zeitlebens Persistieren der Sechsschichtung)	2. Heterotypische Formationen (sekundär umgewandelte Sechsschichtung) a) Schichtenverminderung	2. Heterotypische Formationen (sekundär umgewandelte Sechsschichtung) b) Schichtenvermehrung
Bulbus olfactorius Pedunculus olfact. Tubercul. olfact. Subst. perfor. ant. Nucl. amygdalae	Hippocampus Fascia dentata Subiculum Induseum griscum Septum pellucidum Area praeterminalis (25)	Area praesubicularis (27) Area retrosubicularis (48) Area entorhinalis (28, 34) Area perirhinalis (35) Area praepyriformis (51)	Regio frontalis (Feld 8, 9, 10, 11, 44, 45, 46, 47) Regio postcentralis (1, 2, 3, 43) Regio parietalis (5, 7, 39, 40) Regio temporalis (20, 21, 22, 36, 37, 38, 41, 42, 52) Regio occipitalis außer Feld 17 (Feld 18 u. 19) Subregio postcingularis (23, 31)	Regio praecentralis (Feld 4 u. 6) Subregio praecingularis (24, 32, 33) Regio retrosplenialis (Feld 26, 29, 30)	Regio insularis (Feld 13—16) Area striata (Feld 17)

[1]) Die eingeklammerten Nummern bedeuten die Felder der Hirnkarten.

von Unterschichten vielfach eine reichere Gliederung erfahren haben als in vielen homogenetischen Formationen. Meist sind die I., V. und VI. Grundschicht in dieser Weise angelegt, während die übrigen Grundschichten der homogenetischen Rinde gar nicht zur Entwicklung kamen. Hierher gehören die Area entorhinalis, die Area perirhinalis, die Area praepyriformis, die Area praesubicularis und die Area retrosubicularis (vielleicht auch die Area ectosplenialis).

Nach dem Gesagten sind es also sehr verschiedenartige Richtungen, in denen sich die verschiedenen Örtlichkeiten der Rindenoberfläche im Säugetiergehirn differenziert haben. In Tabelle 7 sind die Hauptformen der Differentiation nochmals übersichtlich zusammengestellt[1]); gleichzeitig findet sich dort vom Menschen für die homogenetische Gruppe ein Verzeichnis der den Haupttypen zugehörigen Regionen und Felder. Man sieht daraus, daß die heterogenetische Rinde vorwiegend oder fast ausschließlich jenen Hemisphärenabschnitten angehört, welche die Morphologen als „Rhinencephalon" oder auch „Archipallium" bezeichnet haben, während die homogenetische Rinde im wesentlichen auf das Neopallium beschränkt ist[2]).

c) *Das Prinzip der divergenten Entwicklung homologer Teile.*

Trotzdem ein großer Teil der Hemisphärenoberfläche entweder bei allen Säugetieren oder, für manche Abschnitte, nur bei einer Anzahl näher verwandter Sippen sich in prinzipiell

[1]) Eine Einteilung der Großhirnrinde nach den Bauverschiedenheiten hat schon Meynert versucht; er unterschied zwei Hauptgruppen:

1. Rinde mit weißer Oberfläche, zu der er hauptsächlich seine „defekte Rinde", also Ammonshorn, Uncus, Septum pellucidum und die „Körnerformationen" seines Riechlappens rechnet. — Im ganzen stimmt diese Gruppe annähernd mit unserer heterogenetischen Rinde übercin.

2. Rinde mit grauer Oberfläche, in der Hauptsache mit unserer homogenetischen Gruppe zusammenfallend, von der er aber nur zwei Typen unterscheidet:

a) die fünfgeschichtete Rinde (allgemeiner Typus und Claustrumformation zusammengenommen);

b) die achtgeschichtete Rinde (unserem Calcarinatypus entsprechend).

(Th. Meynert, Der Bau der Großhirnrinde. S. 58.)

[2]) Die Einteilung der Rinde von Ariëns Kappers in *„Archicortex"*, *„Palaeocortex"* und *„Neocortex"* gründet sich vorwiegend auf Zustände bei niederen Vertebraten, und es scheint mir noch nicht ausgemacht, daß diese Einteilung sich in der vom Verfasser durchgeführten Form ohne weiteres auf alle Mammalier übertragen läßt. — C. U. Ariëns Kappers, Die Phylogenese des Rhinencephalon, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. Folia neurobiolog., I., 1908.

gleichartiger Weise differenziert und so zu morphologisch gleichwertigen, d. h. homologen Teilen sich umgebildet hat, lassen solche homologen Bezirke doch meist nicht unerhebliche Abweichungen bei den einzelnen Tieren erkennen. Die Abweichungen haben häufig einen so ausgeprägten und konstanten Charakter, daß man aus dem speziellen Ausbildungstypus einer Rindenregion die betreffende Tiergruppe erkennen kann.

Sie beziehen sich einerseits auf die äußere Form, Größe und Lage, andererseits auf die innere Struktur der bezüglichen Felder und Regionen, sind also teils quantitativer, teils qualitativer Art.

In quantitativer Hinsicht kommt vor allem das Volumen, oder besser ausgedrückt die Flächengröße derartiger Rindenorgane in Betracht. Daß die Flächenausdehnung eines Rindenfeldes oder einer Hauptregion bei verschiedenen Tieren in gewaltigem Umfange variieren kann, haben wir oben an mehreren Beispielen gesehen (Kapitel VI). Einen besonders hochgradigen Fall möchte ich in den beiden umstehenden Figuren 147 und 148 illustrieren. Es handelt sich um die Regio hippocampica vom Menschen und Igel, dargestellt an zwei Frontalschnitten durch den größten Umfang dieser Region. Beim Igel beträgt die Ausdehnung des Bezirkes weit über die Hälfte, nahezu zwei Drittel (50—66 %) des Schnittumfanges, beim Menschen etwa $^1/_{20}$, d. h. nur rund 5 %. Noch deutlicher tritt die Flächendifferenz in den Oberflächenansichten dieser Gegend hervor (Figur 144—146). Die gewaltigsten Volumenunterschiede bestehen hinsichtlich der Regio retrosplenialis verschiedener Mammalierordnungen, wie wir bei der Beschreibung der Hirnkarten im Kapitel IV im einzelnen gesehen haben. Aber auch die physiologisch sehr wichtige Area striata variiert innerhalb außerordentlich weiter Grenzen.

Die qualitativen Divergenzen homologer Rindenorgane geben sich in Verschiedenheiten der histologischen Struktur, für unsere Betrachtungsweise speziell der zellulären Schichtungstektonik des Rindenquerschnittes, kund. Auch hierfür haben wir in den vorangehenden Kapiteln beweisende Beispiele beizubringen gesucht. Im Prinzip muß man zwei dem Wesen nach verwandte, im Resultat aber grundverschiedene Arten divergenter Rindenentfaltung auseinanderhalten.

In einem Falle erfährt ein Rindenfeld bei einer bestimmten

Tiergruppe eine besondere Ausbildung dadurch, daß sein innerer Bau (Zell- und Faserarchitektonik) über die ganze Fläche in gleichartiger Weise sich weiter differenziert als bei anderen Gruppen, etwa größere oder zahlreichere Zellformen einer bestimmten Kategorie ausbildet oder ganz neuartige, feiner struk-

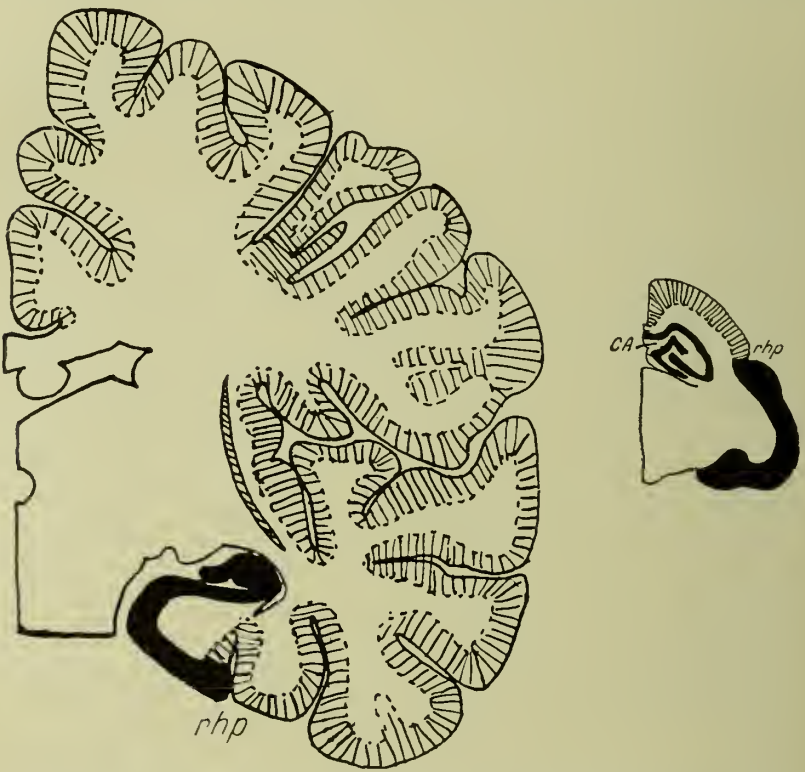


Fig. 147 und 148. In den natürlichen Größenverhältnissen gezeichnete Diagramme von Frontalschnitten durch die Hemisphäre vom Menschen und Igel aus der Gegend des größten Umfanges des Lobus pyriformis bzw. der Regio hippocampica. Neopallium schraffiert, Rinde der Regio hippoc. schwarz. rhp = Sulcus rhinalis posterior, CA = Cornu Ammonis. Mensch 1:1, Igel 2:1. (Man beachte das ungeheure Überwiegen der neopallialen Rindenfläche beim Menschen!)

turierte Zellelemente zur Entwicklung bringt, oder auch neue Unterschichten durch Abgruppierung von Zellformen entstehen läßt (z. B. Calcarinatypus oder Feld 17 bei Cebus). Hierbei braucht die Flächengröße des Feldes nicht zuzunehmen, sie kann dieselbe bleiben, wie bei den nächstverwandten Sippen mit unvoll-

kommenerer Differenzierung des betreffenden Feldes, oder sie kann trotz struktureller Höherbildung sich sogar relativ verringern (z. B. die Area entorhinalis, Feld 28 des Menschen).

Die zweite Form qualitativ divergenter Entwicklung besteht darin, daß innerhalb eines Rindenfeldes verschiedene Örtlichkeiten in verschiedener und jede in spezifischer Weise sich strukturell differenzieren. Dadurch kommt es zur Trennung der bei anderen Sippen einheitlich gebauten Region in mehrere auch räumlich geschiedene Sonderbezirke, oder zur Aufteilung eines Feldes in mehrere Unterfelder. Ein besonders markantes Beispiel der letzteren Art bildet die Area retrosplenialis, Feld 29, von Lepus cuniculus (Figur 107), ein anderes die Regio postcentralis der Primaten.

Unter die genannten Hauptkategorien divergenter Rindenausbildung fallen alle jene Erscheinungen, die wir oben im III. und VI. Kapitel als *Polymorphismus der Typenbildung,* sowie als *progressive und regressive Umgestaltungen* von Rindenarealen kennen gelernt haben. Sie sind der Anlaß für die überraschende Mannigfaltigkeit kortikaler Organisationsformen bei den verschiedenen Sippen der Säugetierreihe.

d) *Die speziellen Homologien.*

Als spezielle Homologie oder Homologie im engeren Sinne bezeichnet man nach C. Gegenbaur[1]) das Verhältnis zwischen Organen oder Organteilen gleicher Abstammung, die somit, „aus der gleichen Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhalten darbieten". Nach dem Zustande eines bezüglichen Organes, je nachdem dieses in seinem morphologischen Verhalten bei den verschiedenen Vergleichstieren wesentlich unverändert ist oder durch Hinzutreten oder Wegfall von Teilen bei einzelnen Tieren Modifikationen erfahren hat, können verschiedene Grade der Homologie unterschieden werden. Wir haben nunmehr zu untersuchen, ob die verschiedenen, von den Morphologen aufgestellten Unterabteilungen der speziellen Homologie sich auch im Cortex der Mammalier nachweisen lassen[2]).

[1]) Carl Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig 1898.

[2]) Ich folge in der nachstehenden Gruppierung in allen Stücken der Einteilung Gegenbaurs, l. c., S. 24.

α) Eine *komplette Homologie* liegt dann vor, wenn ein Organ zwar in äußeren Merkmalen, wie Gestalt, Umfang usw., sich modifiziert, nach Lagebeziehung und Verbindung aber, wie vor allem seinem inneren Bau nach, sich unverändert und vollständig erhalten hat. Derartige Bildungen bestehen nun, wie wir gesehen haben, in der Großhirnrinde in beträchtlicher Zahl. Allerdings wird die Homologie meist nur zwischen näher stehenden Gruppen eine komplette sein, da im Laufe der Phylogenie an den einzelnen Teilen durch Aus- und Rückbildung vielfach Neues hinzugekommen und Altes verloren gegangen ist und somit selten ein Rindentypus durch die ganze Mammalierreihe von wesentlichen Veränderungen unberührt bleibt. Immerhin gibt es Beispiele genug, wo man selbst über weite Abteilungen eine solche komplette Homologie annehmen darf, dahin gehören manche der oben im III. Kapitel (S. 106) als *monomorphe Typen* beschriebenen Rindenbildungen, wie beispielsweise die Typen der Regio hippocampica, Feld 27, 28, 35, die eigentliche Hippocampusrinde mit der Fascia dentata für die ganze Mammalierreihe mit wenigen Ausnahmen; ferner der Riesenpyramidentypus mehrerer Ordnungen, namentlich der Primaten, Prosimier, mancher Karnivoren und Ungulaten; ferner manche Teile der Regio retrosplenialis für eine größere Anzahl von Sippen, so Feld 29 bei Prosimiern, Makrochiropteren, Karnivoren und Ungulaten einerseits und bei vielen Rodentiern andererseits; bei den Primaten unter sich ist diese Region als rückgebildetes Organ in ihrer Gesamtheit komplett homolog, im Vergleich zu anderen Ordnungen dagegen defektiv homolog. Schließlich läßt sich auch hinsichtlich einzelner *polymorpher Typen* für manche Sippen eine komplette Homologie annehmen, z. B. für den Calcarinatypus vieler Primaten, Prosimier, Karnivoren und Makropiden.

β) *Inkomplette Homologien (Gegenbaur)* bestehen darin, daß ein Rindenbezirk im Verhältnis zu anderen, ihm sonst völlig homologen oder strukturell gleichartigen, einerseits durch Zuwachs, andererseits durch Verminderung von Bestandteilen in seiner inneren Beschaffenheit wesentlich modifiziert wird. Auch hierfür finden sich in den früheren Ausführungen Beispiele genug, namentlich gehören die oben erörterten qualitativen Divergenzen der Rindenentfaltung hierher, ferner alle jene als wesentliche Ver-

schiedenheiten der kortikalen Feldergliederung im VI. Kapitel beschriebenen Abweichungen der Lokalisation. Allenthalben auch finden sich die beiden Unterformen der inkompletten Homologie, welche Gegenbaur unterschieden hat: die auf Verlust von Teilen beruhende *defektive Homologie* und zweitens die durch Zuwachs neuer Teile entstehende *augmentative Homologie*.

Daß man auch von einer defektiven Homologie noch in viel engerem Sinne, nicht nur mit Bezug auf Rindenareale, sondern mit Bezug auf die Schichtung innerhalb eines solchen sprechen darf, und daß in gewissem Sinne auch *imitatorische Homologien* (Fürbringer) im Cortex cerebri vorkommen, haben wir oben gesehen (I. Kapitel, S. 42).

2. Das Organproblem.

a) *Organbildung durch Differenzierung.* Neben der Zeugung (Generatio) und dem Wachstum (Crescentia) ist die Differenzierung (Divergentia) die wichtigste Fundamentalfunktion, welche bei der Entwicklung der organischen Individuen wirksam ist und auf welcher alle höhere Ausbildung und alle Vervollkommnung derselben beruht[1]). Dieser Prozeß, welcher auf einer durch Anpassung an ungleiche Existenzbedingungen bewirkten Hervorbildung ungleicher Teile aus gleichartiger Grundlage, physiologisch gesprochen auf Arbeitsteilung beruht, hat, wie wir gesehen haben, im Cortex cerebri nicht nur verschiedener Tiere, sondern vielfach auch ein und desselben Gehirnes, namentlich bei höheren Sippen, zu einer ungeheueren Mannigfaltigkeit der Organisation geführt.

Aus einer allen Säugetieren zukommenden einheitlichen Anlage, der primitiven ungeschichteten Rindenplatte (W. His), entwickelt sich durch morphologische Differenzierung die spätere geschichtete Rinde, und innerhalb dieser wiederum entstehen auf Grund örtlich ungleichartiger Differenzierungsvorgänge zahlreiche und weitgehende regionale Strukturmodifikationen. Als Endergebnis dieses in der ganzen Säugetierreihe wirksamen Entwicklungsprozesses kommt es zur Sonderung von

[1]) Ernst Haeckel, Generelle Morphologie, II. Bd., S. 72ff. Siehe auch: Derselbe, Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiet der Entwicklungslehre, I. Teil, S. 99ff. Über Arbeitsteilung in Natur und Menschenleben.

Gewebskomplexen, welche gegen die übrigen Teile abgegrenzt sind, eine in sich einheitliche Struktur besitzen und, soviel wir annehmen dürfen, einer einheitlichen Funktion vorstehen, mit einem Worte, zur Bildung von Organen[1]). Was wir in den obigen Kapiteln als eine Summe von Strukturfeldern und Regionen kennen gelernt haben, stellt sich sonach morphogenetisch betrachtet, als ein Verband von Teilorganen, welche einer höheren Organeinheit untergeordnet sind, dar.

Organologisch ist daher die Großhirnrinde der Mammalier als ein *Organkomplex* zu betrachten, mit anderen Worten, als eine Summe oder Aggregation von aus gleicher Anlage hervorgegangenen, in verschiedenen Graden der Aus- und Rückbildung begriffenen, teils koordinierten, teils subordinierten Partialorganen, welche ihrem histologischen Bau nach spezifisch differenziert und regionär mehr oder minder scharf gegeneinander abgegrenzt sind.

Diese kortikalen Einzelorgane stellen ihrerseits zusammengesetzte oder *„heteroplastische Organe"* dar (Organe dritter Ordnung nach Haeckel), da sie aus einer Vereinigung mehrerer verschiedenartiger Gewebsformen, nämlich außer den Ganglienzellen und deren Produkten, den Nervenfasern, noch aus Neuroglia und Bindegewebe bestehen, im Gegensatz zu den einfachen oder *„homoplastischen Organen"*, welche nur aus einer einzigen Ge-

[1]) Man könnte einwenden, daß der Ausdruck *„Organ"* für derartige Gewebsbezirke innerhalb eines Gesamtorganes nicht am Platze sei. Nach dem herkömmlichen zoologischen Sprachgebrauche scheint mir jedoch der Begriff auch in seiner engeren Fassung durchaus berechtigt zu sein.

Die allgemeinste Fassung hatte er bei Victor Carus. Er charakterisiert das „Organ" als eine „Summe bestimmter Elementarteile oder Gewebe in bestimmter Verbindung und Form".

Auch Haeckel faßt den morphologischen Begriff Organ sehr weit; ein Organ ist (ohne ein Formindividuum höherer Ordnung zu sein) „eine konstante einheitliche Raumgröße von bestimmter Form, welche aus einer Summe von mehreren Plastiden in konstanter Verbindung zusammengesetzt ist" (Generelle Morpholog. I, S. 291).

Bei R. Hertwig findet sich die Definition: „Ein Organ kann man einen Gewebskomplex nennen, welcher gegen die übrigen Gewebe abgegrenzt ist und eine in sich abgeschlossene Gestalt angenommen hat, um eine einheitliche Funktion zu vollziehen" (Lehrbuch der Zoolog., S. 83).

Nach Claus schließlich „versteht man unter Organ jeden Körperteil, welcher als eine der höheren Einheit des Organismus untergeordnete Einheit eine bestimmte Form und innere Gestaltung zeigt, sowie eine dieser entsprechende Funktion ausübt" (Lehrbuch der Zoologie, S. 38/40).

Wie man sieht, lassen sich alle diese Definitionen ohne Zwang auf unsere Rindenfelder anwenden.

websart zusammengesetzt sind. Im Sinne Haeckels könnte man vielleicht einen derartigen Organkomplex auch *„Organsystem"* oder ein Organ vierter Ordnung nennen, da als solche jene morphologischen Einheiten bezeichnet werden, welche aus einer Vielheit von zusammengesetzten oder heteroplastischen Organen bestehen[1]). In diesem Sinne wäre dann die Großhirnrinde als ein Organsystem niederer Ordnung dem gesamten Zentralnervensystem untergeordnet.

b) *Vervollkommnung durch Differenzierung.* Die Organbildung beruht auf Arbeitsteilung und diese ihrerseits führt auf Anpassung an veränderte Lebensbedingungen zurück. Ein Organ verändert sich gleich dem Gesamtorganismus den Bedingungen gemäß, welche auf es einwirken. Findet eine Einwirkung in bestimmtem Sinne gleichartig und längere Zeit statt, so verändert das Organ zunächst seine Funktion; es paßt sich den neuen Verhältnissen an, weil darin ein Vorteil für den Organismus im Kampf ums Dasein gelegen ist. Mit der Veränderung der Verrichtung geht langsam und stetig eine Veränderung der organischen Form einher. Indem sich kleinste Änderungen häufen, werden Teile jenes Organes dauernd verschieden, sie differenzieren sich morphologisch. Die mit der übernommenen Leistung sich neu gestaltenden Teile erhalten ein bestimmtes Gepräge, sondern sich mit der Zeit schärfer voneinander, und so entstehen schließlich räumlich abgetrennte Teile als neue Organe. So bedingt die Anpassung und die dadurch erzeugte Differenzierung eine Lokalisation von Funktionen, die mit einer Steigerung der Gesamtleistung einhergeht. Gewisse Verrichtungen, welche ursprünglich dem Organ als Ganzem zufielen, werden nun von bestimmten Teilen vollzogen, die Leistung dieses Organes zerfällt infolgedessen in verschiedene, in ihrer Summe der Gesamtleistung entsprechende Partialfunktionen.

Mit diesem Vorgange der Differenzierung, welcher physiologisch als Arbeitsteilung, morphologisch als anatomische Komplikation sich darstellt, ist notwendig eine Vervollkommnung des Organes verbunden. Die Hirnrinde erhält durch sie einen größeren Reichtum an Rindenfeldern, d. h. an Einzelorganen. Mit der größeren Mannigfaltigkeit und

[1]) Generelle Morphologie I, S. 301.

Unabhängigkeit der verschiedenen Rindenabschnitte wird aber deren Aktion freier und mit der größeren Zahl relativ selbständiger Teile bietet sich zugleich der Differenzierung selbst wieder ein weiterer Spielraum. So erzeugt diese unter Vermannigfaltigung der Funktion eine dauernde Umgestaltung und Vervollkommnung des Gesamtcortex[1]).

Gegenüber den so durch Sonderung entstandenen mehrfachen Organen repräsentiert das ursprünglich einheitliche Organ ein *„Primitivorgan"* (Gegenbaur). In diesem Sinne wird man vielfach gewisse oben beschriebene Regionen einfacherer organisierter Säugetiere als Primitivorgane der bei höherer Entwicklung vorhandenen Vielheit von Rindenfeldern, in welche die betreffende Region sich gespalten hat, bezeichnen müssen. In letzter Instanz ist natürlich auch für den Gesamtcortex irgendwo in der Vorfahrenreihe ein solcher Primitivzustand, d. h. ein nicht weiter differenzierter einheitlicher Primitivcortex, zu postulieren, nur daß dieser Zustand durch die Phylogenese längst überwunden und daher nicht mehr nachweisbar ist.

Ob die durch Differenzierung entstandene Vervollkommnung des Cortex in allen Fällen das Produkt äußerer, mechanisch wirkender Ursachen ist, oder ob nicht vielmehr manche der hierher gehörigen Erscheinungen auf anderem Wege, unabhängig von äußeren Existenzbedingungen und unabhängig auch vom Kampf ums Dasein, also gewissermaßen durch eine im Wesen der lebenden Substanz selbst gelegene *„Energie zur Vervollkommnung"* (R. Hertwig[2]), oder wie Naegeli[3]) sich ausdrückt, durch ein „Prinzip der Progression"[4]) ihre Erklärung findet, muß eine offene Frage bleiben.

c) *Verschiedene Grade der Ausbildung.*

Das Divergenzgesetz oder die Divergenz der Cortexentwicklung im besonderen äußert sich, wie wir mehrfach gesehen haben,

[1]) Siehe Gegenbaur, l. c., Seite 3ff., über „Anpassung".

[2]) Vgl. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, 1900.
Ferner: Derselbe, Der Kampf um Grundfragen der Biologie, 1909.
Siehe auch O. Hertwig, Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie usw. Handbuch d. Entwicklungsgesch., 1906.

[3]) Carl Naegeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.

[4]) C. E. v. Baers *„Zielstrebigkeit"* oder Eimers *„Orthogenesis"*.

in einer doppelten Richtung: erstens darin, daß die Ausbildung eines bestimmten Rindenteiles, mag er im übrigen innerhalb der Vergleichsreihe morphologisch im allgemeinen noch so gleichartig und auch der gleichen Abstammung sein, mag also die Homologie noch so sicher feststehen, bald bei der einen, bald bei der anderen Sippe äußerst abweichende Charaktere im einzelnen aufweist (*primäre phylogenetische Differenzierung* Haeckels). Diese treten uns in dem einen Falle als Ausbildung höheren Grades oder progessive Fortbildung, in anderen Fällen als Ausbildung niederen Grades oder sogar als regressive Umwandlungen entgegen.

Die zweite Form der Divergenz besteht darin, daß verschiedene Rindenteile des gleichen Gehirns in verschiedener Weise sich aus- und umbilden (*sekundäre individuelle oder ontogenetische Differenzierung* Haeckels). Man wird auch hier nach dem Obigen qualitative und quantitative Divergenzen, sowie progressive und regressive Entwicklungen einzelner Abschnitte auseinanderhalten müssen.

Beide Vorgänge, die phylogenetische Differenzierung, welche zur Transmutation der Spezies und in weiterer Folge zur fortschreitenden Entfaltung mancher Rindenteile bei höher organisierten Arten und Stämmen führt, und die ontogenetische Differenzierung, welche die Entstehung differenter Cortexorgane beim Einzelindividuum bedingt, sind der Ausdruck ein und desselben biologischen Grundphänomens der auf Anpassung und Vererbung beruhenden physiologischen Arbeitsteilung[1]). Da nach dem *Gesetz der Korrelation der Teile* (Cuvier) wechselseitige Beziehungen zwischen den Organen eines Individuums derart bestehen, daß lokale Veränderungen an einem Abschnitte Modifikationen auch an entfernten Körperteilen hervorrufen, so bewirkt die Arbeitsteilung namentlich in der ontogenetischen Entwicklungsreihe neben anatomischer Höherentwicklung oder Ausbildung im engeren Sinne immer auch an anderen Teilen eine Rückbildung. Ausbildung und Rückbildung, anatomische Komplikation und Vereinfachung

[1]) Haeckel schreibt: „Wenn uns die individuelle Entwicklungsgeschichte die ontogenetische Charakterdivergenz der morphologischen Individuen in schneller Reihenfolge vor Augen führt, so haben wir darin lediglich die Vererbung der phylogenetischen Differenzierung zu erblicken, welche die Vorfahren des betreffenden Organismus während ihrer langsamen paläontologischen Entwicklung erlitten haben“ (Generelle Morphologie II, S. 256).

schließen sich demnach nicht nur nicht aus, sondern sie gehen nebeneinander her und bedingen sich, gemäß dem Gesetz der Korrelation, gegenseitig an allen Orten und zu allen Zeiten.

Die Korrelation zeigt sich am Cortex cerebri im groben sowohl in der Größe und Form der Organe (Areae et Regiones), wie in deren Zahl und Lage. Nimmt bei einem Tier ein Rindenfeld oder ein größerer Rindenabschnitt an Volumen relativ stark zu oder vermehrt sich die Zahl der konstituierenden Unterfelder beträchtlich, so sehen wir häufig eine Reduktion an anderen benachbarten oder auch entfernter gelegenen Rindenabschnitten, und diese zeigt sich wiederum teils in einer Abnahme der Masse, teils in einer Verminderung differenzierter Einzelbestandteile, also wiederum von Regionen und Feldern. Zuweilen führt die Veränderung durch Korrelation nur zu einer räumlichen Verdrängung, d. h. zu einer Lageverschiebung eines Organes. In höheren Graden geht die Reduktion mit einer wirklichen „Verkümmerung" einher und es entstehen dann rudimentäre oder kataplastische Organe.

Für alle diese Entwicklungsprozesse haben wir in den früheren Kapiteln Beispiele in Fülle kennen gelernt. Der Weg, auf dem rudimentäre Teile entstehen, ist offenbar derselbe, wie derjenige, auf dem sich neue Teile bilden. Nur die Richtung der Bildungsbewegung ist in beiden Fällen entgegengesetzt. „Ebenso wie bei der Neubildung eines Organes eine Reihe von vielen Generationen hindurch zahlreiche kleine Zunahmen sich häufen und so endlich zur Entstehung eines ganz neuen Teiles führen, so häufen sich bei der Rückbildung eines Organs allmählich zahlreiche kleine Abnahmen, bis dasselbe nach Verlauf einer größeren Generationsreihe endlich ganz verschwindet. Hier wie dort ist es die Anpassung und die Vererbung, welche zusammen wirken und welche, im Kampf ums Dasein wirksam, die natürliche Zuchtwahl als die bildende Ursache erkennen lassen." (Haeckel.) Daß es nicht immer gelingt, im Einzelfalle zu entscheiden, was wirklich rückgebildet ist, haben wir bereits oben ausgeführt. Rindenorgane mäßigen Ausbildungsgrades innerhalb eines im ganzen niedrig organisierten Cortex werden gegebenenfalls von in Rückbildung begriffenen Organen eines höheren Rindentypus hinsichtlich ihrer morphologischen Wertigkeit wenig oder kaum differieren.

Besonders schwierig wird es unter Umständen sein, sich vor einer Verwechslung von rudimentären Rindenfeldern mit werdenden oder neu entstehenden Cortexorganen zu hüten. In Anaplase oder Neubildung begriffene Teile können geradezu als morphologisch rückgebildet oder rudimentäre, d. h. als physiologisch wertlos erscheinen.

Das gleiche gilt von „indifferenten" Teilen. Solche Indifferenzzustände oder *„Vorratsgebilde"* wird man aber innerhalb des Cortex cerebri, da dieser ein in stetiger und fortschreitender Entwicklungsbewegung befindliches Organ darstellt, wenigstens bei manchen Tieren, namentlich den Menschen, ebenso vermuten dürfen, wie die sicher erwiesenen anaplastischen und kataplastischen Prozesse. Worin jene zu erblicken sind und welche morphologischen Verhältnisse ihnen im einzelnen entsprechen, läßt sich zurzeit nicht sagen. Nur die genaueste Kenntnis des Ganges der individuellen ontogenetischen Entwicklung neben derjenigen der Ausbildung desselben Organs bei verwandten Tieren wird vielleicht in manchen Fällen erkennen lassen, ob Neubildung, Rückbildung oder Indifferenz eines Cortexteiles vorliegt. Die Verhältnisse werden dadurch aber noch komplizierter und die Entscheidung infolgedessen bedeutend erschwert, daß man auch mit Bezug auf die Rindenorganisation zweifellos mit Haeckel zwei Arten von Organisationstypen unterscheiden muß: erstens *„monotrope Typen"*, d. h. solche, welche sich physiologisch und morphologisch bestimmten speziellen Bedingungen einseitig angepaßt und dadurch die weitere Entwicklungsfähigkeit stark eingebüßt haben, und zweitens *polytrope Typen* oder solche, welche weniger speziell und einseitig adaptiert und daher auch in höherem Grade nach anderen Richtungen ausbildungsfähig geblieben sind. Da es sich hier um das Endprodukt physiologischer Entwicklungsfunktionen handelt, wird auch eine Hauptarbeit bei der Feststellung dieser verschiedenen Typen der vergleichenden Physiologie zufallen.

3. Die systematische Bedeutung unserer Feststellungen.

Das „natürliche System" erfüllt die Aufgabe, auf Grund eines größeren oder geringeren Grades morphologischer Verwandtschaft die natürliche Blutsverwandtschaft der Organismen, d. h.

deren Stammbaum zur Darstellung zu bringen. Wir wollen nun kurz die Frage erörtern, wie weit die lokalisatorischen Tatsachen etwas zur Erkenntnis der stammesgeschichtlichen oder phylogenetischen Zusammengehörigkeit der Mammalier beizutragen vermögen.

a) *Die phylogenetischen Beziehungen im allgemeinen.*

Als vornehmste und wichtigste Stammesurkunde kennen wir die vergleichende Anatomie und die Keimesgeschichte oder Ontogenie. Die Schwierigkeiten, daraus sichere Schlüsse auf die Phylogenie zu machen, sind gerade bei einem so hoch komplizierten und sekundär vielfach so weitgehend modifizierten Organ, wie es die Großhirnrinde darstellt, besonders große. Sie beruhen einmal auf der Unvollständigkeit des Materials, sodann aber auch und vorwiegend auf den Tatsachen der Cenogenie (Haeckel).

Daß unser Material ein äußerst unvollständiges ist, haben wir allenthalben hervorheben müssen. Es liegt dies teilweise an unserem Untersuchungsplane, der nur da und dort Stichproben herauszugreifen gestattete, und teilweise an der Lückenhaftigkeit der Tierreihe selbst. Zahlreiche Verbindungsglieder zwischen heutigen Lebensformen sind überhaupt ausgestorben, andere konnten wir nicht untersuchen. Auf der einen Seite fehlen uns daher viele wichtige Zwischenformen, auf der anderen Seite sind durch die in der Embryonalentwicklung sich vollziehenden cenogenetischen „Fälschungen“ des palingenetischen Entwicklungsganges die anatomischen Formverhältnisse vielfach derart verwickelt, daß sie phylogenetisch nicht mehr erklärt werden können. Wir können daher hier nur die allerallgemeinsten stammesgeschichtlichen Beziehungen andeuten.

Als wichtigstes und für unsere Frage bedeutungsvollstes Ergebnis der vergleichenden Rindentopographie haben wir gefunden, daß der Zellenbau der Großhirnrinde bei allen Säugetieren, den Placentalen wie Aplacentalen, einen gemeinsamen tektonischen Plan, d. h. eine einheitliche Zellengliederung in Schichten erkennen läßt. Wir konnten zunächst zwei Gruppen solcher tektonischer Rindenformationen mit (vermutlich) ab origine verschiedener zellulärer Tektonik unterscheiden, heterogenetische und homogenetische Bildungen, und jede von diesen Strukturgruppen ließ sich mit größeren oder geringeren Modifikationen überall bei allen

Sippen konstant in ihren Grundzügen nachweisen. Wir konnten weiterhin feststellen, daß die homogenetische Rinde wiederum bei allen Mammaliern gesetzmäßig eine Reihe von Variationsformen (homologe Typen) aufweist, welche ihrerseits sämtlich, wie die Ontogenie zeigt, aus einer gemeinsamen histologischen Grundform, dem tektogenetischen sechsschichtigen Ur- oder Ausgangstypus, abstammen. Und schließlich konnten wir zeigen, daß vermöge dieser homologen Strukturformationen innerhalb des ganzen Mammalierstammes eine im großen ganzen gleichartige Gliederung der Hemisphärenoberfläche in örtlich abgegrenzte Zonen oder sekundäre Rindenorgane, die wir als Regionen und Felder (Areae) bezeichnet haben, durchführbar ist.

Diese Tatsachen lassen sich nicht anders erklären, als durch die Annahme einer einheitlichen Entstehung aller Cortexformationen. Entscheidend ist namentlich der Nachweis, daß auch solche kortikalen Formbildungen, welche im erwachsenen Zustande ein ganz neuartiges Gepräge, eine wesentlich abgeänderte Tektonik (Schichtenverminderung oder Schichtenvermehrung) zeigen, in der Embryonalentwicklung gleichfalls, wenn auch nur vorübergehend, den sechsschichtigen Dauertypus besitzen. Die Sechsschichtung muß demnach wenigstens für den homogenetischen Cortex (für manche heterogenetischen Formen bleibt die Frage unentschieden) als ein primordialer, atavistischer Zustand aufgefaßt werden und die späteren Bildungen stellen sekundäre, durch Differenzierung entstandene Variationsformen aus jenem dar.

Damit ist aber der gemeinsame Ursprung wenigstens für den neopallialen Gesamtcortex in allen seinen Modifikationen äußerst wahrscheinlich gemacht und die aufgezählten Tatsachen der Tektonik und Lokalisation stellen ebensoviele Beweise für die gemeinsame Abstammung aller Mammalier aus einer Stammform, d. h. für deren monophyletischen Ursprung dar.

Die speziellen verwandtschaftlichen Verhältnisse der einzelnen Glieder dieses Stammes aufzudecken, ist hier nicht der Ort. Dazu würde das vorliegende Beweismaterial auch kaum ausreichen, zumal noch für viele Formen der Nachweis der Homologie ganz aussteht, in anderen Fällen Homologie und Analogie nicht immer klar zu unterscheiden sind. So viel aber läßt sich immerhin sagen,

daß manche Gruppen des Systems auch hinsichtlich ihrer Cortexorganisation nähere phylogenetische Beziehungen ohne weiteres erkennen lassen. Näheres hierüber soll an anderem Orte folgen.

b) *Die Stellung des Menschen.*

Von Huxley[1]) ist als „die Frage aller Fragen" diejenige nach der Stellung des Menschen in der Natur bezeichnet worden. In der Tat ist dieses Problem gerade vom Standpunkt der Rindenentwicklung, d. h. desjenigen Organs, mit dem wir alle höheren, den Menschen auszeichnenden geistigen Fähigkeiten in Verbindung bringen, von so fundamentaler theoretischer Bedeutung, daß wir nicht unterlassen wollen, wenigstens einige aphoristische Bemerkungen hier anzufügen.

Huxley faßt seine Anschauung in dem berühmt gewordenen *„Pithekometra-Satz"* zusammen, welcher lautet: „Alle Unterschiede im Körperbau zwischen dem Menschen und den großen Menschenaffen sind geringer als die betreffenden Unterschiede zwischen diesen Menschenaffen und den niederen Affen."

Gegen diesen Satz sind in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten Einwendungen gemacht worden. Namentlich Johannes Ranke hat in Anlehnung an die Lehre von Cuvier und Blumenbach die Behauptung aufgestellt, „daß trotz der verhältnismäßigen Annäherung des Menschen an die Affen doch ein ganz wesentlicher und auch systematisch greifbarer Unterschied zwischen Mensch und Affe existiert", und zwar ein Unterschied hauptsächlich in der verschiedenartigen Ausbildung des Zentralnervensystems. Ranke hält das Übergewicht des Gehirns über das Darmsystem für das Entscheidende, und glaubt daher im Gegensatz zu der bislang allgemein anerkannten Linnéschen Einteilung, wonach der Mensch mit den Affen zusammen eine Ordnung der Mammalier, die Primaten oder Herrentiere bildet, den Menschen als „Gehirnwesen" der gesamten übrigen Tierwelt als „Darmwesen" gegenüberstellen zu sollen.

Auch Haeckel, der konsequenteste Vertreter der Abstam-

[1]) Thomas Henry Huxley, Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur (Mans place in nature). Deutsch von Victor Carus. Braunschweig 1863.

Siehe auch über das gleiche Thema:

Carl Vogt, Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde. Gießen 1863.

mungslehre, hebt ausdrücklich gewisse höchst bedeutungsvolle Unterschiede zwischen der Organisation des Menschen und seiner nächst niederen Verwandten hervor, nämlich „die höhere Differenzierungsstufe des Kehlkopfes (der Sprache), des Gehirns (der Seele) und der Extremitäten und endlich den aufrechten Gang“[1]).

Wie ist nun diese Frage vom Standpunkt der Cortexentfaltung zu beantworten? Nach den obigen Ausführungen steht der monophyletische Ursprung des Cortex aller Säugetiere einschließlich des Menschen unzweifelhaft fest. Die innere und wesentliche Übereinstimmung des Rindenbaues in den Grundzügen spricht ebenso untrüglich dafür, wie die allgemeine Formverwandtschaft des Körperbaues im übrigen. Aber auch die nähere und spezielle Verwandtschaftsbeziehung des Menschen zu den Primaten ergibt sich aus den histologisch-lokalisatorischen Verhältnissen. Der Mensch steht nach der Tektonik der Großhirnrinde sowohl wie nach der topographischen Feldergliederung den Affen, speziell den Anthropoiden, näher wie irgendeinem anderen Säugetier. Der Schichtenbau eines von uns untersuchten Orang-Utans gleicht im Grundriß wie bezüglich einzelner Typen in auffallender Weise demjenigen eines jugendlichen Menschen.

Auf der anderen Seite aber bestehen trotz der unverkennbaren qualitativen Wesenverwandtschaft so erhebliche quantitative Unterschiede zwischen Mensch und Anthropoiden, daß die Allgemeingültigkeit des Huxleyschen Satzes dadurch eine starke Einschränkung erleidet. Die Differenzen beziehen sich auf die Flächenentfaltung und Masse[2]) des Gesamtorgans sowohl wie auf die innere Struktur und topische Gliederung.

Was den ersten Punkt, die Oberflächenentwicklung der Großhirnrinde, anlangt, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der Flächeninhalt des Gesamtrindenareals beim Menschen denjenigen eines Menschenaffen stark überschreitet. Nach H. Wagner[3])

[1]) Generelle Morphologie II., S. 430.

[2]) Nebenbei sei bemerkt, daß H. Friedenthal neuerdings eine Bestätigung des Huxleyschen Gesetzes für die Körpergewichtskurven gefunden haben will (Über das Wachstum des menschlichen Körpergewichts in den verschiedenen Lebensaltern und über die Volumenmessung von Lebewesen. Med. Klinik. 1909., 19).

[3]) H. Wagner, Maßbestimmungen der Oberfläche des großen Gehirns. Inaug.-Diss., Göttingen 1864.

beträgt die ganze Gehirnoberfläche zwischen 187000 und 221000 mm²; R. Henneberg bestimmte auf Grund einer exakteren Methode — nach Zahlen, die er mir in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte — ein Mittel von rund 110000 mm² für eine Hemisphäre[1]). Setzt man dazu die Cortexfläche beim Orang nach Wagner auf rund 50000 mm² und diejenige eines niederen Affen (Macacus) auf 30000 mm², so ergibt sich eine andere Relation, als sie nach dem oben zitierten Satze von Huxley erwartet werden müßte.

Das Verhältnis verschiebt sich aber unstreitig noch mehr zugunsten des Menschen, wenn man die gesamte Cortexmasse, d. h. den Quotient aus Oberfläche und Querschnittsbreite der Großhirnrinde, in Vergleich zieht[2]). Systematische Messungen hierüber stehen noch aus, sind aber für eine tiefere Durchdringung des Cortexproblems dringend nötig[3]). Der einfache Augensehein zeigt indessen, da sowohl die Flächenausdehnung wie der durch-

[1]) Die Spezialzahlen von Henneberg gelangen demnächst im Journal für Psychol. und Neurol. zur Veröffentlichung.

[2]) H. Wagner bezeichnet als „Oberflächenentwicklung" den Quotient aus Oberfläche und Gewicht. Er hat die interessante Tatsache festgestellt, daß die Oberflächenentwicklung der Rinde im Verhältnis zum Gehirngewicht beim Menschen geringer ist als beim Orang und viel geringer als bei glatthirnigen niederen Säugetieren. Diese Tatsache erklärt sich zweifellos größtenteils daraus, daß die extrakortikalen Gehirnteile, insonderheit das subkortikale Marklager beim Menschen, ein so mächtig überwiegendes Volumen erlangt haben.

[3]) G. Anton — Gehirnvermessung mittels des Kompensations-Polar-Planimeters (Wien. klin. Rundsch. 1903, 46) — hat ähnliche Untersuchungen über das Verhältnis des Kubikinhalts von Rinde und Markmasse angestellt. Auch diese Messungen bedürfen einer Ergänzung und systematischen Durchführung für die Hauptgruppen der Säugetiere.

Ein nicht minder wichtiges Problem, das gleichfalls eine Bearbeitung dringend erfordert, ist die Frage nach dem Verhältnis von Körpergröße und Gehirn- resp. Rindenentwicklung. Bekanntlich hat Bronn (Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper, 1858) das Gesetz aufgestellt, daß die Tiere im allgemeinen von Kreis zu Kreis an Größe zunehmen, und zwar in ungefähr gleichem Verhältnis, wie ihre Fähigkeiten wachsen. Schon Haeckel hat sich in seiner Generellen Morphologie gegen die Allgemeingültigkeit des Bronnschen Gesetzes ausgesprochen, und Fürbringer stellte fest, daß nur ausnahmsweise jene postulierte Parallele zwischen Körpergröße und Höhe der Entwicklung in vollkommener Weise zur Beobachtung komme (siehe M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Allgemeiner Teil. Amsterdam 1887. S. 155 ff.). Ganz in Übereinstimmung mit Fürbringer kann ich bezüglich des Cortex cerebri an dieser Stelle nur kurz andeuten, daß zwar im allgemeinen größere Tiere in vieler Hinsicht eine höhere Rindenentwicklung zeigen als kleinere Formen, daß dies aber nur für Individuen einer engeren Gruppe, etwa einer Familie oder Gattung gilt, im übrigen aber vielfach Ausnahmen vorkommen.

schnittliche Rindenquerschnitt beim Menschen nicht nur absolut, sondern auch relativ stark überwiegt, daß der Abstand vom Menschen zum Anthropoiden auch in dieser Hinsicht ein beträchtlich größerer ist, als der Abstand vom Anthropoiden zu einem niederen Affen.

Das gleiche gilt bezüglich der topographischen Gliederung des Cortex cerebri. Die Reichartigkeit der topischen Differenzierung ist beim Menschen unvergleichlich größer und mannigfaltiger, als bei allen Affen. Dies kommt schon in der Zahl der cytoarchitektonischen Felder zum Ausdruck. Beim Menschen lassen sich cytoarchitektonisch rund 50 differente Areae unterscheiden, bei manchen niederen gyrencephalen Affen bis zu 30 und beim Menschenaffen (Orang) annähernd ebensoviel oder nur wenige mehr. Wenn man den Faserbau in Betracht zieht, so wird der Abstand der Menschen- von der Anthropoidenrinde noch viel größer. O. Vogt unterscheidet allein im Stirnhirn des Menschen mehr als 50 differente myeloarchitektonische Felder (in der Gesamtrinde über 100), Th. Mauß[1]) hat beim niederen Affen 32 entsprechende Areae abgrenzen können und nach persönlichen Mitteilungen trennt er jetzt beim Orang und Gibbon myeloarchitektonisch etwa 40 Einzelareae ab[2]).

Schließlich ist daran zu erinnern, daß auch die innere Querschnittsstruktur der Großhirnrinde beim Menschen im ganzen eine viel feinere Organisation sowohl nach der Ausbildung und dem Polymorphismus der Elemente, wie nach der Komplexität ihrer Verbindungen aufweist und daß daher auch hierin der Mensch dem Menschenaffen ferner zu stehen scheint, als dieser einem niederen Affen. In allen diesen Tatsachen sehen wir aber einen offenkundigen Widerspruch mit dem Inhalte des Gesetzes von Huxley. Ob qualitativ andere und feinere Untersuchungsmethoden diese scheinbare Kluft wieder überbrücken werden, ist eine Frage der Zukunft.

An letzter Stelle wäre in diesem Zusammenhange noch mit einem Worte die Bedeutung der Rindenlokalisation für die Anthro-

---

[1]) Th. Mauß, Die faserarchitektonische Gliederung der Großhirnrinde bei den niederen Affen. Journal f. Psychol. u. Neurol., 1908, 13.

[2]) Die betreffenden Untersuchungen von O. Vogt und Mauß sind nahezu abgeschlossen und werden in nächster Zeit erscheinen.

pologie zu streifen. Positive Befunde liegen ganz spärliche vor. Elliot Smith[1]) hat das Problem vom lokalisatorischen Standpunkt zuerst in Angriff genommen und gezeigt, daß in der Occipitalrinde (Area striata) des Ägyptergehirns sich Verhältnisse finden, welche in vieler Hinsicht an diejenigen eines Orangs erinnern. Ich selbst habe dann zunächst am Javanergehirn ähnliche Befunde erhoben[2]), später dieselben bei anderen Rassen, namentlich Hereros und Hottentoten, im wesentlichen bestätigt gefunden und gleichzeitig festgestellt, daß bei diesen fremden Rassen in einem großen Prozentsatz die Area striata lokalisatorische Verhältnisse zeigt, welche von denen des Europäergehirns wesentlich abweichen und vielfach eine größere Ähnlichkeit mit dem Anthropoidengehirn erkennen lassen[3]).

Obwohl es sich hierbei nur um ein einziges Rindenfeld handelt, so glaube ich doch, daß man im Hinblick auf diese Einzeltatsache der anthropologischen Erforschung des Großhirns künftighin nicht mehr so mutlos wie zur Zeit der ausschließlichen Furchenvergleichung wird gegenüberstehen dürfen, und daß es manche Frage der Anthropologie gibt, welche, allerdings nur mit größter Vorsicht und durch jahrelang fortgesetzte kritische Vergleichsarbeit, auch vom Standpunkt der Rindenlokalisation mit Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden kann.

[1]) E. Smith, The Morphology of the occipital region of the cerebral hemisphere in Man and Apes. Anat. Anz., 1904, 24.
Derselbe, Studies in the morphology of the human brain. Records of the Egyptian Governement School of medicine, II.

[2]) Brodmann, V. Mitteilung zur histologischen Rindenlokalisation. Journ. f. Psych. u. Neurol., 1906, VI.

[3]) Über das Vorkommen der „Affenspalte" bei fremden Menschenrassen; Vortrag in der Berliner Gesellschaft f. Psychiatrie u. Neurologie. Ref. Zentralbl. f. Nervenheilk., 1908.

VIII. Kapitel.

Lokalisation und Histopathologie.

In seinem berühmten programmatischen Vortrage „Zum gegenwärtigen Stande der pathologischen Anatomie des zentralen Nervensystems" bezeichnet es Franz Nißl[1]) als den größten Fortschritt unserer Zeit, klar erkannt zu haben, „daß das zunächst zu erreichende Ziel der pathologischen Anatomie der Zentralorgane nicht in der möglichst scharfen lokalen Abgrenzung der erkrankten nervösen Elemente und nicht in dem Bestreben besteht, die klinischen Krankheitszeichen mit dem anatomischen Befunde in Einklang zu bringen, sondern in der zielbewußten Ermittelung der einzelnen histopathologischen Prozesse, welche den klinischen Krankheitsbildern zugrunde liegen, sowie in der möglichst scharfen Auseinanderhaltung der verschiedenen histopathologischen Vorgänge voneinander".

Diese wenigen Worte enthalten ein ganzes Programm und bezeichnen, mit dem Verzicht auf jahrelang gehegte eigene Hoffnungen und Wünsche, den Beginn einer neuen Epoche in der Histopathologie der Zentralorgane. Bisher hatte man — unbestreitbar unter dem Einflusse der von Forel, His und Waldeyer begründeten Neurontheorie — den Hauptnachdruck auf krankhafte Veränderungen an den „funktionierenden Gewebselementen", insonderheit den Ganglienzellen, gelegt, und das Bestreben der Forscher war darauf gerichtet gewesen, spezifische Nervenzellenveränderungen für die verschiedenen Krankheitszustände und krankmachenden Schädlichkeiten aufzufinden. Nun sollte es

[1]) F. Nißl, Zum gegenwärtigen Stande der pathologischen Anatomie des zentralen Nervensystems. Zentralbl. f. Nervenheilk. und Psychiatr. **26**, 1903, S. 517ff. — Siehe auch F. Nißl, Die Hypothese der spezifischen Nervenzellenfunktion. Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie 54, 1898, S. 1ff.

mit einem Male anders werden. Nißl warnt geradezu vor einer Überschätzung der Nervenzellen und der Abweichungen an ihrem Äquivalentbilde für die Bewertung krankhafter Zustände. Er stellt es als Forderung des Tages hin, praktische pathologische Anatomie zu treiben; man müsse das Augenmerk mehr dem pathologischen Gesamtprozeß, also auch den Vorgängen am Stützgewebe, der Glia und dem Gefäß-Bindegewebsapparat, als den einzelnen nervösen Gewebsbestandteilen zuwenden.

Wer die Literatur des letzten Jahrzehnts zu dieser Frage durchsieht, wird erkennen, wie sehr Nißl mit seiner Ansicht im Rechte war. Was dieser Zeitraum an Errungenschaften gebracht hat, ist auf dem von der Nißlschen Schule gewiesenen Wege erreicht worden[1]), und es ist kaum daran zu zweifeln, daß es vorläufig so bleiben wird.

Gleichwohl gebe ich mich der Erwartung hin, daß die Ergebnisse der histologischen Lokalisation auf die Histopathologie der Großhirnrinde ihren Einfluß nicht verfehlen werden.

Ich bin allerdings nicht Optimist genug zu glauben, daß die Feldertopographie, wie wir sie im vorstehenden kennen gelernt haben, nunmehr bald zu einer kortikalen Lokalisation einzelner Geisteskrankheiten oder gar einzelner psychopathologischer Symptome führen werde. Ich weiß auch sehr wohl, daß die Frage nach dem Sitze der krankhaften Gewebsveränderungen bisher nicht völlig vernachlässigt worden ist und daß die Histopathologen, wenigstens die kritischen unter ihnen, stets auch auf die vorwiegende (oder ausschließliche) Beteiligung enger begrenzter Rindenabschnitte bei bestimmten psychischen Zustandsbildern geachtet haben. Manche Fragen der Histopathologie indessen werden durch die geschilderten lokalisatorischen Tatsachen in ganz neues Licht gerückt und bedürfen nunmehr einer Bearbeitung von histotopographischen Gesichtspunkten aus. In welcher Richtung der daraus zu erwartende Nutzen zu suchen ist und worauf man bei der Erforschung gewisser Rindenprozesse sein Augen-

[1]) Siehe Nißls „Histologische und histopathologische Arbeiten über die Großhirnrinde", Bd. 1 u. 2, in denen eine Fülle grundlegender Forschungen zur pathologischen Anatomie der Gehirn- und Geisteskrankheiten niedergelegt ist. Es sei nur an die Beiträge von Nißl selbst, Alzheimer, Schröder, Spielmeyer, Forster, Ranke, Merzbacher u. a. erinnert.

merk zunächst zu richten haben wird, wollen wir — unter Heranziehung einiger Beispiele — in Kürze noch in diesem Kapitel erörtern. Eine erschöpfende Behandlung aller sich hieraus ergebenden Fragen ist jedoch ausgeschlossen; die Probleme drängen sich dem Forscher von selbst auf; es sollen daher nur einige flüchtige Hinweise gegeben werden, welche die Beziehungen zwischen Histopathologie und Rindenlokalisation zu beleuchten geeignet sind und welche für den Anfang als Richtschnur dienen können.

1. Daß für eine elementare oder individuelle Zellpathologie von Gehirnkrankheiten schon bald aus unseren lokalisatorischen Ergebnissen eine Förderung zu erwarten ist, darauf darf man sich nur geringe Hoffnungen machen. Elektive Zellerkrankungen, sei es im Sinne einer regionalen Beschränkung, sei es im Sinne einer ausschließlichen Beteiligung bestimmter Zellkategorien, gehören zu den großen Seltenheiten und dürfen nach unseren heutigen Anschauungen auch theoretisch nicht allzuoft erwartet werden. Am ehesten kämen noch bestimmte Giftwirkungen in Betracht, namentlich solche experimenteller Natur.

Wie der Standpunkt in dieser Frage bezüglich der Gehirnkrankheiten ist, hat Schröder in seiner durch kritische Stoffbeherrschung wie durch Klarheit der Darstellung gleich ausgezeichneten „Einführung in die Histologie und Histopathologie des Nervensystems“[1]) an der Hand der Literatur und reicher eigener Erfahrung gezeigt. Nach spezifischen Nervenzellveränderungen für bestimmte klinische Krankheitsbilder oder bestimmte Noxen zu suchen, bezeichnet er heute als ein nutzloses Beginnen. „Die bisherigen Erfahrungen haben gelehrt, daß in der menschlichen Pathologie die Mehrzahl der bekannten Veränderungen an den Zellen wahrscheinlich auf somatische Allgemeinstörungen zurückzuführen sind, welche das nervöse Leiden begleiten (Fieber, Anämie, Unterernährung, Erschöpfung, Ödem usw. einschließlich der besonderen Schädigungen während einer langen Agone).“ Trotzdem hält Schröder es nicht für ausgeschlossen, daß es Krankheitsformen des Zentralnervensystems gibt, welche durch

[1]) P. Schröder, Einführung in die Histologie und Histopathologie des Nervensystems. G. Fischer, Jena 1908.

„charakteristische Veränderungen des Nervenzelläquivalentbildes" ausgezeichnet sind.

Hier nun scheint mir in der Tat der Punkt zu sein, wo mit der Zeit auch die Histotopographie zu ihrem Rechte kommen wird. Wenn jene Voraussetzung zutrifft, so kann meines Erachtens nur die Berücksichtigung der normalerweise bestehenden lokalen Zellverhältnisse zum Ziele führen und vor Täuschungen bewahren. Wir haben früher gesehen, in wie weitgehendem Maße gerade auch die individuellen Zellformen regionär in verschiedenen Teilen der Hirnrinde variieren. Nun sind zwei Fälle denkbar. Einmal, eine Schädlichkeit betrifft alle Nervenzellen unbekümmert um ihren histologischen Charakter und ihren Sitz diffus und in gleicher Weise. Dieser Fall scheidet für unsere Betrachtung aus. Andererseits aber ist es — darin wird man Schröder unbedingt beipflichten — wohl vorstellbar und durch pathologische Erfahrungen auch wahrscheinlich gemacht, daß ein bestimmter Krankheitsprozeß nur bestimmte Zelltypen oder auf einen bestimmten Bezirk beschränkte Zellformen gewissermaßen elektiv alteriert. Die Erkennung derartiger lokalisierter Zellerkrankungen hat aber die subtilste Kenntnis der Lokalisation zur unbedingten Voraussetzung. Ein Beispiel aus der Neuropathologie, das noch bis in die jüngste Zeit Gegenstand der Diskussion gewesen ist, mag dies erläutern.

Es handelt sich um die sekundären Veränderungen in der Großhirnrinde bei *amyotrophischer Lateralsklerose*. Abgesehen von der aufsteigenden Pyramidendegeneration, welche bei dieser Krankheit nach Rossis und Roussys[1]) Literaturübersicht mit der Marchimethode bisher in 18 Fällen sicher bis in den Cortex verfolgt werden konnte, hat man von jeher auch nach Alterationen an den Ganglienzellen gefahndet. Die Angaben hierüber sind jedoch außerordentlich widersprechend, namentlich was die Örtlichkeit betrifft[2]); ein Teil der Autoren glaubt Veränderungen an den großen Pyramidenzellen gefunden zu haben (Kojewnikoff, Charcot et Pierre Marie, Mott, Spiller et Sarbo), ein anderer Teil erwähnt solche überhaupt nicht; die einen sprechen von Veränderungen *„in den Zentralwindungen"* oder in der *„motorischen Rinde"*, ohne anzugeben, was sie unter der letzteren verstehen

[1]) J. Rossi et G. Roussy, Un cas de sclérose latérale amyotrophique avec dégénération de la voie pyramidale. Revue neurolog. 1906, Nr. 9.

[2]) J. Rossi et G. Roussy, Contribution anatomo-pathologique à l'étude des localisations motrices corticales à propos de trois cas de sclérose latérale amyotrophique avec dégénération de la voie pyramidale suivie au Marchi de la moelle au cortex. Revue neurol. 1907, Nr. 15. (Literatur siehe hier.)

und ohne jede Topographie der Ausdehnung des Krankheitsprozesses; andere Autoren, welche lokalisatorische Angaben machen, heben hervor, daß die Zellen in der vorderen Zentralwindung stärker alteriert seien, als in der hinteren (Czyharz-Marburg, Spiller), und ein kleiner Teil schließlich behauptet, daß überhaupt nur die vordere Zentralwindung betroffen sei, während die hintere ganz intakt bleibe. Probst[1]) und Campbell[2]) speziell vertreten mit allem Nachdruck den letzteren Standpunkt und beschreiben Zellatrophie und Zellausfall namentlich der großen Pyramiden und der Betzschen Zellen ausschließlich vor der Zentralfurche. Rossi und Roussy schließen sich ihnen bezüglich der Zellen im wesentlichen an, nur nach Marchi wollen sie eine geringe Beteiligung auch im Gyrus centralis posterior gefunden haben („une participation, bien que très minime").

Es kann für mich keinem Zweifel unterliegen, daß diese divergierenden Angaben größtenteils auf Unkenntnis der normalen Bauverhältnisse der Zentralregion beruhen. Gewiß wird der Grad des Krankheitsprozesses das histopathologische Bild beeinflussen; das eine Mal wird es sich um Atrophie und Rarefizierung gewisser Zellformen, das andere Mal um völligen Zellschwund handeln, je nach der Intensität der Krankheit. Ich selber konnte dies in zwei Parallelfällen beobachten; in dem einen Präparat fehlten alle Riesenpyramiden[3]) vollständig, in dem anderen waren sie nur geschrumpft und an Zahl vermindert. Daß aber bei der gleichen Krankheit und bei einem so wohlcharakterisierten und dauernd auf das motorische System lokalisiert bleibenden Prozesse, wie es die amyotrophische Lateralsklerose ist, bald die ganze Zentralregion, bald ausschließlich die vordere Zentralwindung, bald diese vorwiegend, teilweise aber auch die hintere beteiligt sein soll, halte ich für völlig ausgeschlossen. Es ist ja auch recht bezeichnend: mit den veränderten physiologischen Anschauungen über die Zentralwindungen und mit der Überwindung der unizistischen Lehre durch die histologische Lokalisation mehrten sich auch die Stimmen, welche lediglich der vorderen Zentralwindung eine Beteiligung an dem amyotrophischen Prozesse zuschreiben.

Schließlich haben Campbell, Rossi und Roussy, Schröder[4]) ihre Untersuchungen von vornherein auf die neuen lokalisatorischen Erkenntnisse basiert und dementsprechend Befunde erhoben, welche in vollem Einklang mit diesen stehen.

---

[1]) Probst, Zu den fortschreitenden Erkrankungen der motorischen Leitungsbahnen. Arch. f. Psychiat. **30**, 1898, S. 766. Ferner Sitzungsbericht der Kais. Ak. d. W. Wien, **112**, 1903, S. 683.

[2]) Campbell, Histological studies, S. 85ff.

[3]) Natürlich in der vorderen Zentralwindung! Ich verweise hier nochmals auf das oben Seite 81 Gesagte. Man sollte sich auch in der Histopathologie daran gewöhnen, den Ausdruck „Riesenpyramiden" nur in dem dort charakterisierten engsten Sinne zu gebrauchen.

[4]) Kollege Schröder hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß er in drei typischen Fällen hochgradigen Zellausfall in der vorderen Zentralwindung ganz in Übereinstimmung mit der Ausdehnung meiner Area gigantopyramidalis und Schwund aller Riesenpyramiden bei Intaktheit der hinteren Zentralwindung gefunden habe.

2. Wichtiger für den Histopathologen als die Kenntnis einzelner Zelltypen und ihrer Verteilungsart auf der Hemisphärenoberfläche ist die Kenntnis der Schichtungsverhältnisse im allgemeinen und ihrer regionären Variationen im besonderen, also die Cytoarchitektonik (und Myeloarchitektonik[1]) im weitesten Sinne mit all ihren örtlich überaus wechselnden Merkmalen.

Wenn man sich vergegenwärtigt, daß jene oben geschilderten topischen Modifikationen des Rindenquerschnittes bis in die jüngste Zeit entweder größtenteils unbekannt oder zum mindesten wenig beachtet waren, wenn man ferner bedenkt, daß das „histopathologische Gesamtbild" eines Krankheitszustandes, so sehr bei ihm die Vorgänge am Gefäß-Bindegewebsapparat eine Hauptrolle spielen mögen, gleichwohl auch durch Abänderungen der Tektonik, und nicht immer bloß solche sekundärer Art, sondern zweifellos häufig genug auch durch primäre, auf Degeneration der parenchymatösen, funktionstragenden Elemente beruhende bestimmt wird, und daß solche tektonische Abänderungen an den verschiedenen Örtlichkeiten der Rindenoberfläche stets verschiedene sein müssen, so leuchtet ohne weiteres ein, wie bedeutungsvoll unter Umständen zum Verständnis und zur Beurteilung eines Krankheitsprozesses die Berücksichtigung der normalen örtlichen Bauverschiedenheiten der Rindenoberfläche ist.

Allenthalben in Abhandlungen aus dem Gebiete der Histopathologie der Großhirnrinde kann man Ausführungen über Zellschrumpfung, Ausfall von Ganglienzellen, Zellvermehrung oder Zellverminderung, Schwund von Schichten, Verschmälerung der Rinde und ähnliche Kriterien mehr, kurz Angaben über tektonische Verhältnisse finden, und häufig genug werden diese Daten angeführt, ohne daß die Örtlichkeit, auf welche sie sich beziehen, auch nur im groben und annähernd bestimmt wäre. Daß solche Befunde nur mit Vorsicht zu verwerten sind, ergibt sich aus den Darstellungen des I. und II. Kapitels von selbst. Zellreichtum, Zellgröße, Rindenbreite, Mächtigkeit und Zusammen-

[1]) Ich gestehe gern, daß die Myeloarchitektonik, wenn erst ihre lokalisatorischen Ergebnisse im einzelnen vorliegen, schon aus technischen Gründen für viele Fragen der menschlichen Hirnpathologie eher praktisch greifbare Ergebnisse verspricht, wie die Cytoarchitektonik.

setzung der Einzelschichten sind Faktoren, welche gerade beim Menschen gesetzmäßig den größten örtlichen Variationen unterliegen. Die Figuren 7, 12, 16, 27, 28 und 32 zeigen solche Differenzen bei einer einheitlichen Vergrößerung von 25 : 1 aus den Feldern 3, 4, 5, 6, 17 und 18 der menschlichen Hirnkarte, also aus der Rinde der hinteren und vorderen Zentralwindung, der ersten Stirnwindung, dem vordersten Abschnitt des oberen Scheitelläppchens, dem Occipitallappen und der Calcarinarinde. Drei extreme Beispiele differenter Texturformationen sind ebenfalls vom Menschen in Figur 42, 43 und 53 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Man wird zugeben, daß kaum größere Unterschiede in der geweblichen Zusammensetzung verschiedener Körperteile denkbar sind, als die hier innerhalb eines und desselben Organes bestehenden. Daraus geht aber hervor, daß, wer die regionär wechselnden Verhältnisse des Zellenbaues nicht kennt oder nicht genügend berücksichtigt, leicht folgenschweren Irrtümern unterliegen wird, wenn es sich um die Beurteilung des Zellreichtums, das Fehlen normaler oder das Vorhandensein pathologischer Zellformen, die Gruppierung und Orientierung der Zellen innerhalb des Querschnittes, die Rindenbreite, die Dichtigkeit und Mächtigkeit einzelner Schichten, kurz um Fragen der normalen Tektonik der Großhirnrinde handelt[1]). Er wird unter Umständen sogar Gefahr laufen, sich darüber zu täuschen, ob in einem gegebenen Falle normale oder pathologische Verhältnisse vorliegen.

Auch in dieser Hinsicht kann ein Beispiel aus der jüngsten Literatur zur Lehre dienen:

In seiner großen Monographie „Histological Studies on the Lokalisation of the Cerebral Funktion" hat Campbell bei drei Fällen von *Tabes dorsalis* bestimmte pathologische Veränderungen der Schichtungsstruktur innerhalb eines Rindenfeldes — seiner *postcentral area* — beschrieben. Er fand regelmäßig starke Reduktion der Rindenbreite, beträchtlichen Zellausfall,

[1]) Alle diese Fragen bedürfen allerdings, besonders was den Zellreichtum und spezifische, auf einzelne Regionen beschränkte Zellkategorien anlangt, noch der sorgfältigsten Detailuntersuchung. Es fehlt noch allenthalben an ausreichendem Vergleichsmaterial und an Durchschnittswerten; namentlich vermißt man zuverlässige numerische Daten über Zellzahl und Zellgröße, sowie über die Schichten- und Rindenbreite der verschiedenen Rindenfelder und in verschiedenen Entwicklungsstufen.

namentlich an größeren Pyramidenzellen der supra- und infragranulären Schicht, Verwischung der einzelnen Schichten und atypische Anordnung und Orientierung der Zellen. Diese angeblichen Veränderungen betrafen in keinem seiner Fälle das ganze Feld, sondern nur den auf der vorderen Lippe der hinteren Zentralwindung, also in der Tiefe der Zentralfurche versteckten vorderen Umfang seiner postcentral area. Da nach seiner Angabe die übrige Rinde durchaus intakt war, so schloß Campbell, daß es sich hier um das lokalisierte pathologisch-anatomische Substrat der Tabes in der Großhirnrinde

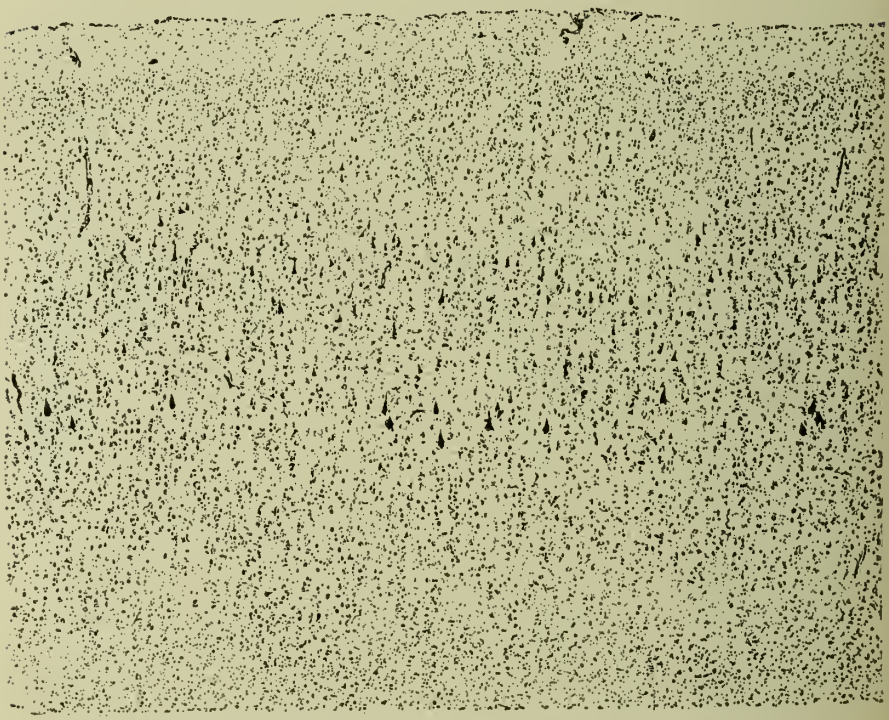


Fig. 149. Rindenquerschnitt der hinteren Lippe des *Gyrus centralis anterior* (Feld 4) aus der unmittelbaren Nachbarschaft der folgenden Figur. 25 : 1, 10 μ.

handle, und er ging sogar so weit, zu behaupten: da die Tabes eine Krankheit des sensiblen Systems sei, müsse jener erkrankt gefundene Rindenstreifen als die primäre kortikale Endstätte der Nervenfasern für die allgemeine Körpersensibilität angesehen werden[1]).

Man muß gestehen, wenn dieser Befund richtig wäre, so müßte er von der größten Tragweite für unsere theoretischen Auffassungen über das

[1]) Nach Campbells Worten: „The primary terminus or arrival platform for nerve fibres conveying impulses having to do with ‚common sensation'."

Wesen und die Pathogenese gewisser Krankheitsformen sein, und zwar nicht nur von sog. „Systemerkrankungen", wie der Tabes, sondern auch für unsere gesamten Anschauungen über die Lokalisation zentraler Krankheitsprozesse. Leider nur aber — man möchte es fast bedauern — haben sich die Angaben von Campbell nicht bestätigt. Von vornherein gaben sie zu ernstlichen theoretischen Bedenken Anlaß. Wenn die Veränderungen in dem erwähnten umschriebenen Rindenbezirke sekundärer Art wären, wie Campbell annimmt, eine Folge der Degeneration im sensibeln Protoneuron, so mußte der aufsteigende Krankheitsprozeß zum mindesten zwei Unterbrechungen erfahren, einmal in den dorsalen Hörnern oder den dorsalen Kernen des Rückenmarks, und zweitens im Thalamus opticus. Nun sind aber niemals konstante Veränderungen in den sekundären sensibeln Bahnen bei Tabes gefunden worden. Außerdem ist es nur schwer vorstellbar und verträgt sich

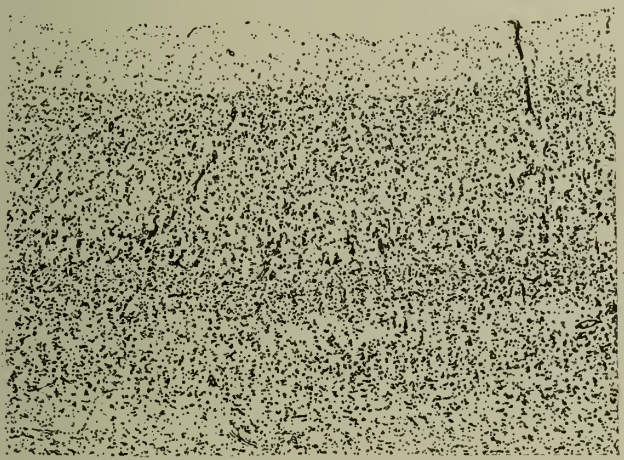


Fig. 150. Rindenquerschnitt aus der vorderen Lippe des *Gyrus centralis posterior* (Feld 3), direkt benachbart der vorigen Figur. 25 : 1, 10 μ.

kaum mit unseren experimentell-pathologischen Erfahrungen, daß ein kortikales Zentrum so tiefgreifende Störungen zeigen soll, wenn das periphere Ende des afferenten Systems erkrankt ist[1]). Dazu kommt aber, daß auf Grund positiver Nachprüfung die Angaben Campbells direkt als irrtümlich erwiesen wurden. G. Holmes[2]) hat, veranlaßt durch meine Darstellung des cytoarchitektonischen Rindenbaues der fraglichen Region (I. Mitteilung, 1903, Die Regio rolandica), festgestellt, daß die von Campbell irrtümlich der

[1]) Campbell begegnet diesem Einwand mit der allerdings wenig stichhaltigen Hypothese, es handle sich um die Wirkung einer „complete interruption of the physiological impulses", bedingt durch die Zerstörung der dorsalen Rückenmarkswurzeln.

[2]) Gordon Holmes, A note on the condition of the postcentral cortex in Tabes dorsalis. Review of Neurology and Psychiatry, 1908.

Tabes zugeschriebenen Struktureigentümlichkeiten sich normalerweise in jedem gesunden Gehirn finden und daß es sich hier um regionale Bauverschiedenheiten innerhalb der hinteren Zentralwindung handelt. In keinem der von Holmes untersuchten vier Tabesfälle bestand irgendein faßbarer pathologischer Befund in der Rinde der hinteren Zentralwindung. Er fand die Verhältnisse in allen Einzelheiten so — und beruft sich ausdrücklich darauf —, wie ich sie vom gesunden Menschen schon Jahre vorher beschrieben und durch Mikrophotographien erläutert hatte.

Ich selbst kann auf Grund eigener Erfahrungen diese Angaben nur bestätigen. Spezifische Veränderungen in der Rinde des Gyrus centralis posterior, speziell in deren vorderen Umfange, habe ich bei Tabes dorsalis ebensowenig feststellen können, wie Holmes. Was Campbell als pathologisch angesehen hatte, entspricht durchaus dem normalen Zustande. Die vordere Lippe der hinteren Zentralwindung hat eben, wie ich schon 1903 zeigte, normalerweise eine außerordentlich geringe Rindenbreite, sie weist vorwiegend kleinere, oft unregelmäßig orientierte Zellformen und (auch myeloarchitektonisch) ein Gesamtschichtenbild auf, wie man es sonst nirgends findet. Zur Orientierung sind in Figur 149 und 150 nochmals zwei Rindenausschnitte aus unmittelbar benachbarten Stellen der vorderen und hinteren Zentralwindung abgebildet.

Ungenügende Kenntnis der lokalisatorisch-tektonischen Verhältnisse verführte also Campbell dazu, pathologische Veränderungen, Atrophie der Rinde und Zellschwund anzunehmen, wo es sich um einen normalen Zustand handelte[1]). Ähnlich dürfte die Sache in manchen anderen Fällen liegen. Besonders die ursprünglich von Meynert stammenden, später von vielen Seiten bestätigten Angaben über pathognostische Veränderungen in der Hippocampusrinde bei Epilepsie dürften sich in dieser Weise aufklären.

3. Wir kommen zu einem dritten Punkte, der Bedeutung der Rindentektonik und der topischen Lokalisation für das patho-

[1]) Das Versehen von Campbell ist entschuldbar, findet sich doch heute noch in einem der verbreitetsten Lehrbücher der Anatomie der Zentralorgane die Angabe, die vordere und hintere Zentralwindung repräsentieren die breiteste Rinde der ganzen Hemisphärenfläche, und gibt doch auch Kaes in seinem großen Atlas die Rindenbreite für beide Windungen annähernd gleich groß, etwa 4—5 mm, an, während ich in der vorderen Zentralwindung im Mittel 4 mm und in der hinteren, speziell ihrer vorderen Lippe, rund 2 mm finde.

genetische Studium gewisser, auf abnormer Anlage beruhender Gehirnkrankheiten, insbesondere der idiotischen Zustände und der hereditär-familiären Formen.

Daß das klinische Zustandsbild der *Idiotie* sich histopathologisch in eine Reihe toto genere verschiedener Hauptgruppen auflöst, ist besonders durch die grundlegenden Untersuchungen von Alzheimer[1]) festgestellt worden. Danach wird man der Genese nach zunächst drei Formen von Idiotie unterscheiden müssen, und zwar: a) durch herdförmige, zumeist entzündliche Zerstörungen des Gehirns verursachte, b) auf diffusen Rindenprozessen beruhende und c) durch primäre Entwicklungsstörungen (Agenesie, Aplasie usw.) bedingte. Hiervon interessiert an dieser Stelle nur die letztere Gruppe.

H. Vogt[2]) hat gezeigt, daß in den durch Entwicklungsstörung (auch den erst extrauterin einsetzenden) zustande gekommenen Idiotieformen Hemmungsstufen der Ontogenese vorliegen. Nun wissen wir aus den Ausführungen im I. Kapitel, daß die Hirnrinde in der Embryonalentwicklung gewissermaßen einen Einheitstypus ihres Schichtenbaues durchmacht, und daß die späteren Strata und Areae des fertigen Gehirns sich als spezifisch differenzierte lokale Umbildungsformen von jenem, entstanden durch verschieden gerichtete örtliche Wachstumsvorgänge, darstellen. Man wird also in manchen Idiotien ein Stehenbleiben auf einer embryonalen Entwicklungsphase erkennen. Hierbei ist es gerade für das Verständnis angeborener und frühest erworbener Schwachsinnsformen von der größten Bedeutung, ungefähr den Zeitpunkt zu kennen, in dem die Hemmung des ontogenetischen Entwicklungsprozesses einsetzte. Da nun in solchen Fällen die tektonische Struktur gewissermaßen ein Spiegelbild eines noch mehr oder weniger indifferenten ontogenetischen Durchgangszustandes darstellt, so gibt diese Anhaltspunkte für die Beurteilung jener Frage. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Differenzierung der Tektonik für verschiedene

[1]) A. Alzheimer, Einiges über die anatomischen Grundlagen der Idiotie. Zentralbl. für Nervenheilkunde und Psychiatrie, 1904, S. 497 ff.

[2]) H. Vogt, Über die Anatomie, das Wesen und die Entstehung mikrocephaler Mißbildungen. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich. Bd. I, Wiesbaden 1905. — H. Vogt und P. Rondoni, Zum Aufbau der Hirnrinde. Deutsche med. Wochenschrift **34**, 1908, S. 1886.

Regionen und für verschiedene Schichten in der Keimesgeschichte nicht zu gleicher Zeit und vor allem nicht mit der gleichen Geschwindigkeit stattfindet, ein Moment, das zweifellos bisher nicht genügend gewürdigt wurde. Hier kann nur die genaueste Kenntnis der schon in der Embryonalentwicklung bestehenden regionären Bauverschiedenheiten vor Irrtümern schützen und manche wichtige Frage, beispielsweise was in einem Falle primär pathologisch und was sekundär degenerativ ist, ferner die weitere Frage, ob es sich um ein einfaches Stehenbleiben auf einem bestimmten fetalen Stadium oder um gleichzeitige Exzessivbildung, d. h. vermehrtes Wachstum histologischer Elemente oder ganzer Schichten — z. B. der Körnerschicht, wie H. Vogt meint — handelt, wird nur unter Berücksichtigung der allerdings im einzelnen noch auszubauenden topischen Lokalisation der embryonalen bzw. fetalen Hirnrinde sicher zu entscheiden sein.

Das gleiche gilt von jener anderen klinisch scharf umschriebenen Gruppe, der Tay-Sachsschen *familiär-amaurotischen Idiotie*, von der neuerdings durch Spielmeyer[1]) und H. Vogt[2]) zwei besondere Unterformen, eine infantile und eine juvenile, unterschieden worden sind. Durch die verdienstlichen Untersuchungen von Schaffer[3]) ist festgestellt, daß bei dieser Krankheit hochgradige Veränderungen aller Ganglienzellen im ganzen Zentralnervensystem, und zwar vorwiegend eine eigenartige Schwellung des Zellkörpers und der Dendriten, sowie Zerfall der intrazellulären Fibrillen, gesetzmäßig bestehen, während der Rindenbau im übrigen, namentlich die Schichtungstektonik, nach seiner Ansicht unverändert ist. Schaffer folgert daraus, im wesentlichen in Übereinstimmung mit Spielmeyer und Vogt, daß es sich um eine auf abnormer Anlage (ab ovo geschwächtes und zum frühzeitigen Zerfall neigendes Hyaloplasma) beruhende ubi-

[1]) W. Spielmeyer, Klinische und anatomische Untersuchungen über eine besondere Form von familiärer amaurotischer Idiotie. Gotha 1907.

[2]) H. Vogt, Über familiäre amaurotische Idiotie und verwandte Krankheitsbilder. Monatsschrift für Psychiat. und Neurol. 18, 1905.

Vgl. ferner das zusammenfassende Referat desselben Autors: Zur Pathologie und pathologischen Anatomie der verschiedenen Idiotieformen. Monatsschrift für Psychiat. und Neurol. 22, 1908.

[3]) K. Schaffer, Über die Anatomie und Klinik der Tay-Sachsschen amaurotisch-familiären Idiotie mit Rücksicht auf verwandte Formen. Zeitschrift für die Erforschung und Behandlung des jugendlichen Schwachsinns 3, 1909.

quitäre primäre und elektive Zellerkrankung innerhalb des sonst sowohl nach der formativen wie organogenetischen Seite normal entwickelten Zentralorganes handle. Ohne die positiven Befunde dieser Autoren im geringsten in Zweifel ziehen zu wollen, glaube ich doch annehmen zu müssen, daß man späterhin auch hier bei genauerer Kenntnis der regionären tektonischen Verhältnisse in der jugendlichen Hirnrinde gewisse örtliche oder universelle Anomalien im groben Schichtenbau wird feststellen und die Verschiedenartigkeit der klinischen Hauptformen dadurch möglicherweise wird erklären können (Zellreichtum, Zellgröße, Mächtigkeit mancher Schichten usw.).

Zu dieser Annahme veranlassen mich insbesondere die unlängst bekannt gewordenen, durch Kölpin[1]) beschriebenen Veränderungen der Rindenschichtung bei *Huntingtonscher Chorea*. Hier besteht, wie ich mich jetzt nochmals in einem dritten, von Kölpin mir freundlichst überlassenen Falle überzeugen konnte, unzweifelhaft eine übermächtige Ausbildung gewisser Schichten, namentlich der inneren Körnerschicht; das Querschnittsbild der Rinde erinnert dadurch und durch den Reichtum an kleinen granulären, neuroblastenähnlichen Elementen in vielen Stücken außerordentlich an die Schichtungsverhältnisse, wie sie in Jugendstadien der Hirnrinde vorkommen. Besonders charakteristisch habe ich dies im Occipitallappen und in der Calcarinarinde gefunden. Die Übereinstimmung wird um so größer, als auch in gewissen Rindenregionen, in denen normalerweise beim erwachsenen Individuum keine innere Körnerschicht besteht, z. B. im Riesenpyramidentypus, deutlich eine schichtweise Anhäufung von granulären Elementen, wie wir es als ontogenetisches Durchgangsstadium für diese Gegend kennen gelernt haben, vorkommt. Das Zusammentreffen dieser Momente legt uns nahe, an ein teilweises Persistieren infantiler resp. fetaler Schichtungszustände zu denken. Wir hätten es dann bei der chronischen hereditären Chorea mit einer in histotektonischen Verhältnissen zum Ausdruck kommenden abnormen Anlage, einem

[1]) Kölpin, Zur pathologischen Anatomie der Huntingtonschen Chorea. Journal für Psychologie und Neurologie **12**, 1908, S. 57. (Auf Veränderungen in den subkortikalen Ganglien, namentlich gewisser Fasersysteme, hat jüngst Jelgersma hingewiesen.)

Vitium primae formationis oder einer partiellen Entwicklungshemmung der Großhirnrinde zu tun, auf Grund welcher auf der Lebenshöhe ein vorzeitiger, zur Degeneration führender Abbau des Nervengewebes zustande kommt.

Auf weitere theoretische Erörterungen über diese auch für das Problem des Alterns sehr wichtige Frage einzugehen, ist hier nicht der Ort. Die mannigfachen Bedenken, welche sich gegen eine solche Auffassung erheben lassen, sind mir wohl bekannt[1]). Ich möchte jedoch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß einen ähnlichen Gedanken bereits Gowers bezüglich der Rückenmarkssklerosen ausgesprochen hat, indem er annimmt, daß diese Krankheitsprozesse auf einem angeborenen Mangel an vitaler Ernährung, auf einer sogenannten *„Abiotrophie"* beruhen, welcher sich erst um die Pubertät geltend mache. Und auch Jendrassik meint, daß die verschiedenen heredofamiliären Krankheitsformen, gleichviel in welchem Alter sie auftreten, in verschieden lokalisierten Schwächezuständen des Zentralnervensystems (die Muskeldystrophie z. B. in einer lokalen Schwäche gewisser Nervenzellen) ihren Ursprung haben. Vielleicht dürfen wir die bei der Huntingtonschen Chorea bestehenden, auf Entwicklungshemmung beruhenden Schichtungsanomalien

[1]) Ich will nicht unterlassen zu erwähnen, daß Herr Kollege Schröder neuerdings in drei Fällen von amyotrophischer Lateralsklerose innerhalb der sonst agranulären vorderen Zentralwindung eine ähnlich deutliche Ausbildung einer kleinzelligen Rindenschicht gefunden hat, wie sie eben als charakteristisch für die Huntingtonsche Chorea bezeichnet wurde. Kollege Schröder, der die Freundlichkeit hatte, mir die Präparate zu demonstrieren, hält jene in der Tat höchst auffällige schichtweise Zellanhäufung für gewucherte Neurogliazellen, und ich muß bekennen, angesichts der weitgehenden Übereinstimmung ist der Gedanke nicht ohne weiteres abzuweisen, daß es sich auch in unseren Fällen um einen solchen sekundären Wucherungsprozeß handeln könnte. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß das tektonische Gesamtbild der Rinde doch bei Huntington ein ganz anderes ist; die Rinde des Occipitallappens, speziell des Calcarinatypus, gleicht mit ihrer Schichtung überraschend der jugendlichen Rinde, was bei der Lateralsklerose nicht der Fall ist. Im übrigen wäre es auch kaum verständlich, daß bei einem diffusen, mit Verblödung einhergehenden Krankheitszustande eine einzelne Schicht (die innere Körnerschicht) durch sekundäre Wucherung der gliösen Elemente über die ganze Rindenfläche elektiv zu einer Exzessivbildung gelangen sollte, während in den übrigen Schichten des Rindenquerschnittes die Gliazellen nicht oder wenigstens nur unerheblich gewuchert sind. Eine solche Erklärung erscheint mir zum mindesten gezwungener, als die oben erörterte Annahme, wenn auch zuzugeben ist, daß die Frage noch offen und die Entscheidung darüber weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben muß.

als den sichtbaren histologischen Ausdruck einer solchen vererbten Schwäche betrachten.

Ähnliche Überlegungen ließen sich noch für andere hierhergehörige Krankheitstypen anstellen; ich erinnere namentlich an die *tuberöse Sklerose* von Bourneville[1]). Doch müssen hier diese kurzen Hinweise genügen.

4. Mit einem Worte möchte ich schließlich noch auf jene meist enger begrenzten und lokalisierten Rindenveränderungen aufmerksam machen, welche nach Erkrankung oder Verlust umschriebener peripherer Körperteile bzw. Innervationsgebiete vielfach bekannt geworden und beschrieben sind. Es unterliegt keinem Zweifel, daß, nachdem die normale Tektonik der verschiedenen Regionen genauer bekannt geworden und die Abgrenzung der Strukturfelder im einzelnen festgelegt ist, sehr bald manche strittige Frage über die Extensität und Intensität derartiger sekundärer Prozesse im Cortex cerebri wird entschieden werden können. Man erinnere sich nur an das, was oben über die Tabes dorsalis einerseits und die amyotrophische Lateralsklerose andererseits gesagt wurde. In Betracht kommen zunächst hinsichtlich der Zeitdauer geeignete Fälle von Amputationen (Gliedmaßen, Zunge, Kehlkopf usw.), ferner Kapselherde, experimentelle Durchschneidungen gewisser Bahnen und nicht zuletzt der angeborene Mangel von Körperteilen[2]).

Ein besonders dankbares Feld für das Studium derartiger histotopographischer Fragen bilden gewisse Erkrankungen, Zerstörungen und Entwicklungshemmungen der Sinnesorgane, insbesondere der höheren Sinne. Es kommen in Betracht namentlich die angeborene oder frühzeitig erworbene Blindheit, langdauernde Labyrinthtaubheit und die Taubstummheit.

---

[1]) Bourneville, Idiotie et épilepsie symptomatique de sclérose tubéreuse ou hypertrophique.

[2]) Schon Gudden hat nach Durchschneidungen der Capsula interna Atrophie der großen Pyramidenzellen in der Hirnrinde beobachtet und daran ganz richtig die Vermutung geknüpft, daß man auf diesem Wege zu einer genaueren Lokalisation gelangen könne; er hat auch schon damals die Frage aufgeworfen, ob nicht vielleicht „an die verschiedenen Zellenlagen sich verschiedene Funktionen binden". — Gudden, Über die Frage der Lokalisation der Funktionen der Großhirnrinde. Allgem. Zeitschr. für Psychiat. 42.

Als vorbildlich können in dieser Hinsicht die Untersuchungen von Bolton[1]) über die Veränderungen der Rindentektonik im Occipitallappen, speziell in seiner *visuo-sensory area,* unserer Area striata bei Anophthalmen und Blindgeborenen bezeichnet werden. Er hat zum ersten Male für ein Sinnesorgan und für ein Rindenfeld gezeigt, wie solche pathotopographischen Fragen in Angriff zu nehmen sind. Ähnliche, zumeist ältere Untersuchungen über die „Sehsphäre", allerdings mit sehr widersprechenden Ergebnissen, liegen von Monakow[2]), Fürstner[3]), Henschen[4]), Cramer[5]), Moeli[6]), H. Berger[7]), Leonowa[8]) u. a. vor. Vom streng topographischen Standpunkte aus hat besonders H. Berger die Frage experimentell in Angriff genommen und es scheint, daß, nachdem bei den in Betracht kommenden Versuchstieren die normalen lokalisatorischen Verhältnisse noch genauer bekannt sein werden, hier ein erfolgversprechender Weg für die experimentelle Forschung vorgezeichnet ist.

Auch über Rindenveränderungen nach Zerstörung oder Fehlen des Gehörorganes bzw. bei Taubstummheit liegen Be-

---

[1]) S. Bolton, The exact histological localisation of the visual area of the human cerebral cortex. Philosoph. Transact. 193, 1900.

[2]) v. Monakow, Über einige durch Exstirpation zirkumskripter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen. Arch. f. Psychiatr. **12**, S. 143, 1882. — Derselbe, Experimentelle und patholog. anat. Untersuchungen über die Beziehungen der sog. Sehsphäre zu den infrakortikalen Optikuszentren und zum Nervus opticus. Arch. f. Psychiatr. **14**, S. 699, 1883.

[3]) Fürstner, Weitere Mitteilungen über den Einfluß einseitiger Bulbuszerstörung auf die Entwicklung der Hirnhemisphären. Arch. f. Psychiatr. **12**, S. 612, 1882.

[4]) Henschen, On the visual path and centre. Brain, **16**, S. 170.

[5]) Cramer, Beitrag zur Kenntnis der optischen Kreuzung im Chiasma. Anatom. Hefte, X, S. 416.

[6]) Moeli, Veränderungen des Tractus und Nervus opticus bei Erkrankungen des Occipitallappens. Arch. f. Psychiatr. **22**, S. 73, 1891.

[7]) H. Berger, Beiträge zur feineren Anatomie der Großhirnrinde. Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **6**, 1899, S. 405. — Derselbe, Experimentell-anatomische Studien über die durch den Mangel optischer Reize veranlaßten Entwicklungshemmungen im Occipitallappen des Hundes und der Katze. Arch. f. Psychiatr. **33**, 1900. Berger kommt beim Hunde zu einer Lokalisation der Sehsphäre, welche sich mit derjenigen Munks deckt.

[8]) v. Leonowa, Über das Verhalten der Neuroblasten des Occipitallappens bei Anophthalmie und Bulbusatrophie und seine Beziehungen zum Sehakt. Archiv f. Anat. von His 1893, S. 308. — Dieselbe, Beiträge zur Kenntnis der sekundären Veränderungen der primären optischen Zentren und Bahnen in Fällen von kongenitaler Anophthalmie und Bulbusatrophie bei neugeborenen Kindern. Arch. f. Psychiatr. **28**, S. 53, 1896.

obachtungen vor (Waldschmidt[1]), Eberstaller[2]), Probst[3]), Strohmayer[4]), Brouwer[5]), doch gehen die Arbeiten in ihren Ergebnissen und Schlußfolgerungen nicht minder weit auseinander, wie die entsprechenden Befunde an der „Sehrinde". Für die Wiedergabe von Einzelheiten ist hier nicht der Ort; es will mir jedoch scheinen, daß die Schuld an dieser Divergenz der Deutungen nicht nur, sondern mehr noch der tatsächlichen Feststellungen zu einem großen Teil, wenn nicht ausschließlich, gleichfalls auf das Fehlen hinreichend gesicherter lokalisatorischer bzw. histotopographischer Anhaltspunkte zurückzuführen ist.

Aus alledem ersehen wir folgendes: Die sicherste Grundlage und der Ausgangspunkt für eine nicht geringe Anzahl histopathologischer Fragen der Großhirnrinde bildet die topische Lokalisation. Man wird die Forderung aufstellen müssen, daß jeder, der einen bestimmten Rindenteil auf pathologische Veränderungen in der oben angegebenen Richtung untersuchen will, vorerst den normalen Bau der absolut identischen Rindenstelle kennt und zum Vergleiche heranzieht. Eine ungefähre Angabe der Örtlichkeit, wie „Occipitalrinde", „Scheitellappen", „Stirnhirn" oder ähnlich, genügt für solche Zwecke nicht. Es wird sich in Zukunft vielmehr bei derartigen Untersuchungen darum handeln, in jedem einzelnen Falle dem *„Zell-Äquivalentbilde"* nach Nißl das *„tektonische Äquivalentbild"* jedes regionalen Rindenfeldes als gleichwertigen Faktor an die Seite zu stellen.

Dabei wird man sich aber nicht auf die grobe Tektonik eines Feldes im ganzen beschränken dürfen; sondern gerade für histopathologische Fragen wird es unerläßlich sein, die Ausdehnung und Umgrenzung der Felder zu kennen; ferner wird man sich daran gewöhnen müssen, die innerhalb jedes Feldes

---

[1]) Waldschmidt, Beitrag zur Anatomie des Taubstummengehirns. Zeitschr. f. Psychiatr. 43, S. 373.

[2]) Eberstaller, Das Stirnhirn. Wien-Leipzig 1890.

[3]) Probst, Über das Gehirn der Taubstummen. Arch. f. Psychiatr. 34, S. 584, 1901.

[4]) W. Strohmayer, Anatomische Untersuchung der Hörsphäre beim Menschen. Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. 10, S. 172, 1901.

[5]) B. Brouwer, Over Doofstomheid en de acustische Banen. Akademisch Proefschrift. Amsterdam 1909.

vorkommenden örtlichen Abweichungen seiner speziellen Struktur und namentlich auch die individuelle Variationsbreite nach Zellreichtum, Zellgröße, Rindendicke, Schichtenbreite usw. aufs genaueste in Rücksicht zu ziehen.

Allerdings darf man sich nicht verhehlen, daß es in dieser Hinsicht noch auf Schritt und Tritt an der wünschenswerten Vorarbeit fehlt. Wir stehen am allerersten Anfange einer neuen Forschungsrichtung, für die hier nur Umrisse und Richtlinien gegeben werden konnten. Was nunmehr not tut, ist die systematische und eindringliche Kollektivarbeit vieler auf dem Boden der gewonnenen normalen histologisch-lokalisatorischen Grundlagen. Dann erst werden wir mit der Zeit zu einer pathologischen Cortexorganologie fortschreiten.

IX. Kapitel.

Versuch einer physiologischen Cortexorganologie.

Der Zusammenhang der Funktion eines Organes mit seiner elementaren histologischen Struktur ist eine biologische Grundtatsache. Da jede organische Form ein Produkt ihrer Entwicklung ist, und da ferner die Entwicklung sich uns als eine Summe mannigfaltiger Lebensprozesse darstellt, so ist auch die Erklärung der organischen Formbildung, ihre Entstehung durch histologische Differentiation in letzter Instanz ein physiologisches Problem [1]). Die Funktion schafft sich ihre Organe. Diese Erkenntnis scheint mir auch denjenigen, der sonst nicht geneigt ist, die Verrichtung eines Organes aus seinem Baue abzuleiten, dazu zu berechtigen, von der geweblichen Zusammensetzung des Gesamtorganes, von der strukturellen Gleichartigkeit oder Ungleichartigkeit einzelner Teile, kurz von der Art der speziellen Differenzierung des inneren Baues gewisse Schlüsse auch auf die Art der Funktion des Ganzen, wie der es konstituierenden Teile zu machen.

Obwohl meine lokalisatorischen Studien von rein anatomischen Gesichtspunkten ausgingen und zunächst auch nur die Lösung anatomischer Fragen anstrebten, so wurde doch als Endziel von vornherein die Förderung der Funktionenlehre und ihrer krankhaften Äußerungen ins Auge gefaßt, und es entsteht nun die Frage, was wir in dieser Hinsicht aus unseren histotopographischen Feststellungen für die Physiologie der Großhirnrinde erwarten dürfen.

---

[1]) Siehe R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, 1900, S. 48.

I. Die Lokalisation nach Elementen.

Bezüglich der elementaren histologischen Zusammensetzung des Cortex cerebri haben unsere vergleichenden anatomischen Untersuchungen so wesentlich neuartige Tatsachen, namentlich hinsichtlich der Homologie einzelner Elemente, erbracht, daß ich glaube, wir werden auch zu einer neuen Orientierung mancher physiologischen Vorstellungen über diese Dinge gelangen.

a) Ältere Auffassungen.

Den älteren Anschauungen lag die den damaligen Kenntnissen entsprechende Vorstellung von der morphologischen und demnach auch physiologischen Einheitlichkeit aller Nervenelemente im Zentralorgan zugrunde. Selbst Meynert — also gerade der Forscher, von dem der erste Anstoß zu einer histotopographischen Gliederung der Großhirnrinde ausging, und der zugleich den nachhaltigsten Einfluß auf das physiologische Denken bis in unsere Tage ausgeübt hat — hielt an der Einheitlichkeit der funktionierenden Elemente fest und vertrat mit Nachdruck den Standpunkt, alle Nervenkörper haben an sich die gleiche Funktion, die Verschiedenheit in den Verrichtungen der einzelnen Abschnitte der Zentralorgane komme allein durch die Verschiedenheit der leitenden Verbindungen zwischen den Zellenkomplexen zustande. Er ging sogar so weit, zu behaupten, im Grunde sei das Rückenmarksgrau mit seinen Ganglienzellen zu den gleichen Leistungen (zur „Ichbildung") befähigt, wie die Hirnrinde, nur die Dürftigkeit der Verknüpfungen zwischen den Elementen verhindere dies[1]). Er lehnt daher auch, unter Berufung auf die bekannten Versuche von Pflüger, die Beschränkung der Empfindungsfähigkeit auf die Großhirnlappen prinzipiell ab und schreibt auch den tieferen Hirnabschnitten eine ebensolche zu.

[1]) Er bezeichnet „als die einzig naturgemäße Auffassung die, daß die Nervenkörper der Hirnrinde sich keineswegs von anderen Nervenkörpern durch eine spezifische Energie, z. B. die Fähigkeit zu empfinden, unterscheiden, sondern nur durch ihre Verknüpfung zu einem Komplex von jener Reichhaltigkeit der Formen der Empfindungseindrücke, wie sie erfahrungsgemäß in die Gestaltung des Ich eingehen". (Der Bau, S. 1 und 2).

An anderer Stelle schreibt er: „Es ist gar nicht zwingend, anzunehmen, daß diese gradweise Verschiedenheit der Erregungsdauer durch verschiedene innere Verhältnisse der Nervenkörper bedingt sei, sie kann auch durch außer diesen liegende Verhältnisse erfolgen." (Ibidem, S. 3).

Im wesentlichen auf den gleichen Vorstellungen basiert die Lehre Exners; ähnlich wie Meynert geht auch er bei seinen Untersuchungen über die zentralen Verrichtungen vorwiegend von den Nervenbahnen, d. h. den reizleitenden Bestandteilen des Zentralnervensystems aus; die Nervenzellen spielen in seinen Ausführungen eine ganz untergeordnete Rolle. Die graue Substanz, einschließlich der Großhirnrinde, ist lediglich reizumsetzendes Organ für die quantitativ in verschiedenem Maße zuströmenden, qualitativ aber gleichartigen Reize. Er ist daher bestrebt, alle physiologischen Vorgänge und die wichtigsten psychischen Erscheinungen auf Abstufungen von Erregungszuständen, demnach überhaupt „alles, was uns im Bewußtsein als Mannigfaltigkeit erscheint, auf quantitative Verhältnisse und auf die Verschiedenheit der zentralen Verbindungen von sonst wesentlich gleichartigen Nerven und Zentren zurückzuführen“[1]).

Ähnlich führt Wundt in seinen „Grundzügen der physiologischen Psychologie“ aus[2]), die Unterschiede in der Form und Anordnung der zentralen Elemente seien „so unerheblich, daß sie auch eine verhältnismäßige Gleichartigkeit der zentralen Prozesse vermuten lassen“. Damit will er funktionelle Unterschiede der einzelnen Hirnregionen keineswegs ausschließen, nur meint er, daß „dieselben mit höchster Wahrscheinlichkeit[3]) nicht in spezifische funktionelle Differenzen der Hirnelemente, sondern lediglich in die verschiedene Verknüpfungsweise der letzteren untereinander und mit den peripherischen Organen verlegt werden dürfen“ (S. 148).

Wie man sieht gehen alle diese in ihren Grundgedanken

[1]) S. Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. 1894. S. 3.

Exner schreibt: „Alle Erscheinungen der Qualitäten und Quantitäten von bewußten Empfindungen, Wahrnehmungen und Vorstellungen lassen sich zurückführen auf quantitativ variable Erregungen verschiedener Anteile der Summe von Nervenbahnen.

Zwei Empfindungen sind für das Bewußtsein gleich, wenn durch den Sinnesreiz dieselben Rindenbahnen in demselben Maße in Erregung versetzt werden.

Zwei Empfindungen sind ähnlich, wenn wenigstens ein Teil der in beiden Fällen erregten Rindenbahnen identisch ist.

Die Qualität der Empfindung und ihre Lokalzeichen sind demnach das Resultat der Erregungen verschiedener Bahnen der Großhirnrinde“ (S. 225).

[2]) W. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie. IV. Auflage. I. Bd. S. 147f.

[3]) Wundt spricht hier ausdrücklich nur von einer Wahrscheinlichkeit.

übereinstimmenden Theorien von der Voraussetzung aus, die Ganglienzellen seien, unbekümmert um ihre Herkunft, ihren Sitz und ihre äußere Gestaltung, gleichwertige Gebilde. Lassen wir demgegenüber die anatomischen Tatsachen reden!

b) Der histologische Tatbestand und seine Konsequenzen.

Fest steht, daß es zahlreiche, ihrer äußeren Form und ihrer inneren Struktur nach außerordentlich verschiedene Arten von Ganglienzellen im Cortex cerebri gibt; fest steht ferner, daß gewisse dieser Zellformen sich entweder über die ganze Hemisphärenfläche oder über einen großen Teil derselben zu bestimmten Gewebsverbänden von festerem Gefüge, die wir als Schichten kennen gelernt haben, gruppieren; durch die neuen lokalisatorischen Untersuchungen ist ferner nachgewiesen, daß das Vorkommen mancher besonders ausgeprägter Zellcharaktere ausschließlich auf einen räumlich mehr oder weniger scharf umschriebenen Bezirk der Rindenfläche beschränkt ist, und weiter ist schließlich erwiesen, daß derartig regionär isolierte oder lokalisierte Zellindividuen gleicher Bauart nicht nur beim Menschen, sondern in der ganzen Säugetierreihe gesetzmäßig an bestimmten (identischen) Stellen der Großhirnrinde sich finden.

Wenn nun auch unser Wissen noch keineswegs ausreicht, für einen einzigen solchen lokalen individuellen Zelltypus ausschließlich eine bestimmte elektive Funktion in Anspruch zu nehmen, so drängt doch diese nach äußerer Gestalt wie innerer Struktur sehr große morphologische Verschiedenartigkeit der Zellformen zu der Annahme, daß diese Elemente verschiedenen Verrichtungen vorstehen, und zwar nicht nur etwa deshalb, weil sie mit verschiedenen Nervenbahnen in Verbindung stehen oder weil sie verschiedenen tektonischen Verbänden angehören — nebenher trifft dies wohl meist auch noch zu —, sondern weil sie sich in spezifischer morphologischer Weise differenziert haben.

Die Differenzierung beruht, wie oben ausgeführt wurde, als morphologischer Prozeß auf der „Hervorbildung ungleichartiger Formen aus gleichartiger Grundlage“ (Haeckel); auf der physiologischen Seite entspricht der histologischen Spezifikation

eine funktionelle Arbeitsteilung. Jene spezifischen Zellelemente beginnen in der Ontogenie innerhalb mancher Gebiete sehr früh sich zu sondern; diese Sonderung zeigt sich in übereinstimmender Weise bei Tier und Mensch für homologe Zellen an den gleichen Orten und oft für eine bestimmte Zellform elektiv zu einer Zeit, wo alle anderen Zellen noch „schlummern"; die Differentiation erreicht in manchen Fällen so hohe Grade, wie wir sie in keinem anderen Organe kennen und wie sie sonst auch nicht zwischen den Zellen verschiedener Organe besteht. Überall da aber, wo sonst in einem Organismus oder innerhalb eines Organes neue Zellkategorien sich finden, nehmen wir eine besondere qualitative Leistung an. Warum soll die Großhirnrinde mit ihren Zellen eine Ausnahme machen? Die Zellen zweier Drüsen, etwa der Leber und der Niere, unterscheiden sich histologisch nicht im entferntesten so voneinander, wie in ein und demselben nervösen Zentralorgan etwa eine „motorische" Riesenpyramide von einer kleinen „Körnerzelle" des Calcarinatypus. Im Fibrillenbilde (nach Bielschowsky oder Cajal) wie im Äquivalentbilde Nißls unterscheiden sich manche kortikalen Ganglienzellen, abgesehen von der Verschiedenheit ihrer äußeren Form und Größe, derartig im inneren Aufbau des Zelleibes, daß man histologisch unbedingt von einer spezifischen Differenzierung hohen Grades sprechen muß. Man wird sich aber nicht wohl vorstellen können, daß eine solche morphologische Spezifikation nur der Ausdruck quantitativer Verhältnisse, etwa einer Gradabstufung einer und derselben qualitativ gleichartigen Nervenerregung (Exner) oder einer verschiedenen Zahl der leitenden Verbindungen (Meynert), sei. Wie soll das gleiche Nervenprinzip, das zwei Zellen nur in verschiedener Menge zuströmt, jene hochgradige histologische Sonderung bewirken und wie soll diese erklärt werden, wenn man annimmt, daß diese Zellen physiologisch nur durch das Maß, nicht die Art der Reizumsetzung sich unterscheiden? Es scheint doch näher zu liegen und vom histologischen Standpunkte aus geradezu geboten, spezifisch differenten Rindenzellen auch qualitativ differente Funktionen zuzuschreiben. Dagegen spricht nicht, wie man eingewandt hat, daß jene Zellen innerhalb des gleichen Organs räumlich zusammenliegen, auch nicht, daß sie alle histogenetisch einheitlichen Ursprungs sind.

Am gewichtigsten scheint mir aber folgendes Argument. Die Quantitätshypothese würde es meines Erachtens nicht zureichend erklären, warum gewisse Zellkategorien sehr frühzeitig, lange vor allen übrigen Zellen und lange auch, bevor irgendeine funktionelle Inanspruchnahme in Betracht kommt, in der Ontogenie sich zu differenzieren beginnen. Wir kommen für die Erklärung dieser Tatsache um die Annahme vererbter, in der Anlage bereits vorhandener Qualitätsunterschiede nicht herum. Histogenetische Gründe neben morphologischen sind es also, welche uns bestimmen, für die Zellen der Großhirnrinde das Wundtsche *„Prinzip der Indifferenz der Funktion"*, nach dem kein Element spezifische Leistungen vollbringt, sondern in der Form seiner Funktion nur von seinen Verbindungen und Beziehungen zu anderen Elementen abhängig ist, abzulehnen.

Der Polymorphismus der Zellen, ihre ungleichzeitige histogenetische Differenzierung, die strenge regionale Scheidung gewisser Zellformen und das gesetzmäßige Vorkommen gleichartiger (homologer) Zelltypen an identischen Stellen der Rindenoberfläche bei allen Säugetieren rechtfertigen die Annahme, daß im Cortex cerebri schon zwischen den zellulären Elementen eine weitgehende Sonderung der Funktionen stattgefunden hat, daß mit anderen Worten eine Verteilung spezifischer Verrichtungen auf Zellen verschiedener morphologischer Eigenart, verschiedener Lokalisation und verschiedener Wertigkeit besteht[1]).

c) Neuere Hypothesen.

Es wäre hier der Ort, die Frage zu erörtern, was man in jene morphologisch differenzierten Elementarbestandteile lokalisieren darf, wie, mit anderen Worten, die Beziehung zwischen bestimmten morphologischen Elementen und gewissen uns gegebenen psychischen Inhalten zu denken ist.

Von vornherein sind schon aus allgemeinen psychologischen

[1]) Ob diese funktionelle Verschiedenartigkeit gewisser Zellkategorien nicht doch in letzter Linie — wie manche Physiologen meinen — sich auf quantitative Unterschiede etwa eines und desselben kinetisch-chemischen Prinzips zurückführen läßt, muß eine offene Frage bleiben, die einstweilen weder von physiologischer noch anatomischer Seite entschieden werden kann.

Gründen alle jene Hypothesen abzulehnen, wonach einzelne psychische Inhalte, wie Empfindungen und Vorstellungen, in einzelnen morphologischen Elementen der Hirnrinde, also in Ganglienzellen, verkörpert sein sollen. H. Munk[1]), der diese Theorie am konsequentesten ausgebaut hat, nimmt bekanntlich an, daß an bestimmte Zellen auch Vorstellungen einer bestimmten Kategorie gebunden seien, und er kommt folgerichtig zu dem Schlusse, daß in seinen zentralen Sinnessphären neben den entsprechenden Empfindungen sämtliche Vorstellungen jedes Sinnes, also in der Sehsphäre alle Gesichtsvorstellungen, in der Hörsphäre alle Gehörsvorstellungen, über die ein Individuum verfüge, gelegen seien.

Der kardinale Fehler dieser Anschauung liegt, wie Wundt eingehend dargelegt hat, darin, daß sie komplexe Funktionen an ein einzelnes histologisches Gebilde gebunden denkt. Eine Vorstellung, die hier als psychisches Element genommen wird, ist, gleichviel ob es sich um Gesichts- oder Gehörs- oder Wortvorstellungen handelt, in Wahrheit eine höchst zusammengesetzte psychische Funktion. In eine reale Vorstellung gehen psychische Elemente der verschiedensten Art ein, außerdem besitzt jede Vorstellung stets auch räumliche und zeitliche Qualitäten; daß aber alle diese Eigenschaften in einer Zelle punktuell lokalisiert seien, ist ganz unmöglich auszudenken. Eine Ganglienzelle ist, im Vergleich zu dem unendlich komplizierten Gesamtbau der Hirnrinde oder verglichen mit dem histologischen Komplex eines Rindenfeldes oder auch nur mit einer einzelnen Zellschicht innerhalb eines Rindenfeldes, immer noch ein relativ einfaches Gebilde. Es ist aber unmöglich, sich vorzustellen, daß derartig komplexe psychische Funktionen in einem so einfachen Bestandteil des Gesamtorganes, wie einer Zelle, zustande kommen. An histologische Elemente können nur physiologische Vorgänge und Verrichtungen allerelementarster Art, etwa ein primitiver Bewegungsanstoß oder ein elementarer Sinneseindruck[2]), niemals aber

[1]) H. Munk, Über die Funktionen der Großhirnrinde. Gesammelte Abhandlungen. 2. Auflage. Berlin 1890.

[2]) Dabei muß es eine offene Frage bleiben, ob ein einfacher Sinneseindruck, z. B. die einem Lichtreiz von bestimmter Schwingungszahl entsprechende Gesichtsempfindung, wirklich das absolut „Psychisch-Elementare" darstellt; ebenso auch die andere Frage, ob die Zellen die letzten histologischen Elemente der Großhirnrinde sind.

zusammengesetzte psychische Gebilde, wie es die Vorstellungen sind, gebunden sein.

Noch weniger haltbar sind jene, neuerdings von mancher Seite übereifrig propagierten Anschauungen, welche an bestimmte, näher bezeichnete Zellformen ebenso bestimmte und bekannte psychische Verrichtungen gebunden denken. Namentlich Ariëns Kappers hat ein großes funktionelles Hypothesengebäude für einzelne Zellkategorien bzw. Hauptschichten der Hirnrinde aufgestellt; er glaubt sich auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen zu der Annahme berechtigt, daß die spezifischen Zellelemente der einzelnen Rindenschichten in der ganzen Säugetierreihe, bei hoch und nieder, auch spezifischen psychischen Leistungen vorstehen, nämlich die Körnerzellen den rezeptorischen Funktionen, die infragranuläre Schicht mit ihren Elementen den niederen intraregionalen Assoziationen und die supragranulären Pyramiden den interregionalen Assoziationen höherer Ordnung[1]).

Ganz abgesehen davon, daß in dieser Darstellung doch eine allzu schematische Auffassung physiologischer Hirnprozesse, vor allem aber eine gänzlich unzulässige Generalisierung psychophysiologischer Theorien vom Menschen auf die ganze Mammalierreihe zum Ausdrucke kommt, enthält das tatsächliche Beweismaterial von Kappers bei näherer Prüfung keine hinreichenden Stützen für eine so weit ausgreifende Funktionshypothese. Es ist unzulässig, aus der einfachen Massenzunahme einer Schicht oder aus der Vermehrung und Vergrößerung einzelner Zellen bei höheren Tieren zu schließen, daß dies Gebilde höherer psychischer Ordnung seien, als ob die höhere physiologische Dignität lediglich in der Masse oder Größe sich äußern müsse, und nicht vielmehr

---

[1]) Ariëns Kappers (The phylogenesis of the Palaeo-cortex and Archicortex compared with the evolution of the visual Neo-cortex. Archives of Neurology and Psychiatry, Vol. IV, 1909) schreibt wörtlich:

1. „The granular layer in the cortex is primary in character, and has originally receptory functions."

2. „The infra-granular layer, as already pointed out by Watson, has projection and intra-regional associative functions."

3. „The supra-granular pyramids — as already was proved by Dr. Mott are the latest to appear — have chiefly associative functions of a higher order." — Siehe auch: A. Kappers und W. Theunissen, Zur vergleich. Anatomie des Vorderhirns der Vertebraten. Anat. Anz. **30**, S. 496.

gerade auf inneren (chemischen, dynamischen oder auch histologischen, dem mikroskopischen Nachweise unzugänglichen) Organisationsbedingungen beruhen könne. Zudem ist das meiste, was über die Mächtigkeit, die Breite und den Zellreichtum der Hauptschichten bei verschiedenen Tiergruppen, und zwar gerade der von Kappers für seine Theorie in Anspruch genommenen Schichten, in der Literatur niedergelegt ist, zum einen Teil lückenhaft oder widersprechend, zum anderen Teil direkt falsch. Ich habe an anderem Orte nachgewiesen[1]), daß speziell jene, durch eine besonders deutliche „Körnerschicht" ausgezeichnete Rindenformation, die als „Sehrinde" oder von englischen Autoren als „visuo-sensory area" beschrieben wurde, vielfach irrtümlich homologisiert worden ist; es sind, mit anderen Worten, bei verschiedenen Tieren die heterogensten tektonischen Bildungen, welche gar nichts mit der „Sehrinde" des Menschen (unserem Calcarinatypus) zu tun haben, als solche bezeichnet worden. Ich kann davon auch nicht die sonst sehr verdienstlichen Arbeiten von Mott und Watson ausnehmen; hier finden sich die verhängnisvollsten Irrtümer; und wenn speziell Mott durch die ganze Säugetierreihe einen Parallelismus zwischen der progressiven Entwicklung der Sehfunktionen (der Ausbildung des binokularen Sehens) und der Ausbildung der „Sehrinde" gefunden haben will, so muß ich ihm entgegenhalten, daß bei einer Anzahl seiner Beweistiere das, was er beschrieben hat, gar nicht „Sehrinde" ist und niemals sein kann, da der betreffende Rindentypus nachweislich aus dem Gyrus cinguli stammt, und zwar speziell meiner Regio retrosplenialis, also keinesfalls der Calcarinarinde der Primaten entspricht. Es sind demnach von Mott ganz heterologe Cortexteile verglichen und zum Sehen in Beziehung gebracht worden und seine Schlußfolgerungen daraus sind nicht stichhaltig.

Gerade auf diesen Autor beruft sich aber Kappers vorwiegend. Damit ist erwiesen, daß seine Funktionslokalisation nach Zellschichten unhaltbar ist, denn sie gründet sich in einem Hauptteil auf offenkundige anatomische Irrtümer.

[1]) Siehe meine V. Mitteilung zur „histologischen Lokalisation"; ferner Edinger-Wallenbergs „anatomische Berichte" in Schmidts Jahrbüchern der Medizin, 1907 und 1909.

Völlig phantastisch vollends sind jene Vorstellungen, welche in den Schichten gewisser Rindenbezirke die Spiegelbilder peripherer Sinneseinrichtungen erblicken wollen, wie Flechsig[1]) z. B. in den Schichten der „Sehrinde“ ein direktes Abbild der Netzhautschichten, oder jene andere Theorie von Evens[2]), der annimmt, die einzelnen Schichten der Occipitalrinde seien für die Wahrnehmung der einzelnen Farben bestimmt, oder auch diejenige Leonowas[3]), welche (auf Grund von Untersuchungen an Anophthalmen) zu dem Schlusse kommt, daß die vierte Schicht im Hinterhauptslappen die Trägerin der visuellen Objektbilder, zugleich aber auch der Sitz der optischen Vorstellungen und Begriffe sei, oder schließlich die jenes kühnen Psychiaters, der an Paralytikergehirnen festgestellt hat, daß in den verschieden tiefen Rindenschichten die verschiedenen Bewußtseinsgrade untergebracht seien. Man wird Wundt beipflichten, wenn er angesichts solcher wilder Hypothesen von „schwärmenden Hirnanatomen“ spricht. Sie sind samt und sonders spekulative Verirrungen, welche unseren wirklichen Kenntnissen weit vorauseilen und weder in anatomischen noch physiologischen Tatsachen auch nur die geringste Stütze haben.

Was wir aus unseren Feststellungen allein schließen wollen, aber auch unbedingt schließen müssen, ist eben, im Gegensatz zu den oben erwähnten älteren Hypothesen, die Annahme einer funktionellen Verschiedenheit zwischen den spezifisch gebauten, die Hirnrinde konstituierenden Zellelementen. Zu weiteren physiologischen Folgerungen reicht unsere heutige Kenntnis der elementaren Strukturverhältnisse des Cortex cerebri nicht aus; insbesondere bleibt die spezielle Bedeutung einzelner Zelltypen, mögen sie noch so streng lokalisiert sein und in der Säugetierreihe noch so konstant vorkommen, in völliges Dunkel gehüllt[4]).

[1]) Flechsig, Gehirn und Seele. 2. Auflage, 1896.

[2]) Evens, A theory of cortical visual representation. Brain 16, S. 475.

[3]) v. Leonowa, Beiträge zur Kenntnis der sekundären Veränderungen der primären optischen Zentren und Bahnen in Fällen von kongenitaler Anophthalmie und Bulbusatrophie bei neugeborenen Kindern. Arch. f. Psychiatr. 28. S. 53, 1896.

[4]) Eine sehr geistvolle und zweifellos auch fruchtbare Hypothese über den zentralen Nervenprozeß unter Zugrundelegung allgemeiner physikalischer Vorstellungen hat Sherrington in „The integrative action of the nervous System“ (London 1906) entworfen.

2. Regionale Funktionslokalisation im allgemeinen.

a) Historischer Rückblick.

Um zu verstehen, welchen Fortschritt die rein anatomische Betrachtungsweise für das Problem der regionalen oder Felderlokalisation bedeutet, ist es wünschenswert, einen kurzen Rückblick auf die Geschichte dieser Frage zu werfen. Unmöglich können jedoch alle verschiedenen Modifikationen der Lokalisationshypothese durchgesprochen werden. Monakow[1]) hat in seinen kritischen Berichten „Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn" die Literatur ausführlich behandelt; eine Erörterung der prinzipiellen Gesichtspunkte findet sich bei Wundt[2]). Für unsere Zwecke genügt es, daran zu erinnern, daß man, seitdem die Theorie der lokalisierten Funktion sich im Prinzip durchgerungen hat, hauptsächlich zwei Gruppen von Forschern unterscheiden muß: die „strengen Lokalisten" und die „Halblokalisten".

Die ältere, von dem Physiologen Flourens in die Wissenschaft eingeführte Funktionshypothese[3]), wonach die Masse der Großhirnhemisphären in allen Teilen ihrer Oberfläche physiologisch ebenso gleichwertig sein soll, wie die Teile einer Drüse, ist für uns heute nur vom Standpunkte der damaligen anatomischen Kenntnisse über den Hirnbau verständlich. Sie konnte nur so

---

[1]) Asher und Spiro, Ergebnisse der Physiologie, Jahrgang I—VI. Vgl. auch von Monakow, Gehirnpathologie, II. Auflage.

[2]) Vgl. W. Wundt, Physiologische Psychologie, IV. Aufl., Erster Band, S. 236.

[3]) Flourens, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. 2. édit. Paris 1842.

Diese extrem antilokalistische Lehre ist auf Grund der gleichen Versuche — teilweise Abtragung der Großhirnlappen und Beobachtung der danach eintretenden Störungen — entstanden, wie die später zur Geltung gelangte strengste Lokalisationslehre. Sie gipfelt in dem Satze, daß jeder beliebige Teil des Großhirns in seinen Funktionen ersetzbar ist durch jeden beliebigen anderen Teil desselben Organs. Flourens ging auf Grund seiner experimentellen Feststellungen sogar so weit, zu behaupten, daß, wenn man das Großhirn bei einem Tier bis auf einen kleinen Rest ausrotte, dieser Bruchteil noch imstande sei, vollständig die Rolle auszufüllen, welche bis dahin dem ganzen Großhirn zufiel.

Unter den Anhängern dieser konsequenten Vertretungshypothese seien Carville und Duret genannt, welche Ersatzfunktionen zwischen allen Rindenteilen der gleichen Seite annehmen; ferner Soltmann, der im Gegensatz dazu ein vikariierendes Eintreten symmetrischer Rindenabschnitte der entgegengesetzten Hemisphäre verficht. (Zitiert nach Goltz, Über die Verrichtungen.)

lange die Herrschaft behaupten, als man von den Strukturverhältnissen dieses Organes kein oder nur ein sehr lückenhaftes Wissen besaß, und es ist bezeichnend, daß, lange bevor physiologische Versuche zur Annahme einer örtlichen Lokalisation zentral nervöser Vorgänge führten, die Hirnanatomen immer wieder zu der Vorstellung einer umschriebenen Vertretung von Körperteilen innerhalb der Großhirnrinde zurückkehrten[1]). Ganz ins Wanken kam jene physiologische Lehre von der Einheit und Unteilbarkeit des nervösen Zentralorgans, als man auf anatomischer Seite anfing, von der grob morphologischen Zergliederung zum mikroskopischen Studium der histologischen Elementarstruktur der Hirnrinde überzugehen. Dank hauptsächlich der so gewonnenen anatomischen Tatsachen ist das *„Prinzip der lokalisierten Funktion"* endgültig zum Siege gelangt, und heute sind die Meinungsunterschiede, trotz beträchtlicher Divergenzen in Einzelheiten, nicht mehr prinzipieller Natur, sondern nur noch gradueller Art. Der Streit dreht sich um das Maß und die Art dessen, was und wie lokalisiert werden kann, nicht mehr um die prinzipielle Frage, ob lokalisiert werden darf.

Unter den Halblokalisten ist an erster Stelle Friedrich Goltz[2]) zu nennen. Ursprünglich völlig ablehnend, hat er späterhin der Lokalisationshypothese wesentliche Zugeständnisse gemacht, so daß die Differenz zwischen ihm und seinen Gegern schließlich nur noch eine quantitative blieb. Er gesteht in seinen späteren Arbeiten ausdrücklich zu, daß „die Lappen des Großhirns sicher nicht dieselbe Bedeutung haben", daß inbesondere der vordere und hintere Quadrant der Hemisphäre sich funktionell unterscheiden. Damit erkennt Goltz also eine Lokalisation im Prinzip an, die Existenz besonderer Sinnessphären hat er aber stets geleugnet und den Zusammenhang umgrenzter Abschnitte

[1]) Ich betrachte es als eine Pflicht der Pietät, in diesem Zusammenhang hervorzuheben, daß der vielverlästerte und, wie Möbius mit Recht betont, um die Erforschung des Gehirnbaues hochverdiente Anatom Gall der erste war, welcher ein wirkliches System der physiologischen Lokalisierung im Großhirn aufstellte. Gestützt auf anatomische Tatsachen, kam er zu der Vorstellung, daß das Gehirn aus einer größeren Anzahl (im ganzen 27), den äußeren Sinnesorganen analogen inneren Organen bestehe, welche gleichsam die Auffassung des inneren Menschen ebenso vermitteln, wie jene die Auffassung der Außenwelt.

[2]) F. Goltz, Über die Verrichtungen des Großhirns. Gesammelte Abhandlungen. Bonn 1881.

der Hemisphären mit gewissen Sinnesempfindungen grundsätzlich bestritten[1]). Einen verwandten Standpunkt nimmt unter den älteren Klinikern Bernhard Gudden[2]) ein. Auch er glaubt nicht, „daß in der Großhirnrindenfläche zirkumskripte Regionen, die ausschließlich und unter allen Verhältnissen eine bestimmte Funktion ausüben, vorhanden sind", dagegen kommt er auf Grund anatomisch nachgewiesener Abhängigkeiten verschiedener Großhirndistrikte zu dem Schluße, es bleibe „nichts anderes übrig, als sich mit einer gewissen Entschlossenheit zu der Ansicht zu bekennen, daß bei normaler Entwicklung und Einübung der Großhirnrinde sich auch die Funktionen wenigstens in zwei Hauptregionen lokalisieren, der für die Bewegung und der für die Empfindungsvorstellungen", wovon die ersteren im vorderen, die letzteren vorwiegend im hinteren Quadranten der Hemisphäre ihren Sitz haben[3]).

Die Lokalisationshypothese extremster Richtung besagt, daß die Rinde des Großhirns gewissermaßen landkartenartig in eine größere Anzahl voneinander scharf getrennter Provinzen zerfällt, welche genau den verschiedenen Sinnesorganen und Bewegungswerkzeugen des Körpers entsprechen. Als ihr konsequentester Vertreter darf heute noch Hermann Munk[4]) gelten. Er hält nicht bloß an dem Prinzip der streng

---

[1]) Goltz schreibt ausdrücklich: „Indem ich also auch auf Grund meiner neueren Erfahrungen einen größeren Einfluß des Hinterhirns auf das Sehvermögen für festgestellt erachte, kommt es mir dabei nicht in den Sinn, etwa eine begrenzte Sehsphäre zuzugeben, wie sie Ferrier, Munk und Luciani konstruiert haben" (l. c. S. 169).

Ferner: „Die Annahme umschriebener, gesonderten Funktionen dienender Zentren innerhalb der Großhirnrinde ist unhaltbar. Es gibt also keinen Abschnitt der Großhirnrinde, der ausschließlich dem Sehen, keinen, der ausschließlich dem Hören, Riechen, Schmecken oder Fühlen gewidmet ist ... Die Lebensäußerungen, aus welchen wir auf Intelligenz, Gemüt, Leidenschaften, Naturtriebe schließen, hängen nicht von funktionell gesonderten Abschnitten der Rinde ab" (l. c. S. 173).

Ferner: „Es gibt keine sogenannten motorischen Sammelpunkte an der Oberfläche des Großhirns, welche die notwendige und ausschließliche Durchgangsstation für die gewollte Bewegung bilden" (S. 114).

[2]) H. Grashey, Bernhard v. Guddens gesammelte und hinterlassene Abhandlungen. Wiesbaden, 1839.

[3]) B. v. Gudden, Über die Frage der Lokalisation der Funktionen der Großhirnrinde. Allgemeine Zeitschrift für Psychiatrie 42. Siehe auch seine gesammelten und hinterlassenen Abhandlungen, S. 200 ff.

[4]) H. Munk, Über die Funktionen der Großhirnrinde. Gesammelte Mitteilungen. 2. Auflage. Berlin 1890.

umschriebenen Lokalisation, sondern auch an der Äquivalenz der Rindenzentren mit den verschiedenen peripherischen Sinnesflächen fest und teilt demnach die ganze Hemisphärenoberfläche (beim Hund und Affen) in seine bekannten Sinnes- und Bewegungssphären (Körperfühlsphäre) auf. Über diese Auffassung führt die auf die Myelogenese aufgebaute Flechsigsche Theorie[1]) noch hinaus, wonach nicht nur die einzelnen Sinnesorgane streng regionär auf die Rindenoberfläche projiziert, sondern auch die höchsten psychischen Verrichtung an umschriebenen Stellen, den sogenannten „Verstandeszentren", örtlich lokalisiert sind.

Zwischen diesen beiden extrem gegensätzlichen Auffassungen bewegt sich die große Zahl der übrigen Forscher, die sich in der Folgezeit experimentell mit Lokalisationsfragen befaßt haben, wie Hitzig, Ferrier, Luciani und Seppilli, Luciani e Tamburini, Horsley und Schäfer, Monakow, Bianchi, Tonnini, Christiani, J. Loeb, Lussana et Lemoigne und viele andere[2]), und man darf wohl sagen, es bestehen nahezu ebensoviele Varianten und Abstufungen der Lokalisationslehre, als es Vertreter derselben gibt. Bei den praktischen Disziplinen ist in neuer Zeit die strengere Richtung, namentlich unter dem Einfluß der Aphasielehre und der Flechsigschen Arbeiten über die Myelogenie, vorherrschend geworden. Man wird indessen

[1]) Flechsig, Gehirn und Seele. Rektoratsrede. 1. Aufl. Leipzig 1894.

[2]) Ich zitiere hier, außer den bereits oben angeführten, nur einige der wichtigsten älteren Arbeiten:

Hitzig, Physiologische und klinische Untersuchungen über das Gehirn. Gesammelte Abhandlungen, I. und II. Teil. Berlin 1904.

Horsley und Schäfer, A Record of Experiments upon the Functions of the Cerebral Cortex. Philos. Transact. 1888.

Ferrier, Vorlesungen über Hirnlokalisation. Deutsch von Dr. Weiß. Wien-Leipzig 1892.

Luciani und Sepilli, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde. Deutsche Ausgabe von O. Fränkel. Leipzig 1886.

Luciani e Tamburini, Sui centri psico-sensori corticali. Rivist. speriment. di Freniat. 1879, S. 1.

J. Loeb, Die Sehstörungen nach Verletzung der Großhirnrinde. Pflügers Archiv, Bd. 34, S. 18.

J. Loeb, Beiträge zur Physiologie des Großhirns. Pflügers Archiv, Bd. 39, S. 314.

H. Christiani, Zur Physiologie des Gehirns. Berlin, Enslin, 1885.

Siehe auch die einschlägigen Lehrbücher der Physiologie von Schiff, Hermann, Ranke u. a. Ferner: v. Monakow, Gehirnpathologie.

Ferner: Exner, Untersuchungen über die Lokalisation der Funktionen in der Großhirnrinde des Menschen. Wien 1881.

Monakow[1]) unbedingt Recht geben, „in der Art und Weise, wie die Mehrzahl der heutigen Kliniker und Physiologen die Lokalisation im Großhirn theoretisch betrachten, liegt irgendwo ein Fehler, und zwar ein Fehler in der Fragestellung und in den aus den Beobachtungen gezogenen Schlußfolgerungen".

b) Das Prinzip der lokalisierten Funktion vom Standpunkte der Morphologie.

Suchen wir nun auf Grund der anatomischen Tatsachen einen eigenen Standpunkt zu gewinnen und festzustellen, welche physiologische Auffassung sich am besten mit den Ergebnissen der histologischen Lokalisation verträgt.

Wir haben bereits vorhin erwähnt, daß Gudden, der stets bestrebt war, anatomische Tatsachen und physiologische Ergebnisse miteinander in Einklang zu bringen, geglaubt hatte, die Annahme zirkumskript lokalisierter Funktionszentren deshalb ablehnen zu müssen, weil gegen solche der im großen und ganzen einheitliche histologische Aufbau der Rinde, ihrer Zellformationen und deren Lagerung, sowie die Art des Verlaufs ihrer Fasern spreche[2]). Diese Ausführungen sind bezeichnend dafür, wie irrtümliche Anschauungen über die anatomischen Verhältnisse eines Organs auch falsche Vorstellungen über dessen Funktion im Gefolge haben. Es spiegelt sich darin zugleich aber auch das innige Abhängigkeitsverhältnis zwischen Anatomie und Physiologie. Zu ähnlichen Schlüssen mußte jedermann kommen, der sich auf die damals bekannten Tatsachen über den inneren Bau der Rinde stützte.

Demgegenüber haben wir nun feststellen können, daß die Großhirnrinde aus einer Summe histologisch hoch differenzierter Einzelorgane besteht, von denen jedes eine fest bestimmte Lage und jedes auch seinen spezifischen Bau nicht nur nach Gruppierung und Verknüpfungsweise der zelligen Elemente sowie nach seiner Faserarchitektur, sondern ebenso und hauptsächlich nach der Verschiedenartigkeit der individuellen Zelltypen besitzt. Wir haben ferner gesehen, daß derartige histologische „Zentren"

[1]) v. Monakow, Neue Gesichtspunkte in der Frage nach der Lokalisation im Großhirn. Correspondenzblatt für Schweizer Ärzte, 1909, Nr. 12.
[2]) Gudden, Gesammelte Abhandlungen, S. 206.

ebenso wie beim Menschen auch bei allen anderen Säugetieren, vielfach mit der gleichen Schärfe, wenn auch in geringerer Anzahl, sich abgrenzen lassen, und daß die einzelnen homologen Strukturzonen in allen Säugergehirnen — mit geringen Variationen — die gleiche, fest bestimmte Lage an der Oberfläche einnehmen.

Wenn man nun auch nicht so weit gehen will, diese abgegrenzten Gewebseinheiten als absolut selbständige physiologische Einheiten anzuerkennen und ihnen eine völlige funktionelle Autonomie zuzuschreiben, so ist doch ihr Nachweis für das Lokalisationsproblem von entscheidender Bedeutung. Es ist ein unbestrittenes Axiom: physiologisch ungleichwertige Teile haben einen ungleichen Bau. In Umkehrung dieses Satzes darf man mit demselben Rechte folgern: Organteile, welche strukturell verschiedenartig sind, müssen verschiedenen Verrichtungen dienen. Die gewebliche Sonderung beruht genetisch auf der Umbildung einer gleichartigen Grundlage zu ungleichartigen Formen, physiologisch führt sie auf Arbeitsteilung zurück. Stünde diese letztere für die Großhirnrinde nicht unbestritten fest, wäre die Lokalisation nicht durch klinische Erfahrungen und experimentelle Ergebnisse heute über allen Zweifel erhaben, so müßte sie aus den anatomischen Tatsachen mit Notwendigkeit gefolgert werden. Diese letzteren zwingen uns förmlich dazu, das *„Prinzip der lokalisierten Funktion"*, nach dem jeder bestimmten Verrichtung unter gegebenen Bedingungen der Leitung eine bestimmte Region im Zentralorgan oder, sofern die Funktion eine zusammengesetzte ist, ein Komplex von Regionen entspricht, als unumstößliches Gesetz aufzustellen. Die Annahme einer gleichförmigen Beteiligung aller Orte der Hirnrinde an allen ihren Leistungen muß von nun ab für Anatomen, Physiologen und Kliniker gleichermaßen als überwunden gelten.

Man kann aber noch weiter gehen. Unsere Feststellungen rechtfertigen nicht nur im Prinzip die Annahme einer örtlichen Arbeitsteilung innerhalb der Großhirnrindenfläche, sie beweisen auch mit unumstößlicher Gewißheit das Vorhandensein einer streng zirkumskripten regionalen Lokalisation gewisser Funktionen. Jene oben beschriebenen Zonen grenzen sich, wie wir gesehen haben, teilweise haarscharf gegen ihre

anders gebaute Umgebung ab, mit anderen Worten, die betreffende histologische Struktur setzt auf allen Seiten mit linearer Grenze ein, so daß sie als ein allseitig umschriebener Gewebsbezirk, als histologisches Organ sui generis, aus der übrigen Rindenfläche deutlich heraustritt. Es sei beispielsweise an die Felder 4, 17, 27, 28 und die Inselregion im ganzen erinnert. Hier liegen bei vielen Säugetierordnungen schroffere gewebliche Übergänge vor, als wir sie zwischen verschiedenen Abschnitten anderer Organsysteme, etwa manchen Teilen des Magen-Darmtraktus, kennen, an deren örtlich getrennter spezifischer Funktion niemand zweifelt. Die Bedeutung und mehr noch die Entstehung derartiger geweblicher Umformungen, ihr Vorkommen durch die ganze Säugetierreihe, wäre schlechterdings unerklärbar, wenn man nicht annehmen wollte, daß es sich hier um das anatomische Substrat für fixierte, in der Anlage präformierte und räumlich streng umgrenzte, elektive Funktionen handelt, um Verrichtungen also, welche ausschließlich und allein dem betreffenden Gebiete zukommen und welche sich in irgendwelcher Weise vor den Verrichtungen aller anderen Bezirke spezifisch unterscheiden.

Es entsteht nun die Frage, was dürfen wir ganz allgemein in jene umschriebenen anatomischen Rindenregionen lokalisieren? Natürlich kann diese Frage hier nicht im einzelnen für die Regionen, sondern nur nach ihrer prinzipiellen Seite untersucht werden. Daß bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse manches hypothetisch bleiben muß, bedarf kaum der Erwähnung.

1. Total- oder Kollektivfunktionen.

Zunächst ist vorauszuschicken: Ebenso unhaltbar, wie der Begriff einer „Vorstellungszelle“ oder einer „Assoziationsschicht“, ist die Annahme besonderer *„psychischer Zentren höherer Ordnung“*. Allerdings war gerade die neuere Zeit überreich an Theorien, welche nach Art der Phrenologie komplizierte Geistestätigkeiten, wie Gedächtnis, Wille[1]), Phantasie, Intelligenz, oder

[1]) Der Wille in abstracto ist überhaupt kein tatsächlicher Vorgang, sondern ein allgemeiner, aus einer Menge konkreter Tatsachen abgeleiteter Begriff. Der konkrete einzelne Willensakt, welcher allein in Wirklichkeit existiert, ist aber ein jedesmal aus zahlreichen Empfindungen und Gefühlen zusammengesetzter Vorgang, der darum jedenfalls auch zahlreiche physiologische Vorgänge verschiedener Art und verschiedener Lokalisation einschließt. Vgl. W. Wundt, Physiol. Psycholog. I, S. 261 f., 1908.

räumliche Qualitäten, wie Formensinn, Raumsinn, in umschriebene Rindendistrikte lokalisiert wissen möchten. Mit Recht haben schon ältere Autoren, namentlich Goltz, Rieger, Wundt, und jüngst mit besonderer Entschiedenheit Semon[1]), gegen eine derartig „naive Anschauungsweise" Widerspruch erhoben und den einfachen psychologischen Tatbestand dagegen geltend gemacht.

Jene Geistesvermögen sind Begriffe, mit denen außerordentlich verwickelte Komplexe elementarer Funktionen bezeichnet werden. Was bezüglich der solchen Komplexfunktionen zugrunde liegenden physiologischen Rindenprozesse von den Vorstellungen oben gesagt wurde, gilt daher in noch viel höherem Maße von derartigen universellen *„Vermögen"*. Man kann sich ihr Zustandekommen gar nicht anders denken, als durch ein unendlich vielseitiges und kompliziertes Ineinandergreifen und Zusammenwirken zahlreicher elementarer Vorgänge, also die simultane Funktion ebenso zahlreicher Rindenbezirke, wahrscheinlich des Gesamtcortex[2]), einschließlich vielleicht sogar subkortikaler Teile[3]). Dann aber handelt es sich um einen weit über die ganze Rindenfläche verbreiteten physiologischen Prozeß und nicht um eine lokalisierte Funktion innerhalb einer bestimmten Region. Wir müssen daher die Annahme, daß eine Verstandesleistung oder ein Gemütsvorgang oder eine räumliche oder zeitliche Qualität oder irgendein anderer komplexer und höherer psychischer Inhalt in einem einzelnen umschriebenen Rindenteile zustande komme, mag man diesen nun „Assoziationszentrum" oder „Denkorgan" oder ähnlich nennen, als eine ganz unmögliche psychologische Vorstellung ablehnen.

Von einer Mehrheit „psychischer Zentren" vollends zu sprechen, dazu kann man nur auf Grund von Voraussetzungen kommen, welche physiologisch wie psychologisch gleich unbegründet

[1]) R. Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1906.

[2]) v. Monakow geht so weit, zu behaupten, daß schon die zum Erkennen eines einzelnen Klanges notwendige physiologische Erregungswelle sich über die ganze Großhirnrinde ausbreiten müsse.

[3]) Daß Gefühlsvorgänge, insbesondere solche zusammengesetzter Art, also die Gemütsbewegungen oder Affekte, nur unter Mitwirkung subkortikaler, medullärer Abschnitte des Zentralnervensystems zustande kommen können, geht aus den konstanten körperlichen Begleiterscheinungen der Gefühle (Puls, Atmung, Muskeltonus) hervor. Ohne sie wäre die „gefühlsverstärkende Wirkung der Ausdrucksbewegungen" (Wundt) unerklärlich.

sind[1]). In Wahrheit gibt es eben nur ein psychisches Zentrum: das ist das Gehirn als Ganzes mit allen seinen Organen, die bei jedem verwickelteren psychischen Vorgang entweder sämtliche oder in der Mehrzahl zugleich und in so weiter Ausdehnung über die verschiedensten Teile der Rindenfläche in Aktion treten, daß von irgendeinem innerhalb dieses Ganzen abzugrenzenden „psychischen" Sonderzentrum niemals die Rede sein kann.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß bei höheren psychischen Prozessen nun alle Einzelorgane physiologisch in gleicher Weise mitwirken. Man wird sich vielmehr, gerade im Hinblick auf die unendliche Mannigfaltigkeit und Reichartigkeit des Seelenlebens, die Sache so vorstellen müssen, daß in jedem konkreten Falle die vorauszusetzenden „elementaren Funktionsherde" in verschiedener Zahl, in verschiedenem Grade und in verschiedener Verknüpfungsweise in Tätigkeit treten. Man wird ferner annehmen müssen, daß gewisse komplexe Prozesse vorwiegend an einer Örtlichkeit, andere vorwiegend an einer anderen sich abspielen können, man wird also auch für höhere Leistungen eine gewisse regionale Prädilektion, bald mehr in occipitalen und temporalen, bald mehr in frontalen Abschnitten voraussetzen dürfen. Immer aber ist ein derartiger Vorgang die Resultante (nicht etwa nur die Summe) der Funktionen einer großen Zahl mehr oder weniger weit über die Oberfläche zerstreuter Teilorgane, niemals kann sie das Produkt eines in sich morphologisch oder physiologisch einheitlichen „Zentrums" sein. Die Verschiedenheit, die Art- und Gradabstufungen höherer Bewußtseinsvorgänge sind demnach nur der Ausdruck einer unendlich großen Variabilität funktioneller Zusammenfassungen von kortikalen Einzelorganen. Die Möglichkeit einer solchen variabeln und vielseitigen Komplexion ist aber mit dem von uns geführten Nachweis, daß die Rinden-

[1]) Flechsig unterscheidet bekanntlich vier solcher „Denkorgane" oder, wie er sie im Gegensatz zu den „inneren Sinnen" nennt, „geistige" Zentren, ein frontales, ein insuläres, ein parietales und ein temporales, und er glaubt, daß seine anatomische, auf die ungleichzeitige Markreifung verschiedener Rindenabschnitte gegründete Einteilung auch zu einer Unterscheidung von Organen für einzelne „Seelenvermögen im Sinne der älteren Psychologie" führe, ohne sich allerdings über die Lokalisation derartiger Vermögen im einzelnen näher auszulassen (Gehirn und Seele, S. 97, 1896).

fläche aus zahlreichen derartigen morphologischen Spezialorganen sich zusammensetzt, gegeben; da mit jedem neuen Organe die Komplexionsmöglichkeiten sich ins ungemessene potenzieren, so dürfen wir gerade in der reicheren topischen Gliederung der Rindenfläche bei manchen Mammaliern, speziell beim Menschen, eine der Grundlagen für deren höhere geistige Ausbildung und daher für deren Vervollkommnung überhaupt erblicken.

2) Lokalisierte Funktionen.

Machen die hier entwickelten Überlegungen eine Lokalisation höherer psychischer Vorgänge im Sinne einer Beschränkung der ihnen zugrunde liegenden physiologischen Parallelprozesse auf räumlich abgegrenzte Rindenzentren unmöglich, so weisen auf der anderen Seite unsere histotopographischen Feststellungen, die sich in vieler Hinsicht mit fasersystematischen Tatsachen und klinisch-pathologischen Erfahrungen decken, mit Nachdruck darauf hin, daß gleichwohl für gewisse zentralnervöse Leistungen eine örtlich umschriebene Lokalisation innerhalb der Großhirnrinde anzunehmen ist.

Die spezifische histologische Differenzierung von Rindenarealen beweist unwiderlegbar deren spezifische funktionelle Differenzierung — denn sie beruht ja, wie wir gesehen haben, auf Arbeitsteilung —, die große Zahl besonders gebauter Strukturbezirke deutet auf eine räumliche Sonderung vieler Einzelfunktionen hin, und aus der allseitig scharfen Abgrenzung mancher Felder schließlich geht mit Notwendigkeit die streng zirkumskripte Lokalisation der ihnen entsprechenden physiologischen Verrichtungen hervor.

α) *Prinzip der absoluten Lokalisation.*

Obwohl die Psychologen vielfach gegen diesen Gedanken sich ausgesprochen haben, wird man dennoch auf Grund der erwähnten anatomischen Tatsachen dazu gezwungen, für manche derartigen kortikalen Prozesse an dem Prinzip der absoluten Lokalisation festzuhalten.

Die linienscharf abgegrenzten und als besondere morphologische Organe aus der Rindenfläche heraustretenden Strukturzonen lassen sich nicht anders als durch die Annahme erklären,

daß in ihnen ebenso scharf umgrenzte spezifische Funktionen lokalisiert sind, daß, mit anderen Worten, jedes derartige Organ der Träger einer ausschließlich ihm zukommenden und von den Verrichtungen aller anderen Organe verschiedenen Funktion ist. Daraus folgt jedoch nicht notwendig, daß in einem solchen „Zentrum" nur eine einzige elementare Leistung ihren Sitz hat, in einem Sinneszentrum etwa nur das Zustandekommen der dem peripheren Reiz entsprechenden sensorischen (optischen, akustischen, sensibeln usw.) Empfindungselemente. Es liegt vielmehr nahe, daß innerhalb des gleichen Organs auch bereits die Assoziation dieser Elemente untereinander stattfindet, daß also schon hier, an Ort und Stelle, eine Verknüpfung der Elemente zu höheren Komplexfunktionen statthat und daß ferner gleichzeitig mit den eigentlich sensorischen Elementen noch andere Verrichtungen an einen derartigen kortikalen Sinnesapparat geknüpft sind.

Wir dürfen demnach ein solches Sinneszentrum nicht etwa als bloße Wiederholung oder einen Abklatsch der peripheren Sinnesfläche, etwa der Retina, ansehen, sondern werden es mit Wundt[1]), im eigentlichsten Sinne des Wortes, als „Zentrum" bezeichnen, das heißt als ein Organ, in dem verschiedene periphere Funktionen, die sich an der fraglichen Sinnesleistung beteiligen, zentralisiert oder zusammengefaßt sind. Um dies an einem Beispiel klar zu machen, so können im Sehzentrum nicht etwa nur die Funktionen der eigentlichen Lichtempfindung, sondern zugleich auch die Funktion der Bewegungssynergie der Augen, sowie diejenige gewisser Sehreflexe usw. mit lokalisiert sein[2]). Was das wesentliche dieser unserer Auffassung ist, immer bleiben derartige, einem peripheren Sinnesapparat zugeordnete kortikale Elementarleistungen im strengsten Sinne auf ein umschriebenes Strukturgebiet der Rindenoberfläche beschränkt. Die physiologischen Grenzen sind ebenso scharf und unveränderlich, wie die morphologischen, und auch die zugehörigen

[1]) Grundzüge der physiol. Psychol. 1908.

[2]) Daß bei derartigen, innerhalb fester Grenzen sich abspielenden Rindenfunktionen auch subkortikale Stationen mitwirken, darf uns nicht veranlassen, diese letzteren ebenfalls dem betr. „Sinneszentrum" zuzurechnen. Das wäre eine Verflachung des Begriffs Rindenzentrum. Schließlich müßte man ja dann auch das periphere Organ dazu zählen.

Leitungsbahnen haben Ursprung oder Ausgang unverrückbar innerhalb dieser absoluten konstanten Grenzen.

β) *Das Prinzip der relativen Lokalisation.*

Neben durchaus scharf umschriebenen Organen haben wir im Cortex cerebri auch Strukturgebiete kennen gelernt, deren Grenzen fließende sind und wo sich die tektonischen Merkmale mit denen der Nachbarbezirke stärker oder schwächer vermischen und überdecken. Diese Tatsache legt den Gedanken einer mehr oder weniger weitgehenden Überlagerung mancher Funktionen in der Großhirnrinde nahe. Gewisse Erfahrungen der Pathophysiologie sprechen gleichfalls dafür. Unter einer solchen Überlagerung sind aber nicht etwa jene oben erwähnten, einem einzelnen Sinnesgebiet zugehörigen Elementarfunktionen zu verstehen, welche, an sich untrennbar verbunden, sowieso in einem Zentrum zusammenliegen, sondern wir meinen damit verschiedenen Örtlichkeiten der Körperperipherie zugeordnete kortikale Leistungen, welche innerhalb der Hirnrinde teilweise zur Deckung kommen. In diesem Sinne wird man von einer relativen Lokalisation sprechen dürfen, indem nämlich ein physiologischer Vorgang nicht scharf auf ein ihm allein zukommendes Gebiet beschränkt ist, sondern indem diese Rindenfläche zum Teil auch anderen Funktionen dienen kann *(Prinzip der mehrfachen funktionellen Vertretung von Rindenbezirken).*

Aber auch noch in anderem Sinne muß man an dem Begriff der relativen Lokalisation festhalten. Klinische Erfahrungen an Tier und Mensch lehren immer wieder in übereinstimmender Weise die weitgehende Restitution verloren gegangener Funktionen nach Zerstörung von Rindensubstanz kennen, und zwar nicht etwa nur in frischen Fällen, sondern häufig genug auch, wenn die Läsion weit zurückliegt und wenn diese selbst nicht beseitigt wurde. Die Ersatzfunktion kann zuweilen noch nach Jahren eintreten und eine relativ sehr vollkommene sein, wie man besonders aus dem Gebiete der Sprachstörungen weiß. Ein solcher Ersatz physiologischer Ausfälle[1]) kann aber gar nicht

[1]) Natürlich sind hierbei alle transitorischen Ausfallssymptome wie die vergänglichen Diaschisiswirkungen ausgeschlossen.

anders zustande kommen, als daß andere Rindenteile unter zunehmender Einübung für das untergegangene Funktionsgebiet eintreten und dessen Verrichtungen übernehmen *(Prinzip der funktionellen Stellvertretung)*. Tatsächlich rechnet auch die klinische Pathologie mit einem derartigen kortikalen Übungsfaktor.

Für die Erklärung dieser an sich unbestreitbaren Tatsache kann man zwei Annahmen machen. Einmal wäre es denkbar, daß es in der Hirnrinde Elemente oder Organe gibt, welche unter normalen Verhältnissen zeitlebens im Zustande der physiologischen Indifferenz verharren, also gewissermaßen funktionslose Reserveteile, welche nur dazu bestimmt sind, für einen außer Funktion gesetzten Teil als Ersatzorgan einzuspringen. Diese Voraussetzung ist deshalb unwahrscheinlich, da wir wissen, daß dauernd völlig funktionslose Organe atrophieren. Die zweite, weitaus einleuchtendere Annahme ist die, daß die der Ersatzfunktion dienenden Elemente bereits normalerweise an der Ausfallsfunktion beteiligt waren, indem sie entweder nur einem Funktionsbestandteile derselben dienten und nun nach Wegfall der ergänzenden Elemente die Gesamtheit der Leistungen übernehmen, oder indem ihnen eine relativ zurücktretende, d. h. graduell abgeschwächte Mitwirkung an der Gesamtfunktion zukam, die sie jetzt unter dem Zwange der Not mehr und mehr ausbilden. Im ersten Falle handelt es sich um eine Art Neuerwerbung von den ursprünglichen Verrichtungen verwandten Teilfunktionen, also gewissermaßen um einen partiellen Funktionswechsel eines Organs, in letzterem Falle beruht die Stellvertretung nur auf durch Übung erreichter Steigerung der bereits normalerweise angelegten Leistung.

Welche morphologischen Bestandteile des Cortex cerebri in dieser Weise sich gegenseitig vertreten können, etwa symmetrische Teile beider Hemisphären, wie es zuweilen bei Aphasien den Anschein hat, oder räumlich einander benachbarte Abschnitte oder schließlich normalerweise in näherer funktioneller Beziehung stehende, aber räumlich getrennte Elemente, darüber muß erst die weitere Forschung Aufklärung bringen. Keinesfalls aber ist es angängig, für alle Leistungen, die ganz primitiven Elementarfunktionen wie höhere psychische Erscheinungen, den gleichen Ersatzmechanismus vorauszusetzen, und noch viel weniger ist

es erlaubt, wie es heutzutage so vielfach geschieht, aus Beobachtungen am Menschen kurzweg auf den genau gleichen Vorgang bei Tieren oder umgekehrt zu schließen.

3. Spezielle Funktionslokalisation.

Nachdem vorstehend das Problem der Funktionslokalisation innerhalb der Großhirnrinde nach seiner prinzipiellen Seite erörtert wurde, soll hier noch kurz die Frage gestreift werden, ob es bereits heute möglich ist, gewisse spezielle physiologische Verrichtungen in einzelne unserer „anatomischen Zentren" zu lokalisieren. Diese Frage deckt sich mit der für die Weiterentwicklung der Lokalisationslehre überaus wichtigen anderen Frage, ob und inwieweit die histologische Gliederung sich mit den bisher anerkannten physiologischen Einteilungen der Rindenfläche beim Menschen und einigen Tieren in Übereinstimmung bringen läßt, mit der Frage also nach den Beziehungen zwischen anatomischer und physiologischer Lokalisation überhaupt.

Da für die Mehrzahl von Rindenfunktionen, und zwar selbst für die allereinfachsten, etwa die einer einfachen Tastempfindung an einer Hautstelle oder einer Gesichts- oder Tonwahrnehmung entsprechenden kortikalen Prozesse, noch jede sichere und eindeutige Lokalisation an der Hemisphärenoberfläche fehlt, so muß die Untersuchung sich auf die Gegenüberstellung der bezüglichen Befunde an einigen wenigen Beispielen beschränken. Bei den widersprechenden Anschauungen, welche in vielen Punkten unter den Physiologen und Klinikern noch bestehen, wird es schon als ein Fortschritt zu begrüßen sein, wenn in einem Falle unter zwei divergierenden Meinungen die eine mit den Ergebnissen der histologischen Lokalisation sich deckt und somit die Entscheidung durch die Anatomie zugunsten dieser herbeigeführt wird.

a) *Die elektromotorische Region.*

Ein sprechendes Beispiel liegt in der Lokalisation der *elektrisch erregbaren (motorischen) Zone* der Großhirnrinde vor. Gegenüber der lange Zeit ausschließlich herrschenden, von Ferrier, Beevor und Horsley, Munk u. a. begründeten Auffassung,

daß das „motorische", speziell das elektrisch erregbare Gebiet die ganze Regio rolandica, also beim Menschen wie beim Affen die ganze vordere und die ganze hintere Zentralwindung mit einem Teil des Scheitellappens, umfasse, hat sich neuerdings, namentlich unter dem Einflusse der Reizversuche von Sherrington und Grünbaum, C. und O. Vogt an Affen und von F. Krause u. a. am Menschen, die entgegengesetzte, ursprünglich (schon 1874) von Hitzig aufgestellte Ansicht weitgehende Anerkennung verschafft, wonach ausschließlich die vor der Zentralfurche gelegenen Rindenabschnitte für schwache Ströme erregbar, d. h. der Sitz elektromotorischer Foci sind. Man neigt daher auch heute ziemlich allgemein der Auffassung zu, daß die frühere Lehre, derzufolge die vordere und hintere Zentralwindung gleichwertige Bestandteile eines einheitlichen Funktionsgebietes, der sog. *„Körperfühlsphäre"* Munks, darstellen, aufzugeben ist, daß vielmehr jeder dieser Windungszüge ein besonderes Funktionszentrum bildet und einer spezifischen Verrichtung dient. Nur Munk und einige seiner Schüler halten mit Zähigkeit an der alten unizistischen Lehre fest.

Wie stellt sich nun die anatomische Lokalisation zu dieser Frage? Die Antwort ist implizite in den Ausführungen des zweiten Abschnittes enthalten und auch in meinen früheren Mitteilungen habe ich dieselbe mehrfach erörtert. Danach steht fest, daß die Zentralfurche die Grenzlinie zwischen zwei in den tektonischen Hauptmerkmalen grundverschiedenen Strukturgebieten, der agranulären Regio praecentralis und der granulären Regio postcentralis, bildet und daß diese strukturelle Grenzmarke durch die ganze Mammalierreihe zu verfolgen ist und auch dort vorkommt, wo die Furche selbst fehlt. Daraus ist aber, nach unseren früheren Ausführungen, mit Notwendigkeit eine durchgehende physiologische Wesensverschiedenheit zwischen vorderer und hinterer Zentralwindung zu folgern. Diese Wesensverschiedenheit kommt nun gerade in den neueren reizphysiologischen Ergebnissen der genannten Autoren klar und unzweideutig zum Ausdruck[1]). Wir haben demzufolge in

[1]) Wenn die Myelogenie eine solche hochgradige Verschiedenheit gar nicht erkennen läßt, wenn vielmehr nach dem zeitlichen Prozeß der Markreifung beide Zentralwindungen ein einheitliches und untrennbares Ganze

diesem Punkte eine ebenso erfreuliche wie für die weitere Forschung ermutigende Übereinstimmung zwischen den Feststellungen der anatomischen, speziell der cytoarchitektonischen Lokalisationsmethode[1]), und einer bestimmten physiologischen Anschauung. Die Praxis wird sich vor dieser Tatsache nicht verschließen können.

Die Übereinstimmung geht aber noch weiter. Für eine vorurteilslose Prüfung ergibt sich nicht nur ein Zusammenfallen einzelner anatomischer und physiologischer Grenzmarken, sondern, was viel entscheidender ist, man kann eine, wenn nicht absolute, so doch sehr weitgehende räumliche Deckung der ganzen Regionen nachweisen. Die von uns bei den Cercopithecinen abgegrenzte Regio praecentralis (Fig. 92 u. 93) zeigt mit der von C. und O. Vogt[2]) bei der gleichen Affenfamilie bestimmten elektrischen Reizzone eine Kongruenz derart, daß diese letztere völlig innerhalb des genannten anatomischen Bezirkes liegt. Die Deckung ist hauptsächlich insofern keine vollständige, als das elektromotorische Gebiet nur wenig oder gar nicht

darstellen, so beweist auch dies, wie so viele andere Tatsachen, daß nur mit großen Einschränkungen und mit kritischer Vorsicht an eine Verwertung der Markreifung für eine funktionelle Lokalisation zu denken ist. Von einer Elektivität der Funktionszentren, welche durch die Myelogenie angeblich geradezu schematisch zur Anschauung gebracht werden soll, kann nach diesem Beispiel jedenfalls keine Rede sein.

[1]) Daß diese geschilderte Auffassung auch in Ergebnissen anderer Methoden eine Stütze findet, sei nur nebenbei bemerkt; so bekennt sich Monakow (Gehirnpathologie, II. Aufl.) auf Grund neuerer klinischer und pathologischer Erfahrungen zu der Ansicht, daß die motorische Leitungsbahn, wenn nicht ausschließlich, so doch zum weit überwiegenden Teil aus der vorderen Zentralwindung ihren Ursprung nimmt und O. Vogt (Über strukturelle Hirnzentra, mit besonderer Berücksichtigung der strukturellen Felder des Cortex pallii. Anat. Anz. Verh. der Anat. Ges., XX, 1906) konnte auf experimentell-degenerativem Wege positiv nachweisen, daß die beiden Zentralwindungen einen verschiedenen Stabkranz haben, daß nämlich die vordere im Thalamus opticus mit der Endstätte der Haubenstrahlung, die hintere mit dem Endigungsgebiet der Schleifenfaserung in unmittelbarer Beziehung steht. Damit ist eine fundamentale fasersystematische Verschiedenheit und sonach auch eine wesentliche funktionelle Differenz erwiesen. Ich selbst habe sodann vor Jahren in der Berliner Gesellschaft für Psychiatrie und Neurologie unter Berufung auf unveröffentlichte Exstirpationsversuche von O. Vogt hervorgehoben, daß bei niederen Affen auch wesentlich verschiedene Ausfallserscheinungen eintreten, je nachdem man die vordere oder hintere Zentralwindung zerstört. (Ref. Neurologisches Zentralblatt, 1905, S. 1158 f.)

[2]) C. und O. Vogt, Zur Kenntnis der elektrisch erregbaren Hirnrindengebiete bei den Säugetieren. Journal f. Psych. u. Neurol., VIII, Ergänzungsheft, 1907.

auf die Medianfläche übergreift, während das histologische Feld hier eine größere Ausdehnung besitzt. Auf der anderen Seite aber zeigt sich wieder eine erstaunliche Übereinstimmung in der Richtung, daß den innerhalb der Regio praecentralis gelegenen cytoarchitektonischen (und myeloarchitektonischen) Einzelfeldern gleichfalls mehrere von C. und O. Vogt unterschiedene reizphysiologische Unterabteilungen genau entsprechen.

Das nämliche gilt, wie ein Vergleich der von Vogt und mir unternommenen anatomisch-physiologischen Paralleluntersuchungen beweist, für die Halbaffen, speziell die Gattung Lemur. Auch hier fällt das „Reizfeld" räumlich fast genau mit meiner Regio praecentralis, also den beiden cytoarchitektonischen Feldern 4 und 6 (nicht etwa nur der Area gigantopyramidalis), zusammen[1]). Eine Bestätigung dieser Auffassung geben Mott und Halliburton, welche neuerdings unabhängig von uns ebenfalls bei Lemur feststellten, daß eine völlige Kongruenz zwischen den Ergebnissen ihrer anatomischen und physiologischen Untersuchung besteht[2]).

Vergleicht man schließlich meine übrigen histologischen Hirnkarten mit der auf Grund der Reizergebnisse von C. und O. Vogt entworfenen Oberflächenlokalisation[3]), so läßt sich auch noch für andere, und zwar gerade auch für niedrigere Säuger eine leidliche Übereinstimmung zwischen anatomischer und reizphysiologischer Abgrenzung erkennen.

Wir kommen also zu der Feststellung, daß bei den verschiedensten Tieren für ein physiologisch sehr wichtiges Rindengebiet, die elektromotorische Zone, eine hinreichende Deckung mit einem auf anatomischem Wege abgegrenzten Bezirke besteht. Diese Tatsache genügt vorläufig für unsere Betrachtung. Sie bildet ein wertvolles Kriterium für die Beurteilung der in Betracht kommenden Methoden. Die geringfügigen Divergenzen werden sich wohl mit der Zeit

[1]) Nähere Einzelheiten sind in den angeführten Arbeiten nachzusehen. Vielleicht wäre für das „Augenfeld" Vogts auch noch unser oral von der Regio praecentralis gelegenes kleines Feld 8 hinzuzunehmen.

[2]) Mott und Halliburton, Localisation of Function in the Lemurs Brain. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 80, 1908. Sie sprechen von einer „close correspondence of the results", doch scheint mir dies, namentlich im Hinblick auf ihre anatomischen Grundlagen, etwas zu weit zu gehen.

[3]) Elektrisch erregbare Hirnrindengebiete, l. c., Tafel 12 u. 13.

noch aufklären lassen; sie können einerseits auf Mängeln der Technik und Beobachtung beruhen, andererseits aber wäre es auch denkbar, daß das ausgedehntere anatomische Gebiet eine höhere Einheit repräsentiert, von der die kleinere „Reizzone" nur eine Partialfunktion vertritt, wie ja überhaupt nicht gesagt ist, daß das elektrisch erregbare Gebiet mit der „motorischen Region" im engeren Sinne, d. h. dem Zentrum der Willkürbewegungen, identisch sein muß.

Größeren Schwierigkeiten begegnet die Untersuchung, wenn wir uns anderen Funktionsgebieten zuwenden. Zumeist fehlt es da, wie gesagt, noch an jeder hinreichenden Kenntnis der Lokalisation für die fundamentalsten Verrichtungen. Vom Menschen insbesondere besitzen wir noch keine auch nur annähernd sichergestellte und unwidersprochen gebliebene Lokalisation für die Hauptsinnesgebiete.

b) *Die Sehsphäre des Menschen.*

Bezüglich der Lokalisation der menschlichen Sehsphäre gehen die Anschauungen sehr weit auseinander. Während die einen das Sehen ausschließlich auf die Medianfläche lokalisieren und auf die „Calcarinarinde" im engsten Sinne beschränkt wissen wollen (Henschen[1]), nehmen andere eine sehr viel größere Ausdehnung der kortikalen Sehfläche an und rechnen fast die ganze Occipitalrinde, einschließlich der Konvexität, dazu (v. Monakow[2]), Bernheimer[3]), Förster[4]) u. a.). Hier scheint mir nun in der Tat die histologische Lokalisation dazu berufen, eine gewichtige Stimme mitzusprechen. Unsere Area striata stellt ein histologisch so wohlcharakterisiertes und topisch so scharf abgegrenztes Gebiet dar, es ist außerdem in der ganzen Säugetierreihe so konstant und einwandsfrei nachweisbar, daß man für dasselbe zweifellos eine ebenso spezifische wie elementare, d. h. allen Säugetieren zukommende Prinzipalfunktion in Anspruch

[1]) Henschen, Klinische und anatomische Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Upsala, 1890—1903. Bd. I—IV. Ferner Derselbe, La projection de la rétine sur la cort. calc. Sém. méd., 1903.

[2]) v. Monakow, Gehirnpathologie.

[3]) Bernheimer, Die kortikalen Sehzentren. W. kl. W., 1900.

[4]) Förster, Unorientiertheit, Rindenblindheit, Seelenblindheit. Arch. f. Oph., 1890.

nehmen muß. Andererseits legen die klinisch-pathologischen Erfahrungen den Gedanken nahe, daß eine nähere Beziehung dieses Rindenfeldes zu jener gewöhnlich in diese Gegend lokalisierten sensorischen Hauptverrichtung besteht, eben zur Perzeption optischer Sinneseindrücke. Nun deckt sich aber die von Henschen auf Grund gleichzeitiger klinischer und pathologisch-anatomischer Beobachtungen durchgeführte Lokalisation der „Sehsphäre" auch in Einzelheiten weitgehend mit der Area striata. Diese Übereinstimmung dürfte wohl geeignet sein, die Entscheidung zwischen den beiden konkurrierenden Lokalisationshypothesen zugunsten der mit der Anatomie mehr in Einklang stehenden, von Henschen vertretenen Ansicht herbeizuführen[1]). Die Hirnpathologen werden ihr Augenmerk künftighin darauf zu richten haben.

Noch weniger günstig liegen die Verhältnisse bezüglich der übrigen kortikalen Sinnesflächen des Menschen. Hinsichtlich der Lokalisation von Geschmack und Geruch ist man bis heute über Vermutungen nicht hinausgekommen. Jeder Versuch, diese physiologischen Zentren einem cytoarchitektonischen Bezirke (Region oder Area) zuzuordnen, muß vorläufig daher von vornherein als aussichtslos erscheinen. So viel steht jedenfalls fest, daß dasjenige Rindengebiet, welches man gewöhnlich als Riechzentrum oder in weiterem Sinne als „Riechhirn" bezeichnet, allenthalben aus einer Mehrzahl sehr distinkter anatomischer Felder zusammengesetzt ist. Welches davon nun die eigentliche Riechrinde ist, läßt sich zurzeit nicht entscheiden[2]).

c) *Die Hörsphäre des Menschen.*

Nicht viel klarer liegen die Dinge hinsichtlich der sog. Hörsphäre des Menschen. Auch hier stehen sich diametral entgegengesetzte Ansichten gegenüber. Während die Mehrzahl der Autoren an der von Wernicke begründeten Lehre festhält, z. B. Monakow auf Grund von sekundären Degenerationen, Munk auf Grund von ausfallsphysiologischen Experimenten an Tieren

[1]) Englische Autoren stehen denn auch nicht an, die Area striata kurzerhand als „visuo-sensory area" zu bezeichnen (Bolton, Mott, Watson).

[2]) Schon Retzius hat betont, daß auch anosmatische Tiere ein „Rhinencephalon" besitzen, daß also dieses anatomische Gebilde zweifellos nicht ausschließlich Riechfunktionen dienen kann.

die Ansicht vertritt, daß der größte Teil des Schläfenlappens, jedenfalls aber die ganze erste Schläfenwindung als zentrales Hörorgan aufzufassen sei, hat Flechsig[1]) auf Grund myelogenetischer Vorgänge neuerdings die Behauptung aufgestellt, daß die Hörsphäre nur einen verschwindend kleinen Rindenbezirk ausmache, nämlich vorwiegend auf die vordere Querwindung beschränkt sei und kaum 2 qcm von der äußeren Fläche der ersten Temporalwindung einnehme.

Gegenüber dieser letzteren Ansicht sind nun — abgesehen von den prinzipiellen Bedenken, welche gegen eine derartige physiologisch-lokalisatorische Ausdeutung entwicklungsgeschichtlicher, speziell myelogenetischer Prozesse bestehen — folgende drei Tatsachen der histologischen Lokalisation[2]) geltend zu machen: erstens die vordere Querwindung ist kein einheitlicher anatomischer Bezirk; sie zerfällt, wie schon oben (S. 145) näher ausgeführt wurde, cytoarchitektonisch und myeloarchitektonisch in mehrere Strukturfelder, welche unter sich sowie mit der nächstangrenzenden Rinde der übrigen ersten Schläfenwindung gemeinsame tektonische Merkmale besitzen und mit diesen eine zusammengehörige größere Strukturzone darstellen. Das fragliche Gebiet ist ferner nicht etwa auf die vordere Querwindung beschränkt, es greift vielmehr nach vorn erheblich darüber hinaus, umfaßt zugleich die ganze hintere Querwindung und einen nicht unbeträchtlichen Teil der freien Oberfläche der ersten Temporalwindung (Figur 89). Diese Tatsachen würden an sich allein genügen, um stringent zu beweisen, daß

[1]) Flechsig, Bemerkungen über die Hörsphäre des menschlichen Gehirns. Neur. Cbl., 1908, S. 1 u. 50 ff.

[2]) Flechsig (l. c.) sucht allerdings die Bedeutung der histologisch lokalisatorischen Arbeiten herabzusetzen, indem er behauptet, sie hätten überhaupt nichts Neues ergeben, sondern nur die Bestätigung von ihm längst Bekanntem gebracht, und zweitens die histologische Lokalisation sei kein fruchtbares heuristisches Prinzip, da ja nicht die Abgrenzung „anatomischer Rindenfelder", sondern eine funktionelle Gliederung Aufgabe der Hirnlehre sei. Über den ersten Punkt möchte ich stillschweigend hinweggehen; zum zweiten ist folgendes zu bemerken: Mit dem gleichen Rechte wird man dann jedes morphologische Studium als fruchtlos bezeichnen müssen, da ja das Endziel aller Biologie nicht in der Erkenntnis der Formerscheinungen, sondern der Lebensvorgänge besteht. Ferner wird man Herrn Flechsig die Frage entgegenhalten dürfen, ob denn seine myelogenetische Methode nicht auch nur eine „anatomische" ist. Oder sollte er etwa auch heute noch allen Ernstes jemanden glauben machen wollen, daß er mit dem Studium der Myelogenie reine Physiologie treibt?

die vordere Querwindung nicht ein geschlossenes Funktionszentrum für sich bildet, daß sie also auch nicht ausschließlich und allein die „Hörsphäre“ darstellen kann. Man wird vielmehr, wenn man ein Sinneszentrum innerhalb dieser Gegend sucht, diesem eine erheblich größere Ausdehnung geben müssen [1]).

Dazu kommt aber eine dritte sehr wichtige Feststellung der vergleichenden Lokalisation, welche ebenfalls bereits oben erwähnt wurde, die Feststellung nämlich, daß der den beiden Querwindungen des Menschen zukommende und so überaus charakteristische Zell- und Faserbau bei allen übrigen Tieren fehlt. Mit anderen Worten: eine menschliche Strukturzone, in welche Flechsig die kortikale Endstätte der Hörleitung, die Hörsphäre verlegt, geht den Tieren, und zwar auch schon den Affen, welche im übrigen einen dem menschlichen sehr verwandten Rindenbau besitzen [2]) und daher mit Leichtigkeit eine Homologisierung von Rindenfeldern zwischen Mensch und Affe erlauben, völlig ab. Hierfür gibt es nur zwei Erklärungen: entweder die übrigen Säugetiere besitzen keine der menschlichen entsprechende „Hörsphäre“, oder aber, und das ist doch wohl die näherliegende Annahme, jenes Rindengebiet des Menschen dient anderen Funktionen, ist also zum mindesten nicht ausschließlich und nicht in der Form und Ausdehnung, wie es Flechsig lehrt, das „Hörzentrum“. Für eine komplexere physiologische Struktur der betreffenden Region spricht übrigens auch ihre Zusammensetzung aus mehreren, histologisch hinreichend differenzierten Einzelfeldern (41, 42 und 52 der Hirnkarte).

Die Entscheidung in dieser Frage wird nur durch vorurteilslose Prüfung pathologischer Fälle unter Berücksichtigung anatomisch-lokalisatorischer Ergebnisse, sowie durch ein eingehendes vergleichendes Rindenstudium, sowohl nach anatomischer (insbesondere auch fasersystematischer) wie physiologischer Richtung herbeigeführt werden können.

[1]) Wenn man die Flechsigsche Lokalisation akzeptiert, so würden auf die ganze Hörsphäre nur wenige cm² entfallen, annähernd also nicht viel mehr als $^1/_{200}$ der ganzen Hemisphärenoberfläche; es ist aber ganz undenkbar, daß eine so wichtige kortikale Funktion, wie das Hören, auf einen derartig kleinen Teil der Gesamtrinde eingeschränkt sein soll.

[2]) Man vergleiche nur die große Übereinstimmung des Calcarinatypus (der „Sehrinde“) und des Riesenpyramidentypus (der „motorischen Rinde“) von Mensch und Affe.

d) *Lokalisation der Sprache und Aphasie.*

Besonders verlockend wäre es noch, im Hinblick auf den neuerdings durch Pierre Marie veranlaßten Streit über die Aphasie in diesem Zusammenhange auch in eine Erörterung der speziellen Lokalisation der Sprachfunktionen einzutreten. Gerade hierfür scheint uns aber die Zeit am wenigsten gekommen, da es zumeist noch an der nötigen physiologischen Vorarbeit fehlt. Außerdem ist es keineswegs als feststehend zu betrachten, daß die Lokalisation der kortikalen Sprachvorgänge mit der der Aphasie zusammenfällt. Bezüglich der Aphasien wird man aber ohne weiteres schon aus den oben angeführten psychophysiologischen Überlegungen zweierlei folgern müssen: erstens, daß eine Aphasie, gleichviel ob es sich um eine motorische oder sensorische Unterart handelt, niemals an ein einzelnes Strukturzentrum, also etwa an ein einziges unserer cytoarchitektonischen Felder gebunden sein kann, sondern daß sie stets einen Komplex solcher Felder umfaßt, also eine größere Region, und zweitens, daß den „Aphasiezentren" eine weit größere Ausdehnung zukommt[1]), als man früher anzunehmen gewohnt war. Daß insbesondere der Sitz der motorischen Aphasie, nach allem was aus den anatomisch-lokalisatorischen Ergebnissen zu schließen ist, nach vorn viel weiter ausgedehnt werden muß, als dies gemäß der klassischen Lehre Brocas geschieht, daß mindestens auch die vorderen Abschnitte der dritten Frontalwindung, vielleicht sogar ein Teil der eigentlichen Orbitalfläche, dazu zu rechnen ist (also außer Feld 44 auch Feld 45 und 47 der Hirnkarte, Figur 85), darauf habe ich schon an anderem Orte kurz hingewiesen[2]). Daß die Inselrinde nicht „Sprachzentrum" im engeren Sinne sein kann, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß das entsprechend gebaute Gebiet in der ganzen Säugetierreihe vorkommt und bei niedereren Sippen sogar eine relativ viel größere

[1]) Den gleichen Gedanken haben unlängst mit aller Bestimmtheit auch Liepmann und Knauer ausgesprochen, ersterer auf Grund pathologischer Erfahrungen, letzterer auf Grund von Vorstellungen, welche der allgemeinen Physiologie angehören. Siehe H. Liepmann, Zum Stand der Aphasiefrage. Neur. Cbl., 1909, S. 449. A. Knauer, Zur Pathologie des linken Schläfenlappens. Klinik. f. psych. u. nervöse Krankheiten, IV, 1909.

[2]) Ref. Neur. Cbl., 1909, S. 720.

Ausdehnung besitzt als beim Menschen. Innerhalb welcher histologischen Regionen aber im speziellen und mit welcher Ausdehnung der Grenzen im einzelnen derartige komplexe Funktionsgebiete, wie man sie für das Zustandekommen der menschlichen Sprache voraussetzen muß, zu lokalisieren sind, wird erst die Zukunft entscheiden können.

e) *Einzelne Funktionszentren beim Tiere.*

Eine funktionelle Gliederung der Hemisphärenoberfläche bei Tieren ist bisher nur vereinzelt versucht worden; zumeist bezog sich diese lediglich auf die Feststellung der elektrisch erregbaren Bezirke. Nur von zwei Säugetieren, dem Hunde und Affen, besitzen wir eine physiologische Einteilung der ganzen Rindenfläche, wenigstens an der lateralen Konvexität. Es ist das bleibende Verdienst H. Munks, auf experimentellem Wege einen ersten Entwurf der physiologischen Struktur der Gesamtrindenfläche bei diesen beiden Tieren versucht zu haben. Damit wurde erst der eigentlichen „Zentrenlehre", also dem Lokalisationsprinzip im strengsten Sinne des Wortes, der Weg gebahnt.

Vergleichen wir nun die durch Munk vom Affen und Hunde entworfenen Hirnkarten mit den Ergebnissen der histologischen Lokalisation, so läßt sich nicht verkennen, daß in einer ganzen Reihe von Tatsachen mit den beiden lokalisatorischen Methoden ein hoher Grad von Übereinstimmung erzielt ist, während allerdings in anderen Punkten eine ebenso große und nicht immer unwesentliche Divergenz der Resultate besteht. Wir können hier aber nicht in eine Detailanalyse aller Felder eintreten, sondern müssen uns darauf beschränken, einige besonders lehrreiche Beispiele herauszugreifen.

Weitgehende Übereinstimmung zeigen zunächst unsere beiderseitigen Hirnkarten vom Affen bezüglich zweier Hauptgebiete; einmal deckt sich nämlich die Munksche Stelle A oder die Sehsphäre an der lateralen Fläche[1]) vollkommen mit der Ausdehnung meiner Area striata oder dem Feld 17 in Figur 90 (S. 151), zweitens fällt die Stelle B oder Hörsphäre in Munks Affen-

[1]) An der sehr wichtigen Medianfläche versagt leider die physiologische Lokalisation aus operationstechnischen Gründen fast ganz.

schema zusammen mit meiner temporalen Hauptregion (nicht etwa mit einem einzelnen Felde derselben). Ferner ist zu beachten, daß innerhalb des Stirnhirns unmittelbar nach vorn vom Sulcus arcuatus eine kleine Zone liegt, welche im physiologischen und anatomischen Schema sich absolut decken (Munks Stelle H, mein Feld 8), und schließlich stellt in beiden Schemen diese nämliche Furche eine strenge Grenzlinie zwischen verschiedenen Hauptgebieten dar (Figur 90).

Andererseits besteht, wie wir schon oben gesehen haben, eine wesentliche Divergenz zwischen anatomischer und physiologischer Lokalisation insofern, als nach Munk die Gegend der beiden Zentralwindungen auch beim Affen ein funktionell einheitliches Sinnesgebiet, die Körperfühlsphäre, darstellt, während anatomisch die vordere und hintere Zentralwindung in zwei durch die Zentralfurche streng getrennte wesensverschiedene Zentren geteilt werden müssen. Munks zu beiden Seiten der Zentralfurche gelegene Extremitätenzone, die Stelle C und D, zerfällt demnach anatomisch in eine vor der Furche lokalisierte (elektromotorische) Regio praecentralis und eine dahinter gelegene, in allen Stücken verschieden von jener gebaute (sensible?) Regio postcentralis.

Größer noch sind die Abweichungen bezüglich der Gliederung des Hundegehirns. Schon das physiologische Gebiet der „Körperfühlsphäre" läßt sich noch weniger als beim Affen mit einer unserer anatomischen Regionen in Einklang bringen, nur die von Munk hauptsächlich in den Gyrus sigmoideus posterior verlegte Extremitätenzone deckt sich annähernd mit dem dorsalsten Teile unserer Area gigantopyramidalis oder dem Feld 4; in dem ventralen Abschnitte fehlt dagegen jede Übereinstimmung. Eine der agranulären Regio praecentralis und der granulären Regio postcentralis entsprechende physiologische Scheidung zweier Hauptzonen, welche aus vergleichend-anatomischen Gründen unbedingt postuliert werden muß, fehlt in Munks Schema vom Hundegehirn.

Die physiologische Sehsphäre des Hundes, Stelle A Munks, erstreckt sich sehr weit auf die laterale Fläche und nimmt hier ein umfangreiches Gebiet, nahezu ein Fünftel der ganzen Konvexität, ein. Die anatomische Area striata dagegen, welche zum Sehen zweifellos in engster Beziehung steht und deren laterale Grenzen ja auch beim Affen mit der Munkschen Sehsphäre zusammenfallen,

liegt beim Hunde fast ausschließlich auf der Medialfläche und bedeckt nur den dorsalsten Teil des Gyrus marginalis nächst der oberen und hinteren Mantelkante. Die umfangreichen Abschnitte des Gyrus suprasylvius und ectosylvius, welche Munk noch zu seiner Sehsphäre rechnet, vor allem also auch der eigentliche Fokus der Sehsphäre, die Stelle A_1, liegen ganz außerhalb der Area striata. Diese Divergenz läßt sich nur auf zwei Arten erklären: entweder das genannte anatomische Feld ist nicht das „Sehzentrum" (wie soll man dann aber die evidente Übereinstimmung mit Munks Sehsphäre beim Affen verstehen?) oder die physiologische Sphäre ist in ihrer Ausdehnung lateralwärts beim Hunde viel zu weit gezogen. Ich neige der letzteren Auffassung zu und bin der Überzeugung, daß, wenn es gelingt und aus operationstechnischen Gründen durchführbar ist, die ganze laterale Stelle A, einschließlich der Stelle A_1, ohne Verletzung der Medialfläche und vor allem ohne Läsion der Sehstrahlung zu zerstören, trotzdem keine Sehstörung eintreten wird, daß dagegen die ausschließliche Zerstörung der Medialfläche, soweit sie der Area striata angehört, bei völliger Intaktheit der Konvexitätsrinde stets Hemianopsie (oder nach doppelseitiger Zerstörung beiderseitige Erblindung) im Gefolge hat. Mit anderen Worten: anatomische Gründe und vor allem vergleichend-lokalisatorische Tatsachen machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß die eigentliche Sehsphäre beim Hunde fast ganz auf der Innenseite der Hemisphäre liegt und daß die von Munk gegebene Lokalisation in diesem Punkte der Korrektur bedarf. Daß die Ausdehnung nach vorn längs der Mantelkante größer angenommen werden muß, als es Munk tut, hat schon Monakow anläßlich der anatomischen Untersuchung der Munkschen Hunde festgestellt. Dies wird durch die histologische Lokalisation völlig bestätigt, da die Area striata oben sich viel weiter oralwärts erstreckt, als das Schema von Munk angibt.

Bezüglich der „Hörsphäre" des Hundes, Stelle B von Munk, nur ein Wort! Bekanntlich hat Kalischer auf Grund seiner Dressurmethode unlängst die Existenz eines Hörzentrums an der von Munk angegebenen Stelle und in dessen Auffassung beim Hunde überhaupt bestritten; von anderer Seite ist sie auf Grund der gleichen Methode mit dogmatischer Bestimmtheit verteidigt

worden. Wir wollen in diesen Streit, der doch wohl hauptsächlich ein solcher um die Methode ist, hier nicht eintreten. Es sind wiederum anatomische, besonders fasersystematische Tatsachen und vor allem die vergleichende Histotopographie, welche darauf hinweisen, erstens daß das Hörzentrum im ganzen seine Lage mehr nach vorn hat, vorwiegend gegen das obere Ende des Sulcus sylvius, wahrscheinlich teilweise sogar etwas vor demselben[1]), und zweitens, daß die ventralen Abschnitte der Munkschen Hörsphäre keinesfalls zur „Hörrinde" zu rechnen sind. Dieser letztere, direkt nach außen vom Sulcus rhinalis posterior gelegene Bezirk entspricht seinem Baue nach mit Sicherheit meinen Feldern 35 und 36 beim Menschen, welche ganz innen oben am Gyrus hippocampi liegen; sie können also gar nicht eigentliche Hörrinde sein und man wird daher zum mindesten diesen Teil, ohne Zweifel aber auch die kaudaleren Abschnitte, von der Hörsphäre ausschließen müssen.

Ich bin am Ende meiner Betrachtungen. Wie man sieht, lassen sich die Anschauungen der anatomischen und physiologischen Lokalisation im ganzen wohl vereinen. Beide führen im Prinzip zur Abgrenzung von flächenhaften Bezirken, also zu einer topographischen Gliederung der Hemisphärenoberfläche in differente Organe. In manchen Punkten ist auch bezüglich der speziellen Lokalisation einzelner „Zentren" die Übereinstimmung eine befriedigende. In anderen Punkten allerdings werden sich physiologische Anschauungen einer Korrektur durch unwiderlegbare anatomische Tatsachen unterziehen müssen. Für die Mehrzahl histologischer Organe fehlt es überhaupt noch an einer Funktionslokalisation. Hier wird der Physiologie durch die neu gewonnenen anatomisch-lokalisatorischen Erkenntnisse ein weites Feld fruchtbarer Tätigkeit eröffnet.

Das eine aber muß mit allem Nachdruck betont werden: eine funktionelle Lokalisation der Großhirnrinde ist künftighin ohne Führung durch die Anatomie beim Menschen wie beim

[1]) Man vergleiche vor allem auch die Lage der frühmarkreifen Temporalrinde nach C. Vogt (Etude sur la myelinisation des hémisphères cérébraux. Paris 1900).

Tiere schlechterdings unmöglich. Die Physiologie hat auf allen Gebieten ihr sicherstes Fundament in der Anatomie. Wer physiologische Lokalisationsarbeit leisten will, wird daher seinen Forschungen die Ergebnisse der histologischen Lokalisation zugrunde legen müssen. Und mit mehr Recht als je darf heute an das vom Altmeister der Hirnforschung, Bernhard Gudden, schon vor drei Jahrzehnten gegenüber einem einseitigen und gefährlichen Exstirpationsspezialistentum gesprochene Wort erinnert werden: „Vor einer zweifellos bewiesenen anatomischen Tatsache verliert jedes physiologische Resultat, welches mit derselben in Widerspruch steht, seine Bedeutung . . . Zuerst also Anatomie und dann Physiologie, wenn aber zuerst Physiologie, dann nicht ohne Anatomie."

Literatur.

Es sind hier nur Arbeiten aufgeführt, welche zur Frage der Rindengliederung und der histologischen Lokalisation in unmittelbarer Beziehung stehen. Alle übrigen Abhandlungen sind im Texte selbst zitiert.

R. Arndt, Studien über die Architektonik der Großhirnrinde des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 3—5, 1867—69.

Berlin, Beitrag zur Strukturlehre der Großhirnwindungen. Inaug.-Dissert. Erlangen 1858.

W. Betz, Anatomischer Nachweis zweier Gehirnzentra. Centralbl. f. d. mediz. Wiss. 1874, Nr. 37 und 38.

—, Über die feinere Struktur der Großhirnrinde des Menschen. Ebenda 1881, Nr. 11, 12, 13.

V. Bianchi, Il Mantello cerebrale del Delphino (Delphinus delphys). Napoli 1905. Tipografia d. R. Akadem. d. Science.

S. Bolton, The exact histological Localisation of the visual area of the human cerebral cortex. Philos. Transact. **193,** 1900.

K. Brodmann, Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde.
I. Mitteilung: Die Regio rolandica. Journ. f. Psych. u. Neurol. **2,** 1903.
II. Mitteilung: Der Calcarinatypus. Ebenda **2,** 1903.
III. Mitteilung: Die Rindenfelder der niederen Affen. Ebenda **4,** 1905.
IV. Mitteilung: Der Riesenpyramidentypus und sein Verhalten zu den Furchen beider Karnivoren. Ebenda **6,** 1905.

K. Brodmann, Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde. V. Mitteilung: Über den allgemeinen Bauplan des Cortex pallii bei den Mammaliern und zwei homologe Rindenfelder im besonderen. Zugleich ein Beitrag zur Furchenlehre. Ebenda **6**, 1906.

VI. Mitteilung: Die Cortexgliederung des Menschen. Ebenda **10**, 1907.

VII. Mitteilung: Die cytoarchitektonische Cortexgliederung der Halbaffen. Ebenda **12**, 1908 (Ergänzungsheft).

—, Über Rindenmessungen. Zentralbl. f. Nervenh. u. Psychiatr. **19**, 1908.

—, Demonstrationen zur Cytoarchitektonik der Großhirnrinde mit besonderer Berücksichtigung der histologischen Lokalisation bei einigen Säugetieren. (Vortrag auf der Versammlung deutscher Psychiater, 1904.) Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. **61**, H. 5, 1904.

Campbell, Histological studies on the Localisation of cerebral function. Cambridge 1905.

Farrar, On the motor cortex. Americ. Journ. of insan. **59**, 1903.

Golgi, Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervose. Milano 1886.

B. Haller, Die phyletische Entfaltung der Großhirnrinde. Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch. **71**, 1908.

C. Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, nebst Untersuchungen über die normale Anatomie der Hirnrinde. Upsala 1895.

Hermanides und **Köppen**, Über die Furchen und über den Bau der Großhirnrinde bei den Lissencephalen, insbesondere über die Lokalisation des motorischen Zentrums und der Sehregion. Arch. f. Psychiatr. **37**, 1903.

G. Holmes, A note on the condition of the postcentral cortex in tabes dorsalis. Rev. of Neurol. and Psychiatr. 1908.

Ariëns Kappers und **W. F. Theunissen**, Die Phylogenese des Rhinencephalon, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissur. Fol. neurobiol. **1**, 1908.

A. Kappers, The Phylogenesis of the Palaeo-Cortex and Archi-Cortex, compared with the Evolution of the Visual Neo-Cortex. Arch. of Neurol. and Psych., Vol. IV, 1909.

Th. Kaes, Die Großhirnrinde des Menschen in ihren Maßen und in ihrem Fasergehalt. Ein gehirnanatomischer Atlas. Jena 1907.

Köppen und **Löwenstein**, Sudien über den Zellenbau der Großhirnrinde bei den Ungulaten und Karnivoren und über die Bedeutung einiger Furchen. Monatsschr. f. Psychiatr. und Neurol. 18, H. 6, 1905.

W. Kolmer, Beitrag zur Kenntnis der „motorischen" Hirnrindenregion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. **57**, 1901.

B. Lewis, On the comparative structur of the cortex cerebri. Brain 1, 1878. (Vgl. auch Lewis, „Textbook of mental Diseases".)

— and **Clarke**, The cortical lamination of the motor area of the brain. Proc. Roy. Soc. **28**, 185, 1878.

B. Lewis, Researches on the comparative structure of the cortex cerebri. Philos. Transact. **171**, I, 1880.

Th. Mauß, Die faserarchitektonische Gliederung der Großhirnrinde bei niederen Affen. Journ. f. Psych. u. Neur. Bd. XIII, 1908.

O. Marburg, Beiträge zur Kenntnis der Großhirnrinde der Affen. Obersteiners Arbeiten 1908.

Th. Meynert, Studien über das pathologisch-anatomische Material der Wiener Irrenanstalt. Vierteljahresschr. f. Psychiatr. **1**, 1866.

—, Der Bau der Großhirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten, nebst einem pathologisch-anatomischen Corollarium. Leipzig 1868. (Siehe auch Vierteljahresschr. f. Psychiatrie, 1868.)

—, Kap. 31 in Strickers „Handbuch der Lehre von den Geweben". Leipzig 1872.

F. W. Mott, The progressive evolution of the structure and functions of the visual cortex in mammalia. Arch. of Neurol. from the patholog. Labor. of the London county asylums. Vol. III, 1907.

F. W. Mott and **A. M. Kelley**, Complete survey of the cell lamination of cerebral cortex of Lemur. Proceed. Roy. Soc. B., Vol. 80, 1908.

F. W. Mott and **W. D. Halliburton**, Localisation of function in the Lemurs brain. Proceed. Roy. Soc. B., Vol. 80, 1908.

Ramon y Cajal, Studien über die Hirnrinde des Menschen. J. A. Barth, Leipzig 1900—1906. Deutsch von Bresler.

1. Heft. Die Sehrinde, 1900.
2. Heft. Die Bewegungsrinde, 1900.
3. Heft. Die Hörrinde, 1902.
4. Heft. Die Riechrinde beim Menschen und Säugetier, 1903.
5. Heft. Vergleichende Strukturbeschreibung und Histogenesis der Hirnrinde, 1906.

L. Roncoroni, La fine morfologia del cervello degli epilettici. Arch. di Psich. 17, 1896.

—, Sul tipo fundamentale di stratificazione della cortecia cerebrale. Anat. Anz. 34, 1909.

L. Rosenberg, Über die Cytoarchitektonik der ersten Schläfenwindung und der Heschlschen Windungen. Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **23**, 1908.

Schlapp, Der Zellenbau der Großhirnrinde der Affen. Arch. f. Psychiatr. **30**, 1889.

—, The microscopic structure of cortical areas in man and some mammals. Publicat. of Cornell University II, 1902.

E. Smith, The so-called „Affenspalte" in the human (Egyptian) brain. Anat. Anz. **24**, 1904, S. 74.

—, The Morphology of the occipital region of the cerebral hemisphere in Man and the Apes. Anat. Anz. **24**, 1904, S. 436.

—, Studies in the morphology of the human brain. Nr. 1. The occipital region. Records of the Egyptian Government School of medicine. Vol. II. (Separat.)

—, A new topographical survey of the human cerebral cortex. Journ. of Anat. and Physiol. **41**, 1907.

Taalman Kip, Over den bouw van den Cortex cerebri bij mol en egel. Psychiatr. en Neurol. Bladen 1905.

—, De Phylogenie van de Cortex cerebri. Verhandelingen Natur- en Geneeskunde Congress 1905.

H. Vogt und **P. Rondoni**, Zum Aufbau der Hirnrinde. Deutsche med. Wochenschrift **34**, 1908, S. 1886.

O. Vogt, Zur anatomischen Gliederung des Cortex cerebri. Journ. f. Psychol. und Neurol. **2**, 1903.

—, Über strukturelle Hirnzentra, mit besonderer Berücksichtigung der strukturellen Felder des Cortex pallii. Anat. Anz. 1906, Verh. der Anat. Gesellschaft, S. 74 ff.

—, Der Wert der myelogenetischen Felder der Großhirnrinde (Cortex pallii). Anat. Anz. **29**, 1906, S. 273.

C. und **O. Vogt**, Zur Kenntnis der elektrisch erregbaren Hirnrinden-Gebiete bei den Säugetieren. Journ. f. Psycholog. u. Neurolog. **8**, 1906, Ergänzungsheft, S. 277.

A. Watson, The mammalian cerebral cortex, with special reference to its comparative Histology. I. Ordre Insectivora. Arch. of Neurol. from the pathol. Labor. of the London county asylums. Vol. III, 1907.

Th. Ziehen, Das Zentralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. II. Teil: Mikroskop. Anat. II. Abschn.: Der Faserverlauf im Gehirn von Echidna und Ornithorhynchus. (Aus Semon, Zool. Forschungsreisen III, Band II, 2, 1909.)

G. Zunino, Die myeloarchitektonische Differenzierung der Großhirnrinde beim Kaninchen (Lepus cuniculus). Journ. f. Psych. u. Neur. Bd. 14, 1909.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

BRODMANN, Dr. K., Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde. Fünfte Mitteilung: Über den allgemeinen Bauplan des Cortex pallii bei den Mammaliern und Zwei homologe Rindenfehler im besonderen. Lex.-8°. 126 Seiten mit 298 Abbildungen. 1906. M. 9.—.

BRODMANN, Dr. K., Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde. Siebente Mitteilung: Die cytoarchitektonische Cortexgliederung der Halbaffen (Lemuriden). 48 Seiten mit 9 Tafeln. 1908. M. 7.—.

Diese im neurobiologischen Institut zu Berlin gemachten Untersuchungen bilden zugleich Ergänzungshefte zum „Journal für Psychologie und Neurologie", Band VI bzw. Band X.

Journal für Psychologie und Neurologie. Herausgegeben von August Forel und Oskar Vogt, redigiert von K. Brodmann. In zwanglosen Heften erscheinend. 6 Hefte bilden einen Band, der M. 20.— kostet.

Das Journal will aus dem Gebiet der normalen, pathologischen und vergleichenden Psychologie und Neurobiologie (Anatomie und Physiologie des Nervensystems) solche Arbeiten bringen, die

1. von spezieller Bedeutung für ein anderes der von ihm gepflegten Wissensgebiete oder
2. speziell ärztlich-psychologischer Natur sind, und zwar
   a) entweder die psychische Genese, Therapie oder Prophylaxe von Krankheitssymptomen oder
   b) psychopathologische Probleme berühren.

Gegen früher wird also mehr wie bisher das Gebiet der Neurobiologie berücksichtigt werden. Es ist ein Journal geschaffen worden, das die verschiedenen Gebiete der Psychologie und der Neurobiologie in gleicher Weise zu fördern bestrebt ist. Die vereinigte Pflege dieser verschiedenen Gebiete bildet das Charakteristikum der neuen Folge der Zeitschrift.

Festschrift zu Forels sechzigstem Geburtstag (Journal für Psychologie und Neurologie, Band XIII). VI, 435 Seiten mit 19 Tafeln und vielen Textillustrationen. 1908. M. 36.—.

Diese, Forel zu seinem 60. Geburtstag von Schülern, Freunden und Verehrern gewidmete Festschrift enthält sehr wertvolle Beiträge zur Neuronenlehre. Mitarbeiter sind: Bernheim, Bugnion, Cajal, Claparède, Domikow, Frank, Juliusburger, Kohnstamm, Moheim, H. W. Maier, Marinesco, Mauss, A. Meyer, F. Mohr, Oppenheim, Peterson, Piltz, Prince, Quensel, Santschi, Semnon, Snessarew, Warnke, Wheeler.

HELD, Prof. Dr. HANS, Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. IX, 378 Seiten mit 275 Figuren auf 53 Tafeln. M. 30.—, geb. M. 32.—.

Auf Grund neuer und vergleichend histologisch auf die Reihe der Wirbeltiere ausgedehnter Beobachtungen ist für die Entwicklung des Nervengewebes eine neue Formel gefunden worden. Es hat sich gezeigt, daß von den bisher aufgestellten 4 Haupttheorien keine umfassend genug ist, um das Problem der Nervenbildung dem unmittelbaren Streit der Gegensätze zu entrücken und einer Einigung entgegenzuführen.

Für den Neurologen, Anatomen und Zoologen, sowie für den Physiologen, Pathologen, Psychologen und Psychiater werden diese und weitere Untersuchungsresultate über die allgemeine Entwicklung des Nervensystems von großem Interesse sein müssen.

CAJAL, Prof. Dr. S. RAMON, Studien über die Hirnrinde des Menschen. Deutsch von Dr. J. Bresler.

1. Heft. Die Sehrinde. VI, 77 Seiten mit 24 Abbildungen. 1900. M. 3.—.
2. Heft. Die Bewegungsrinde. IV, 113 Seiten mit 31 Abbildungen. 1900. M. 4.50.
3. Heft. Die Hörrinde. IV, 68 Seiten mit 21 Abbildungen. 1902. M. 3.—.
4. Heft. Die Riechrinde beim Menschen und Säugetier. IV, 195 Seiten mit 84 Abbildungen. 1903. M. 7.50.
5. Heft. Vergleichende Strukturbeschreibung und Histogenesis der Hirurinde. Anatomisch-physiolog. Betrachtungen über das Gehirn. Struktur der Nervenzellen des Gehirns. Mit Namen- und Sachregister zu Heft 1—5. IV, 149 Seiten mit 47 Abbild. und dem Bildnis des Verf. 1906. M. 6.—.

Schmidts Jahrbücher: Über die wichtigsten Arbeiten C.s zur Rindenanatomie ist früher bereits berichtet worden. Es muß aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß das neue Buch zweifellos die vollkommenste Darstellung der Hirnrinde bringt, die wir bisher besitzen.

CAJAL, Prof. Dr. S. RAMON. Studien über Nervenregeneration. Übersetzt von Dr. Joh. Bresler. IV, 196 Seiten mit 60 Abbildungen. 1908. M. 7.50.

Teil I: Über den Mecbanismus der Nervenregeneration. — Teil II: Die frühzeitigen Metamorphosen der Neurofibrillen bei der Regeneration und Degeneration der Nerven.

Zeitschrift für angewandte Psychologie und psychologische Sammelforschung. Zugleich Organ des Instituts für angewandte Psychologie und psychologische Sammelforschung. Herausgegeben von William Stern und Otto Lipmann. Zwanglos erscheinende 6 Hefte bilden einen Band von etwa 40 Bogen. Preis des Bandes M. 20.—.

Die „Zeitschrift für angewandte Psychologie und psychologische Sammelforschung" dient als Organ des von der „Gesellschaft für experimentelle Psychologie" verwalteten Instituts für angewandte Psychologie und psychologische Sammelforschung; sie beabsichtigt die Bearbeitung psychologischer Probleme unter besonderer Berücksichtigung der Verwertbarkeit für anderweitige praktische und wissenschaftliche Fragestellungen. In erster Linie kommen dabei in Betracht: Probleme der Pädagogik, Rechtspflege, Psychopathologie einerseits, der Geschichtswissenschaft, Sprachwissensbaft, Ästhetik andererseits, soweit sie auf dem Wege exakt psychologischer Methodik gefördert werden können.

Mönkemöller, Dr. Otto, Oberarzt an der Heil- und Pflegeanstalt Hildesheim, **Korrektionsanstalt und Landarmenhaus.** Ein soziologischer Beitrag zur Kriminalität und Psychopathologie des Weibes. 8°. VI u. 240 Seiten. 1908. M. 5.60.

Es wird beim Strafvollzug die Wertung der kranken Psyche, die ihre Opfer in dies düstere Strafmilieu verschlägt und der Nachhaft die Erfolge versagt, noch immer so gewaltig unterschätzt, daß sie für lange der naebhaltigsten Förderung bedürfen wird. Eine Zusammenstellung der statistischen und persönlichen Verhältnisse der Korrigendinnen, über ihre Kriminalität, über die äußeren Ursachen der Straffälligkeit, die Psychopathologie usw., wie sie das vorliegende Buch bietet, dürfte daher für Mediziner wie für Juristen gleichmäßig von Interesse sein.

Mach, Prof. Dr. Ernst, Populär-wissenschaftliche Vorlesungen. 3. vermehrte und durchgesehene Aufl. XII, 403 Seiten mit 60 Abbildungen. 1903. M. 6.—, geb. M. 6.80.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift: Die geistreichen Vorträge des trefflichen Gelehrten gehören zu dem Gediegensten, was die Literatur in diesem Genre besitzt. Sie stehen auf derselben Stufe, wie etwa Helmholtz' Vorträge.

Mach, Prof. Dr. Ernst, Erkenntnis und Irrtum. Skizzen zur Psychologie der Forschung. 2. Aufl. VIII, 461 Seiten mit 35 Abbildungen. 1906. M. 10.—, geb. M. 11.—.

Der Verfasser macht den Versuch, die Psychologie der Forschung auf autochthone Gedanken der Naturwissenschaft zurückzuführen. Er hofft, hiermit jüngeren Fachgenossen, insbesondere Physikern, Anregung zu weiteren Gedanken zu bringen und dieselben zugleich auf von ihnen wenig kultivierte Nachbargebiete hinzuweisen, deren Beachtung doch jedem Forscher über das eigene Denken reiche Aufklärung bietet. Das Buch zeigt alle Vorzüge der Machschen Schreibart.

Sommer, Prof. Dr., Kriminalpsychologie und strafrechtliche Psychopathologie auf naturwissenschaftlicher Grundlage. XII, 388 Seiten mit 18 Abbildungen. 1904. M. 10.—, geb. M. 11.50.

Schultz, Prof. Dr. Paul, Gehirn und Seele. Vorlesungen, gehalten an der Kgl. Universität zu Berlin (1899—1904). Herausgegeben von Dr. Hermann Beyer. VIII, 189 Seiten. 1906. M. 5.60, geb. M. 6.60.

Als Anhänger der Deszendenztheorie, „bält der Verfasser es für unzweifelhaft, daß, wenn auch die Übergangsformen noch niebt gefunden sind und vielleicht auch nie gefunden werden, der Mensch doch nur das höchstentwickelte Tier ist. Daraus ist dann eine notwendige Folgerung, daß er keine Privatseele für sich hat". Um so beachtenswerter ist das vernichtende Urteil, das Schultz über Haeckels Welträtsel fällt.

Medizinische Klinik: In klarer und formvollendeter Darstellung, deren fein geschliffener Stil an seinen Lehrer Emil du Bois-Reymond erinnert, hat der verstorbene Physiologe Paul Schultz in diesen „Vorlesungen" eine Übersicht über die Forschungen auf dem Gebiete der vergleichenden Gehirnphysiologie gegeben.

May, Dr. Walther, Ernst Haeckel. Versuch einer Chronik seines Lebens und Wirkens. VI, 288 Seiten. 1909. M. 5.60, geb. M. 6.60.

Die vorliegende Biographie ist aus Vorlesungen entstanden und legt das Hauptgewicht auf eine objektive Darstellung des Inhalts der Haeckelschen Werke und der durch sie hervorgerufenen geistigen Bewegungen. Sie soll nicht eine eingehende Charakteristik der Persönlichkeit Haeckels bieten, sondern nur eine Sammlung von Tatsachenmaterial sein, um dem Leser zu ermöglichen, sich selbst ein Urteil über den Mann zu bilden, dessen Charakterbild wie das keines anderen Gelebrten unserer Zeit, von der Parteien Gunst und Haß entstellt, in der Geschichte schwankt.

Kraepelin, Prof. Dr. Emil, Psychiatrie. Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte.

I. Band: **Allgemeine Psychiatrie.** 8. Aufl. XVI, 676 Seiten mit 38 Abbildungen. 1909. M. 18.50, geb. M. 20.—.

II. Band: **Klinische Psychiatrie.** 7. Aufl. XIV, 892 Seiten. Mit 53 Abbildungen und 13 Tafeln. 1904. M. 23.—, geb. M. 24.50.

Das Werk wird von einem großen Teil der Faebpresse für das beste deutsche Lehrbuch der Psychiatrie angesehen.

This book is to be returned on or before
the last date stamped below.

DCB 2598

Charles Myers Library
North East London Polytechnic
Livingstone House
Livingstone Road
London E15 2LJ
01 534 7825