

- Fig. 7. Vergr. 300:1. Drüsenanlage eines 24/16,2 cm Fötus. Von der Kapsel (*kaps*) aus schieben sich schmale Bindegewebsstreifen (*str*) in das Parenchym (*par*) hinein. Grosse, blut-angefüllte, vorkapillare Arterien und Kapillaren (*bl*).
- Fig. 8. Vergr. 90:1. Steissdrüse eines Neugeborenen. Das Parenchym (*par*) liegt hier in grossen Klumpen, zwischen denen dünne Bindegewebssepta (*str*) sich hineinziehen. Die Kapsel (*kaps*) ist stärker entwickelt und das Innere der Drüse von Gefässen (*bl*) reichlich durchzogen. Lobulirung.
- Fig. 9. Vergr. 350:1. Der Länge nach und theilweise auch oberflächlich geschnittener Parenchymstrang (*par*) eines Erwachsenen. Im Stranginnern ein Gefäss (*bl*). Das dem Parenchym anliegende Stromabindegewebe ist in cirkulären Zügen (*str*) geordnet. Ein Streifen glatter Muskelfasern (*m*) im Gesichtsfelde links, wo ebenfalls einige polygonale Parenchymzellen durch das aufliegende Bindegewebe hindurchschimmern.

---

(Aus dem Laboratorium für Histologie und allgem. Pathologie der Universität Pavia, dir. von Prof. Camillo Golgi.)

## Ueber den Bau des Lobus opticus der Vögel.

Von

Dr. **F. Ris** (Rheinau, Schweiz).

---

Hierzu Tafel VI und VII.

Der Lobus opticus der Vögel ist bereits von Ramon y Cajal<sup>1)</sup>, van Gehuchten<sup>2)</sup>, und Kölliker<sup>3)</sup> mittelst der

---

1) Ramon y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Journal International d'Anatomie et de Physiologie. V. VIII. p. 337—366, pl. XXIII—XXIV. 1891.

2) A. van Gehuchten, La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. La Cellule, V. VIII. fasc. 1. 43 p. 3 pl. 1892.

3) Kölliker, Handb. d. Gewebelehre. V. II. p. 413—422, Fig. 573—579. 1896.

Golgi'schen Methode untersucht worden. Die Befunde dieser Autoren sind im wesentlichen übereinstimmend und enthalten beinahe alles, was auch wir durch dieselbe Methode an dem complicirten Organ aufdecken konnten. Einzelne nicht unwichtige Thatsachen haben wir indessen noch dazu gefunden; um diese in richtigem Zusammenhange wiederzugeben, erschien es uns nöthig, auch das von den genannten Autoren bereits Veröffentlichte nach unsern Präparaten nochmals zu besprechen und abzubilden, zumal wir in der Lage sind, einzelne der bereits bekannten Thatsachen durch etwas charakteristischere Abbildungen, als die vorhandenen, illustriren zu können.

Die Arbeit wurde im Jahre 1897 im Laboratorium des Herrn Prof. Camillo Golgi in Pavia ausgeführt, und ich bin sowohl dem Leiter des Institutes, wie seinem Assistenten Dr. Emilio Veratti, für mannigfache Anleitung und Hülfe zu vielem Dank verpflichtet.

Als Material dienten zunächst die Gehirne vor Kurzem ausgeschlüpfter, oder auch schon etwas befiederter, aber noch blinder Singvögel (Spiegelmeisen, Amseln etc.), die von jungen Lieferanten gerade für andere Zwecke ins Laboratorium gebracht wurden; es war dies ganz vorzüglich geeignetes Material, von dem tadellose Präparate mit grosser Sicherheit zu erhalten waren; allein es ging nicht an, von unserer Seite die gesetzwidrige Nesträuberei zu unterstützen, und so wurden die Untersuchungen an Hühnerembryonen fortgesetzt, die ein Brütöfen den Sommer und Herbst hindurch in reichlicher Menge lieferte. Dieselben wurden vom 14.—18. Tage untersucht und erwiesen sich während dieser ganzen Zeit sehr brauchbar. An den jüngeren wurden durchschnittlich bei gleicher Behandlung etwas andere Zellgruppen imprägnirt als an den ältern, so dass sich die Theilung des Materials nach der verschiedenen Zahl der Bebrütungstage als vortheilhaft erwies. Ausgeschlüpfte junge Hühnchen besitzen als selbständig bewegliche, sehende Thiere schon so weit in der Entwicklung vorgeschrittene Lobi optici, dass sich diese, des reichlichen Myelingehtes wegen, nicht mehr besonders für die schnelle Golgi'sche Methode eignen; immerhin ergaben uns einzelne von solchen vorgeschrittenen Gehirnen hergestellte Präparate willkommene Controlobjecte. — Das Organ ist beim Hühnchen etwas anders als bei den Singvögeln, offenbar auf einer

etwas niedrigeren Stufe der Entwicklung stehen geblieben; auf die Differenzen werden wir zurückzukommen haben.

Die Technik war die schnelle Golgi'sche Methode in ihrer klassischen Form: Chromosmiumgemisch (3% Kaliumbichromat 4 Th., 1% Osmiumsäure 1 Th.) für 1—5 Tage, 1% Silbernitratlösung bis zur weiteren Verarbeitung der Stücke. Die doppelte Imprägnirung wurde nur für die myelinisirten Stücke der ausgeschlüpften Hühnchen angewendet, sonst nur die einfache, die sehr sichere Resultate ergab; die besten Erfolge erzielten wir nach 3 Tagen Chromosmiumbehandlung; für einzelne Dinge war aber frühzeitiger Transport in die Silberlösung nothwendig, schon nach 48 oder gar nach 24 Stunden. Daneben lief eine Untersuchung des Organs an Sublimat- und Chrompräparaten mit Kernfärbungen und Weigert-Pal'scher Färbung; wir werden diese Dinge nur kurz berühren, da wir sie nicht weiter fördern konnten, als zur Controle der Befunde an den Golgi'schen Präparaten nöthig war. Eine eingehende Darstellung des Faserverlaufs im Mittelhirn der Vögel ist eine Aufgabe für sich, und zwar weder eine kleine noch eine leichte. Wir müssen unsere eingehende Beschreibung auf die Dach- oder Rindenregion des Lobus beschränken, da nur hier die Untersuchung zu einem gewissen Abschluss gelangt ist.

Es wurde auch nicht versäumt, die Region der Endigung des Sehnerven an Tritonen-, Frosch-, Eidechsen- und Säugethier-Gehirnen nebenher zu untersuchen. Frosch- und Eidechsengehirn zeigen sehr hoch differenzirte Lobi optici, ohne indessen die Complication des Organs der Vögel zu erreichen; das Tritonengehirn verdient besonderes Interesse wegen seiner primitiven Form, von der wohl einst Erklärungsversuche der ganzen Struktur werden ausgehen müssen. Bei Säugerembryonen haben wir wenig erreicht, nicht annähernd was Ramon y Cajal<sup>1)</sup>, und jedenfalls nichts, was irgendwie suggestiv gewesen wäre.

Das Dach oder die Rinde der Lobi optici der Vögel erreicht eine Complication des Aufbaues, welcher nur etwa die der Retina oder der Kleinhirnrinde an die Seite gestellt werden können. Die Schichtung der Elemente ist in dem Organ eine

---

1) Ramon y Cajal, Beitr. z. Stud. der Med. obl. etc. Deutsch von J. Bresler, Leipzig. 1896 (p. 26 ff., p. 102 ff.).

sehr ausgesprochene; indessen halten wir die Eintheilung in 15 Schichten nach Ramón für eine unglückliche; sie ist (l. c. Fig. 1) nach dem Organ des Sperlings gemacht und ein Specialfall, der sich durchaus nicht ohne Weiteres auf andere Arten übertragen lässt, z. B. dem wesentlich einfacher gebauten Organ des Hühnchens nicht passt. Auch van Gehuchten's Eintheilung in nur 3 Schichten (*couche des fibres rétinienes*, *couche des cellules optiques*, *couche des fibres optiques centrales*) nehmen wir nicht auf, da sie der wirklich vorhandenen Complication nicht gerecht wird. Kölliker theilt nach Weigert'schen Präparaten vom ausgebildeten Gehirn des Huhns in 6 Schichten; wir nehmen diese Eintheilung an, da sie auch auf Präparate von Embryonen mit Zellfärbung übertragbar und somit zur topographischen Ordnung der Befunde an Golgi'schen Präparaten zu verwenden ist. Nur die zweite Schicht Kölliker's müssen wir in eine Anzahl von Unterabtheilungen bringen; wir thun dies ohne eine neue Nummerirung der Schichten zu schaffen, um möglichst wenig von Kölliker abzuweichen.

Taf. VI, Fig. 1 stellt einen Querschnitt des optischen Daches vom 16tägigen Hühnerembryo dar, mit Sublimat fixirt und mit Safranin gefärbt. Das Präparat zeigt gegenüber mit der Golgi'schen Methode behandelten gleichartigen Stücken eine nicht unbedeutende Contraction, lässt sich aber gleichwohl gut mit jenen vergleichen. Es sei hier gleich bemerkt, dass Schnitte in der Richtung auf die längste Axe des Lobus fast identische Bilder des Daches (natürlich nicht der Ganglien) ergeben, wie solche in darauf senkrechter Richtung. Wir haben unsere Schnitte stets nach den Axen des Lobus opticus orientirt und nicht nach denen des ganzen Gehirns, um möglichst wenig Abgang an tangential fallenden sehr wenig instructiven Schnitten zu haben und dann besonders, weil die Lage des Organs wechselt, z. B. beim Hühnerembryo, wo es frei liegt, eine ganz andere ist, als bei den jungen Singvögeln, wo es durch die mächtig entwickelten Hemisphären bedeckt und niedergedrückt wird; nach den Hirnaxen orientirte Schnitte hätten also bei verschiedenen Species ganz verschiedene Lage.

Fig. 1 soll unsere Uebertragung der Kölliker'schen Schichten auf das embryonale Organ mit Zellfärbung illustriren und damit als Orientirungstafel für die Analyse der Chromsilberpräparate dienen.

1. Die Opticusfaserschicht.

2. und 3. Die „graue Lage“ Kölliker's.

2. Diese Schicht enthält verstreut kleine unregelmässig polygonale oder spindelförmige Nervenzellen, ist aber ihrer Hauptmasse nach eine „moleculäre“ Schicht. An ihrer Grenze gegen 3 indessen sammeln sich die Zellen zu einer ungemein dichten, etwa 2—3 Zellen breiten Lage kleiner, regelmässig spindelförmiger Elemente, zwischen welchen sich grössere und unregelmässigere Zellen nur verstreut finden. Diese Grenzregion, welche ihre besondere Bedeutung hat, wollen wir als Schicht 2a bezeichnen.

Schon beim Hühnchen zeigt sich, an verschiedenen Stellen des gleichen Präparats verschieden deutlich, die Tendenz zu einer weitergehenden Schichtung innerhalb der Lage 2, in dem Sinne, dass die zerstreuten Zellen sich nach der Oberfläche zu verdichten, die Mitte der Schicht ziemlich frei lassen und in geringer Distanz von 2a sich nochmals zu einer Zellschicht anordnen. Diese beim Hühnchen noch ziemlich verwischte Anordnung prägt sich bei den Singvögeln, z. B. der Spiegelmeise mit grosser Schärfe aus, so dass sich hier die Lage 2 in folgender Modification darstellt:  $\alpha$ ) eine 3—4-fache Zellenlage,  $\beta$ ) eine fast zellenfreie, den grösseren Theil von 2 umfassende Moleculärlage,  $\gamma$ ) eine regelmässige, einfache Zellenlage,  $\delta$ ) eine schmale Moleculärlage, darauf die Schicht 2a. Wir konnten uns nicht überzeugen, dass dieser complicirteren Schichtung eine besondere Bedeutung der so angeordneten Elemente entspreche, nur die schmale Moleculärlage 2 $\delta$  beansprucht später unser besonderes Interesse.

3. Die Schicht 3 enthält als Hauptmasse zweierlei Elemente: 1. ziemlich grosse, spindelförmige, mit der Längsaxe in radialer Richtung orientirte Zellen und 2. in mindestens ebenso grosser Zahl kleine Elemente von gleicher Form und Orientirung. Zwischen diesen Hauptformen eingestreut finden sich in geringerer Zahl unregelmässige, nicht radial orientirte Elemente, die in der Form und Grösse theils an die kleinen Zellen von Schicht 2, theils auch an die grossen von Schicht 4 erinnern. — Die Zellen stehen hier sehr dicht und die spindelförmigen sind so vertheilt, dass näher der Oberfläche die kleinen, tiefer die grossen etwas vorwiegen. Unmittelbar unter 2a liegt eine Zone, die nur spärliche Zellen enthält; sie ist beim Hühnchen ganz undeutlich be-

grenzt, wird aber bei den Singvögeln fast zellenfrei, schärfer begrenzt und damit zu einer deutlichen Molecularzone.

4. Die „gitterförmige, markhaltige Schicht“ von Kölliker. Sie ist in dem abgebildeten Stadium noch marklos (übrigens wäre das Myelin auch durch die Sublimatfixirung nicht erhalten geblieben). Sie ist der Sitz ziemlich weitläufig gestellter, grosser, unregelmässig polyedrischer Ganglienzellen; deren reichliches Protoplasma zeigt deutliche Schollen chromophiler Substanz. Dazwischen finden sich zerstreut kleine Zellen, die wahrscheinlich zum Theil der Neuroglia angehören.

5. Die „Lage der cerebralen Sehfasern“ von Kölliker ist beim Embryo noch eine dünne Schicht und von 4 undeutlich abgegrenzt. Dagegen wird sie scharf begrenzt und ungefähr ebenso breit wie die Schicht 4 mit der Myelinisirung der Fasern beim heranwachsenden Thier.

#### 6. Die Ependymschicht.

Wenn wir in Betracht ziehen, dass Schicht 1 die zuleitenden, 5 die ableitenden Fasern und 6 die Hauptelemente des Stützgewebes enthält, so bleibt für die eigentlichen Träger der Funktion des Organs die nicht mehr sehr complicirte Eintheilung in die Schichten 2, 2a, 3 und 4 übrig, eine Eintheilung, die sich am Studium der Chromsilberpräparate durchaus bewährt. Es ist dabei zu bemerken, dass sich eine weitere Theilung für das Hühnchen nur gezwungen, für die Singvögel (Spiegelmeise) dagegen ohne Schwierigkeit machen liesse.

Die Auflösung dieser leicht zu constatirenden Schichten in ihre Elemente war nun das Ziel unserer Untersuchung vermittelt der Chromsilbermethode.

1. Opticusfaserschicht: Ueber diese ist wenig zu sagen. Collateralen haben wir an ihren Fasern im Bereiche des optischen Daches nicht gefunden, dagegen wird auf echte Collateralen, die aus tiefern Regionen des Tractus abgehen, zurückzukommen sein. An der Abstammung dieser Fasern, oder doch ihrer grossen Mehrzahl aus den Elementen der Ganglienzellschicht der Retina haben wir nicht den mindesten Grund zu zweifeln; sie wird von allen neueren Autoren angenommen.

2. Das für die Schicht 2 am meisten charakteristische Element sind die Verzweigungen eben dieser Opticusfasern, „die freien Endigungen der Sehnervenfasern“, wie sie

im Sinne der Contacttheorie von den Autoren (Cajal, van Gehuchten, Kölliker) genannt werden. Wir lassen die Frage nach der „freien Endigung“ offen, um am Schluss noch mit einigen Worten darauf zurück zu kommen. — Diese Bildungen sind leicht in grosser Menge in den Präparaten zur Anschauung zu bringen, besonders bei nur kurz dauernder Einwirkung des Chromosmiumgemisches. Ihrer Beschreibung durch Cajal, van Gehuchten, Kölliker haben wir kaum etwas beizufügen; die schönste Abbildung davon gibt Kölliker (l. c. pag. 416, Fig. 575). Die Verzweigung der Opticusfaser in viele feine, gewundene Aestchen in fast lauter wenig spitzen, dem rechten sich nähernden Winkeln, so dass jede einzelne Faser in einen dichten Strauss aufgeht, ist charakteristisch für diese Gebilde; dagegen finden wir, dass der Annahme „knopfförmiger, oder hakenförmig umgebogener freier Enden“ grosse Vorsicht entgegenzubringen ist; einen derartigen Anblick haben wir an vielen und zwar zum Theil an den besten unserer Präparate vermisst, wo die Aestchen einfach aufhörten, wie jede feine Faser, ohne dass man den Beweis hätte, dass hier wirklich die Faser und nicht nur die Imprägnation zu Ende ist. — Beim Hühnchen fanden wir nur eine sehr unordentliche, eben angedeutete Schichtung dieser Bäumchen in dem Sinne, dass zu äusserst flachgedrückte, mehr tangential ausgebreitete, in der Mitte und Hauptmasse kugelige, in einer tiefsten Schicht wiederum tangential flachgedrückte Büsche liegen. Am besten liessen sich noch diese letzteren absondern, als eine schmale Zone unmittelbar über der Schicht 2a die Molecularlage 2δ einnehmend. Weit deutlicher ist eine derartige, in gleichem Sinne angeordnete Schichtung bei der Spiegelmeise (Taf. VI, Fig. 3). Die tiefen, tangential ausgebreiteten Büsche kommen auch hier in die schmale Molecularlage 2δ zwischen den beiden Zellschichten 2γ und 2a zu liegen.

Bei einigermaassen vollständiger Imprägnation der Opticusfasern ist die ganze Schicht 2 ein unentwirrbar dichter Plexus feinsten Fasern, erscheint aber auch dann nach der Tiefe zu, im Niveau der Zellschicht 2a scharf abgeschnitten. Wir suchten vielfach nach Fortsetzung der Opticusfasern in tiefere Schichten, konnten aber nichts unzweideutig in diesem Sinne aufzufassendes nachweisen. Doch möchten wir daraus nicht folgern, dass eine solche Fortsetzung nicht möglich sei; das schichtweise Vordringen

der Silberimpragnation lässt sich oft beobachten; so kommt es nicht selten vor, dass die in der Molecularlage 2b liegende Verzweigung später zu besprechender Elemente der Schicht 3 allein, ausser Zusammenhang mit den zugehörigen Zellkörpern, ganz dicht imprägnirt ist.

Die Zellen der Schicht 2, beim Hühnchen, wie gesagt, nur andeutungsweise in zwei Schichten geordnet und sonst durch die ganze Breite von 2 verstreut, bei den Singvögeln mit ausgesprochener Anordnung in zwei besondere Schichten, sind sehr wahrscheinlich alles Zellen vom zweiten Typus von Golgi, d. h. solche, deren Axenfortsatz in der Nähe der Zelle, jedenfalls aber innerhalb des Organs sich gänzlich auffasert. Wir haben solche Elemente in Taf. VI, Fig. 2 u. VI, Fig. 3<sup>2</sup> u. 3<sup>3</sup> dargestellt. Es finden sich im Wesentlichen zwei Typen: 1. tangential gelagerte, spindelförmige Elemente, die sehr an die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde erinnern; ihr Axenfortsatz, meist von einem Protoplasmafortsatz in einiger Entfernung vom Zellkörper entspringend, nimmt meist wenigstens zu Anfang ebenfalls tangentialen Verlauf (Taf. VI, Fig. 3<sup>3</sup>). Die Protoplasmafortsätze durchlaufen oft sehr lange Strecken in fast gerader Richtung; 2. ungefähr kugelige oder stumpf polyedrische Zellen mit zahlreichen, gewundenen, vielfach verzweigten und dornenbesetzten Protoplasmafortsätzen, die in sphärischer Anordnung um den Zellkörper nach allen Richtungen streben; ihre Axenfortsätze geben zahlreiche Aeste innerhalb der Schicht 2 ab und streben oft mit einem Hauptast nach der Tiefe in die Schicht 3; über den Plexus von 3 hinaus haben wir sie aber nicht verfolgen können (Taf. VI, Fig. 3<sup>2</sup>). Zwischenformen zwischen diesen beiden Haupttypen, den tangential spindelförmigen und den sphärischen Zellen, sind häufig (Taf. VI, Fig. 2). Alle diese Elemente erfüllen mit ihren Axenfortsätzen und deren Collateralen die Schicht 2 mit einem dichten Plexus, der natürlich bei einigermaassen vollständiger Imprägnation aus dem der Opticusfasern selbst gar nicht zu entwirren ist. Was alles noch aus tiefern Schichten in die Schicht 2 eintritt, darauf kommen wir später.

Die Zellschicht 2a ist offenbar ein hervorragend wichtiger Theil des Organs; wir fanden sie bei allen untersuchten Species in annähernd gleicher Weise differenzirt. In ausgezeich-



neter Weise imprägnirt erhielten wir sie besonders bei Hühnerembryonen vom 14.—15. Tage, und zwar bei kurzer Einwirkung der Chromosmiummischung (24—48 Stunden) und fast ausschliesslich an Stücken, die nicht mehr von den Meningen bedeckt waren; an anderen Präparaten erschienen zwar oft einzelne Zellindividuen dieser Schicht (wie sie z. B. van Gehuchten abbildet), aber nicht eine reichliche und zusammenhängende Imprägnation ihrer Elemente. Die früheren Arbeiten über den Lobus opticus geben keine genügende Einsicht in die Zusammensetzung dieser sehr auffallenden Zellschicht, wie sie überhaupt über die Zellen 2. Typus des Organs sich nur sehr wenig eingehend äussern.

Alle kleinen Zellen dieser Schicht gehören zum 2. Typus von Golgi; und zwar sind diese kleinen Zellen die überaus grosse Mehrzahl; auf die spärlichen grösseren Zellen kommen wir zurück. Taf. VI, Fig. 2 stellt ein Stück eines solchen Präparates dar; die Zeichnung ist, soweit sie die Schicht 2a angeht, nicht combinirt, sondern die möglichst getreue Wiedergabe einer einzigen Stelle des Objects; nur in den oberflächlichen Theilen der Schicht 2 wurden, um die durch Niederschläge bedingten Lücken im Bilde zu decken, aus andern Gegenden desselben Objects entnommene Zellen der Schicht 2 eingezeichnet.

Die Zellkörper sind klein, spindelförmig. Der nach der Oberfläche gerichtete Pol entsendet regelmässig einen Protoplasmafortsatz in radialer Richtung nach der Oberfläche zu; dieser trägt reichliche kurze Seitenzweige, theilt sich auch gelegentlich bald nach dem Abgang vom Zellkörper in zwei Hauptäste; an günstigen Stellen (d. h. wo die an den meisten gelungenen Präparaten der Schicht 2a störenden oberflächlichen Niederschläge fehlen) kann man beobachten, wie die Enden dieser Fortsätze bis hart unter die Opticusfaserschicht reichen und sich da noch eine kurze Strecke tangential umbiegen. Der Axenfortsatz entspringt fast ausnahmslos vom tiefen Pol der Zelle, verläuft eine kurze Strecke radial nach der Tiefe und löst sich dann sofort in zahlreiche feine Aestchen auf. Die Gesammtheit dieser Fortsätze mit ihren Verzweigungen bildet eine der Zellschicht 2a parallel folgende Zone eines äusserst dichten und feinen Nervenfaserverplexus. Die Zone grösster Dichte dieses Plexus er-

reicht etwa das erste äussere Drittel der Schicht 3<sup>1)</sup>; dann vermindert sich seine Dichte allmählich, und nur einzelne Fasern lassen sich durch die ganze Tiefe der Schicht 3 verfolgen. Aber ebensowenig, wie nach innen, hat dieser Plexus nach aussen eine scharfe Grenze; unzählige Fasern streben aus ihm rückläufig in die Schicht 2, wo sie mit dem wohl physiologisch gleichwerthigen Nervenengeflecht der eigenen Zellen dieser Schicht, sowie den Verzweigungen der Opticusfasern sich unentwirrbar vermischen. Es ist noch zu bemerken (siehe Taf. VI, Fig. 2), dass einzelne Zellindividuen gleicher Art auch ausser dem Verbande der Schicht 2 a bis ziemlich tief in die Schicht 3 hinein sich finden.

Es steht also fest, dass eine mehrfache Lage ganz dicht gestellter Zellen vom zweiten Typus von Golgi den Hauptbestandtheil der Schicht 2 a ausmacht, welche Schicht sich in gleichmässiger Weise durch das ganze optische Dach ausbreitet.

Die grösseren Zellen von 2 a scheinen nach ihrer Bedeutung schon den grösseren Elementen der Schicht 3 nahezustehen; es gelingt wenigstens in vielen Fällen, ihren Axenfortsatz in eine centralwärts verlaufende Faser zu verfolgen. Taf. VI, Fig. 2 stellt einige dieser Elemente dar, unregelmässig polyedrische Formen mit nach verschiedenen Richtungen, weder streng radial noch ausgesprochen tangential, auseinander strebenden Protoplasmafortsätzen; der starke Axenfortsatz strebt radial der Tiefe zu, nachdem er in Form von Collateralen auch seinen Antheil an den Plexus der kleinen Zellen von 2 a abgegeben hat. Einen anderen Typus dieser Elemente stellt Taf. VI, Fig. 3<sup>5</sup> dar (von der Spiegelmeise, ganz ähnliche Zellen finden sich aber auch beim Hühnchen). Der Zellkörper ist spindelförmig, radial orientirt; ein starker Spitzenfortsatz verläuft, gegen das Ende vielfach verzweigt, bis hart unter die Opticusfaserschicht, oft mit tangentialer Umbiegung der Enden; in manchen Fällen gibt dieser Fortsatz nahe seinem Ursprung vom Zellkörper, und zwar innerhalb der mehrerwähnten Molecularlage 2  $\delta$ , tangentiale

---

1) Maasse geben wir absichtlich nicht, da sie ganz verschieden ausfallen, ob beim 14-, 16- oder 18tägigen Embryo gemessen, ebenso verschieden sind sie beim gleichen Object an Chromsilber- oder an Sublimatpräparaten.

Aeste ab; vom tiefen Pol der Zelle geht ein Büschel Protoplasmafortsätze ab, die, vielfach verzweigt und sehr fein, kelchförmig auseinanderstrahlen. Aus der Mitte dieses Büschels tritt der Axenfortsatz hervor, der zur centralen Faser wird; häufig gibt dieser Axenfortsatz ein Büschel rückläufiger Collateralen ab, die sich in der Region der kelchförmig ausgebreiteten Protoplasmafortsätze ganz ähnlich anordnen, wie diese selbst. Diese Elemente bilden an gewissen Präparaten (siehe auch van Gehuchten's Fig. 3) eine eigene tiefere Lage der Zellschicht 2 a; doch fanden wir darin keine Constanz, die uns berechtigte, sie der Schicht 3 zuzurechnen, wo sie eigentlich physiologisch hingehören. Die Taf. VI, Fig. 3<sup>4</sup> (von der Spiegelweise) dargestellte Zelle zeigt bei ziemlich starkem radialwärts in die Tiefe strebendem Axenfortsatz eine sehr eigenthümliche protoplasmatische Verzweigung innerhalb der Molecularschicht 2  $\delta$ ; da es sich aber dabei um eine ganz vereinzelte Beobachtung handelt, wissen wir nicht, ob eine derartige Zellform einem zahlreicher vorhandenen Typus entspricht; Cajal bildet etwas damit Vergleichbares ab (l. c. Fig. 4).

Die Schicht 3: Die Hauptmasse ihrer Elemente bilden zwei Zelltypen: 1. die grossen Spindelzellen mit nach der Tiefe, centralwärts, verlaufendem Axenfortsatz, 2. die kleinen Spindelzellen, deren Axenfortsatz nach der Oberfläche zu verläuft. Dass daneben Zellen vom 2. Typus aus 2 a bis in die Schicht 3 sich verstreuen, haben wir schon bemerkt; ebenso werden wir Zellindividuen von der Form, wie sie der Schicht 4 angehört, vereinzelt auch in 3 finden.

Die grossen Spindelzellen: Ein spindelförmiger, radiär orientirter Zellkörper sendet einen ganz feinen wellenförmig verlaufenden, mit feinsten Seitenfäserchen versehenen Protoplasmafortsatz nach der Tiefe, meist bis tief in die Schicht 4 hinein; vom Beginn dieses Fortsatzes, sowie vom Zellkörper selbst geht eine besonders grosse Menge feinsten Seitenästchen ab; der nach aussen gerichtete Pol der Zelle verlängert sich in einen sehr starken Protoplasmafortsatz, welcher, oft in zwei Hauptäste getheilt, in radialer Richtung bis unter die Opticusfaserschicht verläuft; von ihm gehen zahlreiche Seitenästchen aus, die auf seinem ganzen Verlauf vorkommen, aber in der zellarmen Zone unterhalb der Schicht 2 a besonders dicht stehen

und sich auch gegen das Ende der Fortsätze in Schicht 2 etwas häufen. Der Axenfortsatz dieser (von allen Autoren ungefähr übereinstimmend beschriebenen) Zellen nimmt mit grosser Regelmässigkeit seinen Ursprung von dem peripheren starken Protoplasmafortsatz; er biegt sogleich scharf um und verläuft als centralwärts strebende Faser nach der Schicht 5. Auf diesem Verlauf gibt er etwa in der Höhe des zugehörigen Zellkörpers und oft fast unentwirrbar mit dessen basalen Protoplasmafortsätzen verflochten, viele feine Collateralen ab, die zusammen einen Hauptantheil des dichten Nervenplexus in den tieferen Lagen von Schicht 3 bilden; in diesen Plexus geht, wie wir schon ausführten, der Plexus der Golgi'schen Zellen von 2 a allmählich über. Dies ist die Form der grossen Spindelzellen beim Hühnchen (Taf. VII, Fig. 1<sup>1</sup>).

Nach unsern Erfahrungen modifizirt sich die Gestalt dieser Zellen bei anderen Vogelarten nicht unwesentlich. Eine besonders weitgehende Modification fanden wir bei der Spiegelmeise (Taf. VI, Fig. 3<sup>6</sup>, 6a, 6b). Hier ist der Zellkörper rundlicher; der starke periphere Protoplasmafortsatz bleibt regelmässig auf eine längere Strecke ohne Seitenäste, bis er in ein äusserst dichtes, fein verzweigtes Bäumchen von ungefähr sphärischen Umrissen auseinander fährt. Diese Bäumchen nehmen mit grosser Regelmässigkeit die (wie oben erwähnt bei den kleinen Singvögeln fast zellenfreie) Lage unmittelbar unter der Schicht 2 a ein; nur wenige Zweige dieser eigenthümlichen Verästelung dringen durch 2 a bis in die Schicht 2 vor. Die Lage dieser Bäumchen entspricht übrigens ungefähr derjenigen, wo der entsprechende Zellfortsatz des Hühnchens den grössten Reichthum an Seitenästen aufweist. Der Ursprungsort des Axenfortsatzes ist fast immer, gleich wie beim Hühnchen, der Stamm dieses Bäumchens, mit sofortiger Umbiegung nach der Tiefe; auch seine Collateralen sind entsprechend. Hie und da fanden wir indessen Zellindividuen (Taf. VI, Fig. 3<sup>6a</sup>, 6b), sehr oberflächlich, oder dann sehr tief in der Schicht 3 gelegen, bei denen der Axenfortsatz vom tiefen Pol des Zellkörpers abging. Der nach der Tiefe gehende Protoplasmafortsatz der grossen Spindelzellen ist hier viel unregelmässiger als beim Hühnchen; dafür finden wir meist ein stärkeres Büschel vom Zellkörper selbst abgehender basaler Fortsätze.

Die kleinen Spindelzellen häufen sich etwas mehr in den äusseren Theilen der Schicht 3 an, während die eben beschriebenen grossen in den inneren Theilen dichter stehen. Sie dürften in ihrem Volum durchschnittlich weniger als die Hälfte der grossen erreichen; ihre Zahl ist ausserordentlich gross. Vom tiefen Pol des Zellkörpers geht wiederum ein feinsten, wellenförmig verlaufender Protoplasmafortsatz nach der Tiefe der Schicht 4, mit zahlreichen feinsten kurzen Seitenzweigen. Der Fortsatz des peripheren Pols erreicht in radialem geraden Verlauf die Opticusfaserschicht; innerhalb der Schicht 3 sind seine Seitenästchen spärlich und kurz; sobald er aber die Zellschicht 2 a passirt hat, gibt er ein dichtes Büschel tangential verlaufender Aeste ab, die gewunden und vielfach verzweigt sich ganz flachgedrückt in der mehrerwähnten Molecularlage 2  $\delta$  ausbreiten; der Stamm setzt sich nach Abgabe dieses Büschels feiner fort und oft sieht man seine Enden unter der Opticusfaserschicht tangential umgebogen. Der Axenfortsatz dieser Zellen entspringt ausnahmslos von dem peripheren Plasmafortsatz, meist eine erhebliche Strecke vom Zellkörper entfernt; er verläuft diesem Fortsatz parallel und oft sehr nahe (da er aber sehr fein ist, ist seine Erkennung als Axenfortsatz bei guten Präparaten leicht); genau in der Höhe der tangentialen Verzweigung des Plasmafortsatzes bildet auch der Axenfortsatz eine durchaus ähnliche und ebenso auf die Lage 2  $\delta$  zusammengedrückte Verzweigung; sein Stamm verläuft dann weiter peripherwärts, und in einzelnen Fällen konnten auch wir beobachten, wie er zweifellos in tangentialer Umbiegung sich der Opticusfaserschicht anschloss. Cajal schreibt die Verästelung in 2  $\delta$  den Axenfortsätzen, van Gehuchten dagegen den Protoplasmafortsätzen allein zu; es ist aber zweifellos, dass beide Elemente in ungefähr gleichem Maasse daran theilnehmen. Der Plexus in 2  $\delta$  ist ausserordentlich dicht, zumal da hier noch die plattgedrückten Verästelungen der tiefen Opticusfasern liegen; es kommt nicht zu selten vor, dass sich eine isolirte, dichte Imprägnation dieses Plexus einstellt, ohne gleichzeitige Schwärzung der zugehörigen Spindelzellen. Die Form der kleinen Spindelzellen ist ungefähr die gleiche beim Hühnchen (Taf. VII, Fig. 1<sup>2</sup>), wie bei der Spiegelmeise (Taf. VI, Fig. 3<sup>7</sup>). Doch kommen hie und da Abweichungen von diesem regelmässigen Typus vor, so Taf. VI, Fig. 3<sup>7a</sup>, wo die Verzwei-

gung in 2  $\delta$  fehlt und dafür Protoplasma- und Axenfortsatz sich in der äusseren Hälfte der Schicht 2 je in ein dichtes, fein verästeltes, sphärisches Bäumchen auflösen, welche beiden Bäumchen sich gegenseitig durchflechten.

Diese kleinen Spindelzellen werden von den Autoren als Ursprung von retinawärts verlaufenden und dort endenden Fasern beschrieben. Wie bemerkt haben auch wir zweifellos den Anschluss ihrer Axenfasern an die Opticusbündel gesehen (Taf. VI, Fig. 3<sup>7</sup>), können aber nicht unterlassen, einen kleinen Vorbehalt zu machen: einmal ist die Anzahl solcher Zellen ausserordentlich gross (so dass also auch eine sehr grosse Menge im Tractus peripherwärts verlaufender Fasern voranzusetzen wäre), und dann erscheint es uns etwas gewagt, so feinen Axenfasern so kleiner Zellen einen derartig weiten Verlauf zuzuschreiben.

Zellen vom zweiten Typus kommen in Schicht 3 ausser in ihren äusseren Theilen, wo sie gewissermaassen als versprengte Elemente der Schicht 2 a aufgefasst werden können, auch in tieferen Lagen vor. Wir beobachteten besonders eine Form (Taf. VI, Fig. 3<sup>8</sup>), bei der der Axenfortsatz vom peripheren Pol eines spindelförmigen Zellkörpers entspringt, nach mehr oder weniger langem radialen Verlauf (oft bis nahe an die Schicht 2 a) umbiegt, parallel dem ersten Theil des Verlaufs radial nach der Tiefe strebt und sich in zahlreiche Collateralen auflöst; ein basaler Protoplasmafortsatz dieser Elemente löst sich ungefähr in derselben Region ebenfalls in eine feine Verästelung auf. Die Axenfortsätze dieser Zellen, die wir meist nur in geringer Zahl imprägnirten, bauen mit den Collateralen der grossen Spindelzellen einen grossen Theil des tiefen Plexus der Schicht 3 auf; von den Axenfasern der kleinen Spindelzellen sahen wir innerhalb der Schicht 3 nur ganz ausnahmsweise eine feine Collaterale abgehen. Eine sehr wichtige Quelle für den Plexus der Schicht 3 bilden aber noch Verzweigungen von

Nervenfasern unbekannter Herkunft, welche aus der Tiefe von Schicht 5 aufstreben und in Schicht 3, etwa in der Höhe der grössten Anhäufung grosser Spindelzellen sich in höchst charakteristischer Weise verzweigen (Taf. VII, Fig. 2). Cajal gibt (l. c. pag. 355, Fig. 5) eine Beschreibung und Abbildung dieser Verzweigungen, die unseren Beobachtungen entspricht. Er nimmt mit einigen Vorbehalten an, dass es sich um Elemente

der Neuroglia handelt; bei van Gehuchten findet sich nichts über dieselben, wenn nicht Fig. 5 n und Fig. 10 n (l. c.) als ebenfalls für Glia gehaltene Fragmente derselben angesehen werden müssen; Kölliker erwähnt diese Dinge nicht. Wir müssen diese Gebilde für Nervenfasern halten und glauben, durch unsere Abbildung und Beschreibung diese Anschauung genügend zu stützen. Wie Cajal erhielten wir sie am leichtesten bei Hühnerembryonen vom 16.—18. Tage, vermissten sie aber auch nicht bei den Singvögeln.

Eine aus der Tiefe kommende sehr dicke Faser biegt sich etwa in der Höhe der grossen Spindelzellen von Schicht 3 hakenförmig, oft schraubenförmig um. Von dieser Umbiegungsstelle streben zahlreiche feine Fasern radialwärts nach der Oberfläche, die einzelnen Fasern in fast parallelem Verlauf ein dichtes Büschel bildend; die sichtbaren Enden dieser Fasern reichen meist bis etwa in die Mitte der Schicht 2, nicht selten aber auch bis hart unter die Opticusfaserschicht. Sie verzweigen sich dabei vielfach in ganz spitzen Winkeln, so dass das Bündel immer eng beisammen bleibt; kurze, mehr stumpfwinklig abgehende Seitenästchen, welche das ganze Bild noch mehr compliciren, sind auf dem in Taf. VII, Fig. 2 abgebildeten Entwicklungsstadium noch spärlich imprägnirt. Von der Umbiegungsstelle der starken Faser gehen aber ausser dem radialen Büschel noch eine Anzahl feinsten kurzer Fäserchen aus, die um diese Stelle oft einen dichten Schopf bilden und aus deren Gewirre sich längere feine Äestchen absondern, um rückläufig in die tieferen Theile der Schicht 3 zu streben, wo sie am Aufbau von deren Plexus reichen Antheil nehmen. Eine oft zu beobachtende Verdickung der Umbiegungsstelle der Fasern scheint uns ein Kunstprodukt zu sein: zwischen den zahllosen feinsten Fäserchen lagern sich da, wo sie an ihrem Ursprung noch ganz nahe beisammen liegen, Niederschläge ein; bei ganz feiner Imprägnation fehlt die Verdickung.

Diese merkwürdigen Gebilde sehen wir aus einem Bündel dicker Fasern aufsteigen, welches ungefähr in der Richtung der centralen optischen Fasern den Ventrikel umkreisend sich nach der Basis zu bis in die Gegend der Ganglien des Lobus opticus verfolgen liess. Wir können an der nervösen Natur dieses Faserbündels nicht zweifeln, schon nicht wegen seines Verlaufes und

seiner Zusammensetzung, dann aber auch deswegen nicht, weil wir einen deutlichen Anfang von Myelinisierung (bei Embryonen vom 18. Tage) an den Fasern constatirten in Form der für etwas myelinhaltige Fasern charakteristischen rothen, stellenweise in Tropfen zusammengeflossenen Chromsilberimprägnirung. Die Herkunft der einzelnen, sich so eigenthümlich verästelnden Fasern aus dem myelinisirten Bündel konnten wir in der Taf. VII, Fig. 2 dargestellten Weise nicht nur an der abgebildeten Stelle, sondern noch an manchen andern Orten ganz unzweifelhaft nachweisen. Die auf der rechten Seite der Figur abgebildete Theilung der dicken Faser in mehrere gleichwerthige Aeste in der Tiefe von Schicht 3 ist kein seltenes Vorkommniss.

Von der umgebenen Theilungsstelle ab scheinen unsere Fasern auch beim heranwachsenden Thier marklos zu bleiben. Wir sahen sie beim vor 2—3 Tagen ausgeschlüpften Hühnchen, das entsprechend seinem vorgeschrittenen Entwicklungsgrad einen ganz myelinisirten Lobus opticus hat, von diesen Theilungsstellen ab in ganz gleich charakteristischer Weise imprägnirt, wie bei den Embryonen. Nur erreichte hier die Verzweigung, hauptsächlich durch das Hinzukommen zahlreicher kurzer Seitenästen eine solche Dichtigkeit, dass nicht daran zu denken war, sie durch Zeichnung einigermaassen entsprechend wiederzugeben. An denselben Schnitten fand sich reichliche Imprägnation der Ependym-Gliafasern, welche durchaus verschiedenen Anblick bietend an diesem Präparat lauter feine Fasern waren, die unverzweigt in geradester Richtung von ihrem tiefgelegenen Zellkörper aus radial nach der Oberfläche strebten.

Wir versuchten, der Herkunft dieses merkwürdigen Faserbündels auf die Spur zu kommen, gelangten aber zu keiner befriedigenden Einsicht. Weigert'sche Präparate an Embryonen verunglückten und der Einbruch des Winters schnitt uns dann die fernere Zufuhr von geeignetem Untersuchungsmaterial vorläufig ab. Aus Weigert'schen Präparaten von erwachsenen Thieren war bei der grossen Complication der Gegend nichts beweisendes zu entwirren. Wir wissen also nicht mehr, als dass dieses Faserbündel ungefähr auf dem gleichen Wege, auf dem die centralen optischen Fasern (die Axenfasern der grossen Spindelzellen etc.) das optische Dach verlassen, in dasselbe eintritt. Wie seine Wege sich gestalten, sobald es die Region des opti-



schen Daches verlässt, darüber können wir uns nicht weiter äussern, da die Beobachtungen kein befriedigendes Resultat ergeben haben.

Auch Cajal (l. c. Fig. 4 s) und van Gehuchten (l. c. Fig. 10) erwähnen aus der weissen Substanz der Tiefe in das Dach eintretende und daselbst sich verzweigende Fasern. Es handelt sich aber dabei offenbar nicht um die eben beschriebenen; Cajal hat, wie gesagt, diese auch gesehen, aber als Glia gedeutet, und seine Fig. 4 s stellt etwas dar, was in dieser Form zu sehen uns nicht gelungen ist; die Faser von Fig. 10 van Gehuchten's beweist wenig, so kann ein Bruchstück fast jeder beliebigen nervösen Verästelung aussehen.

4. Die Schicht 4. Auf die Schicht 3, die Schicht der Spindelzellen, folgt zunächst nach der Tiefe zu eine zellenarme Zone, wo noch einzelne spärliche Spindelzellen neben ebenfalls spärlichen Individuen vom Typus der Zellen von 4 sich finden (Cajal's 12. Schicht); bald aber nimmt die Zahl der letzteren zu und ergibt das charakteristische Bild der Schicht 4, zu der wir rationeller Weise auch die zellarme Uebergangszone rechnen.

Die grossen Zellen der Schicht 4 gehören alle einem einheitlichen Typus an: Ein unregelmässig polyedrischer Zellkörper sendet nach der Tiefe zu einen ziemlich feinen Axenfortsatz, der sich, sofort nach dem Austreten aus der Schicht tangential umbiegend, den den Ventrikel umkreisenden Bündeln der centralwärts verlaufenden Fasern anschliesst; ausnahmsweise entspringt dieser Axenfortsatz statt vom Zellkörper von einem der Protoplasmafortsätze in dessen Nähe. Nach der entgegengesetzten Seite, d. h. nach der Oberfläche des Organs zu, geht von dem Zellkörper ein System enorm langer Protoplasmafortsätze aus, die in ihrer Gesamtheit einen flachen Conus umspannen, dessen Spitze der Zellkörper bildet, dessen Basis etwa in die Mitte der Schicht 2 verlegt werden muss. An radialen Schnitten erscheint natürlich nur ein Querschnitt dieser Ausbreitung (Taf. VII, Fig. 1<sup>3</sup> und besonders die schematische Darstellung Taf. VII, Fig. 3); günstig gelegene tangentielle Schnitte zeigen aber, dass derartige Fortsätze gleichmässig nach allen Radien des oberflächenwärts geneigten Conus ausstrahlen. Diese Fortsätze beginnen in nicht sehr grosser Zahl und meist in stark tangentialer Richtung am Zellkörper; jeder einzelne verzweigt sich zunächst spitzwinklig

in mehrere Hauptäste (meist noch innerhalb der Schicht 4), die die stark tangentielle Richtung beibehalten, so dass man über jeden dieser Hauptäste in fast gerader Linie zu einem vom Zellkörper in 4 sehr weit entfernten Punkt der Schicht 2 gelangen kann. Von diesen Hauptästen zweigen sich viele Nebenäste ab, die mehr und mehr der radialen Richtung in recht- und spitzwinkliger Verästelung zuneigend, schliesslich als äusserst feine, spitzwinklig verästelte Fäserchen etwa in der Mitte der Schicht 2 ihr Ende finden (Taf. VII, Fig. 1). Wir gelangen also vom Zellkörper zu einem beliebigen Punkt an der Basis des Conus, den die Zelle umspannt: zu den peripheren Punkten direkt über die Hauptäste und ihre Verlängerung, zu den centralen über die Nebenäste. Bei der enormen Ausdehnung einer einzelnen solchen Zellverästelung verflechten und bedecken sich natürlich die Gebiete der verschiedenen Zellen des gleichen Typus in unentwirrbarer Weise; man kann annehmen, dass in dem Gebiet, welches eine dieser Zellen umspannt, Theile des Gebietes von vielen Hunderten der gleichen Art enthalten sind.

Diese Verzweigung gibt Präparaten, wo die Imprägnation dieser Zellgruppe isolirt erfolgt ist, ein sehr eigenthümliches Aussehen: Die Schicht 4 enthält ausser den grossen Zellkörper ein dichtes Gewirr spitzwinklig-tangential verlaufender, in allen Richtungen sich kreuzender Fortsätze; im Verlaufe durch die Schicht 3 werden diese feiner und feiner; die radiale Richtung accentuirt sich mehr und mehr, und endlich in der innern Hälfte der Schicht 2 finden wir einen dichten Wald radial-spitzwinklig verzweigter feinsten Fäserchen. — Bemerkenswerth ist die Neigung dieser Verästelung zum geradlinigen Verlauf jeder einzelnen Faser. In der Regel finden wir auf den gröbern und mittelfeinen Zweigen in unregelmässigen Abständen feine knötchenförmige Verdickungen, in gleicher Weise, wie dies als ein bei der Chromsilberimprägnirung von feinen Nervenfasern häufig auftretendes Phänomen bekannt ist.

Wir glauben, dass unsere Figuren dem sehr eigenthümlichen Charakter dieser Verästelung besser gerecht werden, als die bisher davon bestehenden Abbildungen.

Diesem Zelltypus der Schicht 4 sind wenig zahlreiche Elemente beizurechnen, die in verschiedenen Höhen der Schicht 3 liegen, bis nahe an 2a herareichend (Taf. VI, Fig. 3<sup>a</sup>). Ent-

sprechend ihrer grösseren Nähe an der Oberfläche des Organs und ihrer geringeren Grösse ist das Gebiet, das sie mit ihren Fortsätzen umspannen, viel kleiner als bei den in 4 gelegenen Zellen; der Gesamtcharakter der Verästelung ist aber derselbe. Vom Axenfortsatz dieser in Schicht 3 versprengten Elemente sahen wir zahlreiche Collateralen ausgehen und sich am Plexus der Schicht 3 betheiligen. Dagegen gelang es uns niemals, am Axenfortsatz der in 4 gelegenen grossen Zellen Collateralen aufzufinden, womit natürlich nicht bewiesen ist, dass solche fehlen müssen. Es gelang uns ebenso wenig, einen Nervenplexus in Schicht 4 zu imprägniren; die Lücken zwischen den nicht sehr dicht stehenden grossen Zellen füllen die in dieser Lage schon zahlreich zusammenströmenden centralwärts strebenden Fasern aus, die sich später myelinisiren und so die „Gitterschicht“ Kölliker's bilden.

An den Schichten 2, 2a, 3 war bemerkenswerth die im Wesentlichen radiale Anordnung aller Elemente; tangentialer Verzweigungen, wie die der Moleculärlage 2b, gewinnen für jedes einzelne Element keinen grossen Umfang; überall ausser in 2b sind solche ausserdem recht spärlich (wie nicht nur die imprägnirten Stücke, sondern auch solche mit Zellfärbung beweisen). Im Gegensatz dazu ist der hervorstechendste Zug der Elemente von Schicht 4, das Umspannen eines in tangentialer Richtung weit ausgedehnten Gebietes durch die Verästelung jeder einzelnen Zelle.

5. Die Schicht der cerebralen Sehfasern ist, wie oben bemerkt, gegen die Schicht 4 beim Embryo noch nicht scharf abgegrenzt; sie wird es erst später mit der Myelinisirung ihrer Fasern. Ausser den cerebralen Sehfasern enthält sie noch das Bündel der von uns oben beschriebenen „Nervenfasern unbekannter Herkunft“, die sich in den Schichten 2 u. 3 verästeln. Es scheint, dass diese Fasern sich von allen in der 5. Schicht zusammenkommenden zuerst myelinisiren, ein Umstand, der dazu verhelfen sollte, ihrer Herkunft auf die Spur zu kommen.

6. Die Ependymschicht. Die Gliaelemente des optischen Daches sind bei den von uns untersuchten embryonalen Vogelgehirnen zum allergrössten Theil ächte Ependymfasern, d. h. streng radial nach der Oberfläche verlaufende Verlängerungen des Ventrikelepithels. Die starr geradlinige radiale Richtung, sowie die fein moosförmigen Fäserchen, die ihnen, wenigstens

im embryonalen Zustand, anhängen, lassen die Ependymfasern sofort erkennen; Fragmente derselben haben wir in Taf. VII, Fig. 2, den vollständigen Verlauf in der schematischen Figur auf Taf. VII, Fig. 3 abgebildet. — Auch von der dem Dache abgewendeten Seite des Ventrikels senden mindestens ein Theil der Epithelzellen ihre Ependymfaser nach der Oberfläche des Daches; so sieht man an der unteren Seite des Organs Bündel von Ependymfasern die sich nach den Ganglien des Lobus wendenden cerebralen Sehfasern im Bogen durchkreuzen und das Dach, welches sich hier allmählich auskeilt, erreichen.

Aechte Neurogliazellen, d. h. aus dem Verband des Ependyms losgelöste Elemente, fanden wir beim Hühnchen nur spärlich und die Schicht 4 nach aussen nicht überschreitend; auch diese gingen stets in eine streng radiale geradlinige Faser aus, sowohl beim Embryo, wie in dem entwickelten Organ des 2—3 Tage alten Hühnchens; Theilungen konnten wir nie, weder an diesen, noch an den ächten Ependymfasern nachweisen. Bei den Singvögeln (Spiegelmeise) sahen wir die aus dem Ependym losgelösten Gliazellen zahlreicher und höher hinauf, bis weit in die Schicht 3 hineinreichend. — Van Gehuchten hat nach unserer Ansicht vielfach unvollständig imprägnirte nervöse Elemente als Gliazellen angesprochen.

Ueber die Ganglien des Lobus opticus gehen unsere Untersuchungen nicht über die von Cajal (l. c. p. 357 ff.) publicirten Ergebnisse hinaus. Nur schien es uns, dass die aus dem Dache stammenden cerebralen Sehfasern sich nicht, wie Cajal anzunehmen scheint, in dem mittleren Ganglion der vom Ventrikel ferner gelegenen Gangliengruppe vollständig auflösen, sondern dass sie dahin wohl zahlreiche, äusserst dichte Collateralenbüschel abgeben, mindestens zum Theil aber mit ihrem Stamme auf unbekanntem Wege weiterziehen.

Es ist nicht daran zu denken, in der Kenntniss dieser Gegend wirkliche Fortschritte zu machen, d. h. weitere Aufschlüsse über den Verlauf der optischen Bahnen im Vogelgehirn zu erlangen, ohne eine sorgfältige Analyse der Basis des Mittelhirns mit allen verfügbaren Methoden, eine Aufgabe, die zur Zeit ausserhalb unseres Bereiches lag.

Als „Ganglion des optischen Daches“ beschreibt Cajal einen kleinen Kern, der an dieses Dach da angelagert

ist, wo von der Basis her der Tractus opticus sich über dasselbe auszubreiten beginnt. An Schnitten in der Richtung der langen Axe des Organs ist dieser Kern am besten zur Anschauung zu bringen. Er ist nach der Oberfläche zu begrenzt durch den Tractus; nach der Tiefe zu umkreist ihn ein Bündel starker Fasern, von denen ein Theil, den Ventrikel tangential umkreisend, in die tiefe Faserschicht des Daches sich verfolgen lässt (an Weigert- wie an Golgi-Präparaten), und deren Herkunft und Bedeutung uns unbekannt ist. Der kleine Kern richtet gegen den Tractus gewissermaassen einen Hilus, in den Fasern eintreten, welche sich sofort in langgestreckte, in den Radien des Kerns verlaufende, dichte Büschel auffasern. Diese Büschel, nach Cajal „Endigungen von Opticusfasern“, sahen wir zweifellos aus ächten Collateralen der Tractusfasern hervorgehen. Ueber die Zellen des Kerns haben wir nicht mehr ermittelt als Cajal.

Ehe noch der Tractus diese Stelle erreicht, zieht er, bald nach dem Chiasma, über zwei andere, grössere und ziemlich grosszellige Kerne hinweg, an welche seine Fasern ebenfalls ächte Collateralen abgeben. Die Zellen dieser Kerne fanden wir an der dem Tractus abgewendeten, tiefen Seite angehäuft, spindelförmig; nach dem Tractus zu gehen sie in einen starken, langen Protoplasmafortsatz aus, der sich in ein dichtes Bündel viel verschlungener, sehr dorniger Aeste auflöst; eine geringere Anzahl gleicher Aeste gehen ohne gemeinsamen Stamm nach der entgegengesetzten Seite ab. Von den Axenfortsätzen dieser Zellen konnten wir nur kurze, jedesmal nach der Tiefe zu gerichtete Anfangsstücke zu Gesicht bekommen. Auch über die Bedeutung dieser Kerne ist uns nichts Näheres bekannt.

### **Zusammenfassung unserer Resultate.**

1. Am Aufbau der Schicht 2 nehmen Theil: a) von nervösen Verzweigungen: 1. Die Verästelung der Tractusfasern, 2. die Axenfasern der in Schicht 2 liegenden Zellen, welche mindestens in ihrer grossen Mehrheit dem zweiten Typus von Golgi angehören, 3. zahlreiche rückläufige Zweige aus dem Plexus der Zellen von 2 a, 4. der periphere Theil der Verästelung der „Nervenfasern unbekannter Herkunft“ von Schicht 3, 5. Verästelungen des Axenfortsatzes der kleinen Spindelzellen von Schicht 3 (diese der Mehrzahl nach auf die schmale Lage

2  $\delta$  beschränkt); b) von protoplasmatischen Verzweigungen: 6. die Fortsätze der zahlreichen Zellen der Schicht selbst in sphärischer und tangentialer Anordnung, 7. die Fortsätze der Zellen zweiten Typus von 2 a, in radialer Anordnung in ihrer ganzen Ausdehnung, 8. die peripheren Fortsätze der Zellen ersten Typus von 2 a, radial in ihrer ganzen Ausdehnung und in tangentialer Anordnung innerhalb der Lage 2  $\delta$ , 9. die stark verzweigten Enden der peripheren Fortsätze der grossen Spindelzellen von Schicht 3, 10. die peripheren Fortsätze der kleinen Spindelzellen von Schicht 3, in ähnlicher Weise verzweigt wie die Axenfortsätze derselben Elemente, 11. die feinsten, in die Schicht bis etwas über ihre Mitte radial aufsteigenden Enden der Fortsätze der grossen Zellen von Schicht 4.

2. Die auffallende Zellschicht 2 a besteht zum weitaus grössten Theile, d. h. in ihren kleinen, spindelförmigen Elementen, aus Zellen des zweiten Typus; ihre Axenfortsätze erfüllen mit ihren dicht verflochtenen Zweigen die äussere Hälfte der Schicht 3 und geben einen starken Antheil rückläufiger Aeste an den Plexus von 2 ab.

3. Die Schicht 3 enthält: a) an nervösen Verzweigungen: 1. die bereits erwähnte Verästelung der Axenfortsätze der Zellen zweiten Typus von 2 a, 2. zahllose Collateralen der als centrale optische Fasern nach der Tiefe ziehenden Axenfortsätze von Zellen ersten Typus, nämlich den grossen Zellen von 2 a, den grossen Spindelzellen von 3 und den in 3 verstreuten Elementen von der Form der Zellen in 4, 3. Verzweigungen, wie es scheint nicht sehr zahlreicher in 3 gelegener Zellen zweiten Typus, 4. den Hauptantheil der äusserst reichen Verzweigung unserer „Nervenfasern unbekannter Herkunft“; b) an protoplasmatischen Verzweigungen: 5. die Fortsätze der grossen Spindelzellen, 6. Die Fortsätze der kleinen Spindelzellen, beide in radialer Anordnung, 7. die Hauptmasse der Fortsätze der Zellen von Schicht 4 auf ihrem Durchgang nach 2.

4. die grossen Zellen von Schicht 4 senden centralwärts einen Axenfortsatz, an dem wir Collateralen nicht nachweisen konnten; ebenso wenig konnten wir in Schicht 4 einen nervösen Plexus imprägniren. Mit ihren eigenthümlich starren, geraden Protoplasmafortsätzen umspannt jede der grossen Zellen von Schicht 4 ein tangential sehr ausgebreitetes Gebiet der oberflächlicher gelegenen Schichten.

5. Die Fasern des Tractus opticus geben, an mehreren grauen Kernen der Basis des Mittelhirns vorbeiziehend, ächte Collateralen in diese Kerne ab, die letzten in den „Kern des optischen Daches“ von Cajal.

6. Eine vielfach wiederholte Beobachtung lehrt, dass protoplasmatische und Axenverzweigungen, die derselben Zelle angehören, vielfach im selben Areal sich ausbreiten, so dass also eine bestimmte Zellkategorie das gleiche Areal mit protoplasmatischen und axialen Geflechten erfüllt.

7. Die Gliaelemente des optischen Daches der Vögel stehen (mindestens im Embryonalzustand) auf der Stufe von einfachen, unverzweigten Ependymfasern, oder von aus dem Verbanne des Epithels losgelösten Zellen, die ebenfalls in eine unverzweigte radiale Faser ausgehen.

Cajal und besonders van Gehuchten haben an ihre anatomischen Untersuchungen des Lobus opticus ausführliche physiologische Discussionen angeknüpft, um aus dessen Structur die „dynamische Polarisation“ der Nervenzellen abzuleiten, im Sinne der von diesen Autoren weiter specialisirten Kontakttheorie. Wir wollen ihnen auf diesen hypothetischen Boden nicht folgen; aus unseren Auseinandersetzungen dürfte hervorgehen, dass die Complication gerade dieses Organs eine so grosse ist, dass es gewagt erscheint, dasselbe als Prüfstein für allgemeine anatomisch-physiologische Lehrsätze zu benutzen. Wenn wir z. B. in der Schicht 2, bei möglichster Vereinfachung der Zellkategorien, nicht weniger als 11 verschiedene Verzweigungsgruppen, 5 axiale und 6 protoplasmatische im selben Gebiete sich vereinigen und decken sehen, so muss es als zur Zeit ganz hoffnungslos bezeichnet werden, im Verlauf der nervösen Erregung auf diesem Boden klar sehen zu wollen. Was die Kontakttheorie an sich, ohne die auf dieselbe aufgebaute weitere Hypothese der „dynamischen Polarisation“, betrifft, so gestehen wir, dass es für unsere Vorstellung vom Verlauf der nervösen Erregung ganz einerlei ist, ob wir Kontakte oder Continuitäten zwischen den einzelnen Elementen des Nervensystems annehmen; die Complication und gegenseitige Durchflechtung dieser Elemente zeigt sich an den Chromsilberpräparaten als eine so hochgradige, dass es uns eben weder auf dem einen, noch auf dem andern Wege gelingt, uns vorzustellen, was etwa, physikalisch gedacht, bei ihrer vitalen Thätigkeit zwischen diesen Elementen vorgehen

könnte. Die geläufigen, von den elektrischen Inductionsapparaten in ihren mannigfaltigen Formen hergenommene Vorstellungen über diese Vorgänge dürfen doch nur als eine zwar bequeme aber doch recht rohe Symbolik aufgefasst werden, der wir auf die Auffassung anatomischer Befunde nur mit grosser Vorsicht einen Einfluss gestatten können. Die stärkste Stütze der Contacttheorie scheint uns die morphologische Auffassung zu sein, welche in jeder Zelle des Körpers ein Individuum sieht und Verschmelzungen dieser Zellindividuen ohne direkten Beweis nicht anzunehmen geneigt ist.

Diesen Beweis anzutreten hat neuerdings Apáthy<sup>1)</sup> mit neuen Methoden unternommen. Seine grosse Arbeit verfehlt nicht, durch die ausserordentliche Sorgfalt und Gründlichkeit der Untersuchungen einen bedeutenden Eindruck zu machen. Bewähren sich seine Resultate, so stellt uns Apáthy nichts weniger in Aussicht, als die Bestätigung des Gerlach-Max Schultze'schen allgemeinen Nervennetzes, natürlich mit der durch die neuen Methoden gegebenen Verfeinerung der Resultate und Vertiefung der Erkenntniss. Ueber das Materielle der Apáthy'schen Studien zu urtheilen, erklären wir uns gänzlich incompetent. Dagegen müssen wir diesem Forscher durchaus beistimmen, wenn er die Forderung aufstellt, zur Entscheidung allgemeiner Fragen über den Bau des Nervensystems sei von den einfachen Typen dieses Baues bei niederen Thieren auszugehen, welcher Forderung er selbst gerecht wird, indem er seine Anschauungen an den Hirudineen entwickelt. Es ist zweifellos ganz verkehrt, von unbewiesenen physiologisch-psychologischen Lehrsätzen aus die anatomischen Befunde am Nervensystem interpretiren und modifiziren zu wollen, wie das heutzutage vielfach geschieht. Der am meisten versprechende Weg, um zu klaren anatomischen Anschauungen auch über die complicirtesten Hirntheile höherer Thiere zu kommen, ist der, zuerst an niedern Formen die allgemeinen Dinge aufzudecken (wovon wir noch ziemlich weit entfernt sind) und dann von da aus in die Geheimnisse der verwickelteren Structuren vorzudringen. Auf diesem gleichen, nach unserer Ansicht richtigen Wege, gehen natürlich auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen. Inzwischen, bis einmal die wahre Structur des nervösen Elements aufge-

1) Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. 12. Bd. 4. H. 1897.



deckt ist, behalten natürlich auch Untersuchungen, die sich mit dieser nicht befassen (wie z. B. auch die unsrige) ihren Werth; nur sollten sie sich, wie wir glauben, von Speculationen fern halten, denen ohne die Kenntniss der intimeren Structur jeder thatsächliche Boden fehlt.

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI u. VII.

Taf. VI, Fig. 1—3 und Taf. VII, Fig. 1—2 sind mit Obj. 5, Oc. 2 von Leitz (Vergr. ca. 250) und einer Camera lucida nach Abbé gezeichnet. Bei der Vervielfältigung sind die Originalien dann zur bessern Raumaussnützung in etwas verschiedenem Maassstabe verkleinert worden, so dass die Vergr. 250 auf die unten stehenden Zahlen reducirt wurde.

#### Tafel VI.

- Fig. 1. Vgr. 188. Streifen eines Querschnittes durch das optische Dach vom 16tägigen Hühnerembryo. Sublimatfixirung, Safraninfärbung, 7,5  $\mu$  dicker Paraffinschnitt. 1. Opticusfaserschicht. 2, 2a, 3, 4, 5 die im Text beschriebenen verschiedenen Schichten des Daches. 6. Ependymschicht.
- Fig. 2. Vgr. 188. Die kleinen Spindelzellen der Schicht 2a vom 14tägigen Hühnerembryo. Ein Theil der oberflächlich gelegenen Zellen der Schicht 2 ist aus andern Stellen des gleichen Präparates ergänzt.
- Fig. 3. Vgr. 150. Die Schichten 1—3 von der Spiegelmese, aus verschiedenen Stellen und Schnitten des gleichen Organs zusammengestellt. 1. Verzweigungen der Opticusfasern; 2. Zellen, zweiten Typus der Schicht 2 mit annähernd sphärischer Ausbreitung der Protoplasmafortsätze; 3. desgl. mit tangentialer Ausbreitung; 4. eigenthümliche Zelle (1. Typus?) aus der Schicht 2a; 5. Zellen ersten Typus aus der Schicht 2a; 6. grosse Spindelzellen der Schicht 3; 6a und 6b desgl. mit vom tiefen Pol entspringendem Axenfortsatz; 7. kleine Spindelzellen der Schicht 3; 7a desgl. mit Verzweigung in den oberflächlichen Theilen der Schicht 2; 8. Zellen zweiten Typus der Schicht 3; 9. in Schicht 3 gelegene Zellen vom Typus der Schicht 4.

#### Tafel VII.

- Fig. 1. Vgr. 150. Die Schichten 3 und 4 vom 16tägigen Hühnerembryo. 1. Grosse Spindelzellen; 2. kleine Spindelzellen; 3. die grossen Zellen der Schicht 4 (von 3 Stellen combinirt).
- Fig. 2. Vgr. 143. Die Nervenfasern unbekannter Herkunft der Schicht 3 vom 16tägigen Hühnerembryo. In Schicht 5 das Bündel, dem diese Fasern entstammen. Einige Ependym- und Neurogliazellen mit Fragmenten ihrer Fasern (nicht combinirt).
- Fig. 3. Vgr. 75. Halbschematische Zusammenstellung der verschiedenen Zell- und Fasertypen (Axenfortsätze roth).