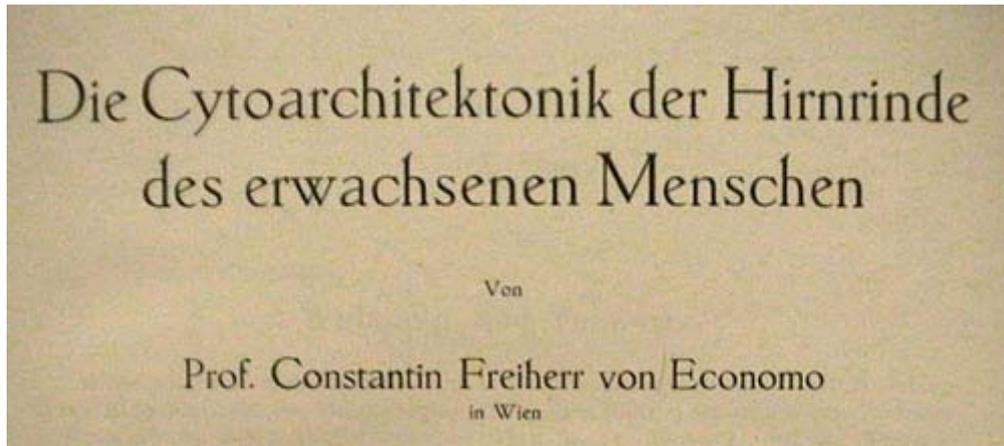




Kommentar
über die
**Forschungsergebnissen von Prof. Christfried
Jakob**
in



und

Dr. Georg N. Koskinas

em. Assistent der Psychiatrischen und Neurologischen Universitätsklinik in Athen

Bearbeitet an der Psychiatrischen Klinik

Hofrat J. Wagner v. Jauregg - Wien

Wien und Berlin

Verlag von Julius Springer

1925

mit Englischen u. Spanischen Übersetzungen

Englische Übersetzung: H. Lee Seldon (Monash Univ., Australia)

wer auch den ganzen deutschen Text mit 162 zum Teil farbigen Textabbildungen

und englischer Übersetzung (in Bearbeitung) anbietet auf seinem Website

<http://neptune.netcomp.monash.edu.au/staff/lseldon/LeePublications.html>

E-mail: Lee.Seldon@infotech.monash.edu.au

Spanische Übersetzung: Mariela Szirko (Hosp. Borda, Buenos Aires: in Bearbeitung)

E-mail: Mszirko@Sion.com

DEUTSCHER TEXT : *Electroneurobiología* 2005; **13** (1), pp. 13 - 45; URL
<http://electroneubio.secyt.gov.ar/index2.htm>

Copyright © Public. This is a research work of public access, with redistribution granted on the condition of conserving this notice in full and complete reference to its publication including URLs. - Esta es una investigación de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba).

Professoren von Economo und Koskinas machten ihre Kommentare (*Literature*, page 803), um sich auf CHR. JAKOBS *Vom Tierhirn zum Menschenhirn*, München: Lehmann, 1911, und *Das Menschenhirn* [*Eine Studie über den Aufbau und die Bedeutung seiner grauen Kerne und Rinde*], München: Lehmann [1911], zu beziehen



Christfried Jakob (1866-1956) und Constantin Freiherr von Economo (1876-1931)

Allgemeiner Teil. Allgemeine Grundlagen der Cytoarchitektonik der Großhirnrinde
1. Kapitel. Vorbemerkungen.
A. Einleitung

(Page 2)

Paarig, wie die Sinnesorgane, z. B. die Augenblasen aus dem Zwischenhirn, so entwickeln sich auch die Hemisphärenbläschen des Großhirns aus dem unpaarigen Endhirn, und man könnte die daraus sich bildende Großhirnrinde als ein Sinnesorgan auffassen, dessen Blickfeld aber nicht auf die Aussenwelt, sondern auf das innere Geschehen im Zentralnervensystem selbst gerichtet ist. Die Reize, welche dieses Organ treffen, kommen nicht unmittelbar aus der Peripherie, sondern es sind bloß Innenreize, die aus dem gesamten übrigen nervösen Organismus hierher gelangen, er gemeinsam aufgefangen und zu einem Ganzen verarbeitet werden. Die Großhirnrinde ist auch imstande, diese Reizeindrücke anzusammeln, so daß jener überschüssige Teil der Reizenergie, der nicht im einfachen Reflexbogen als direkter Effekt ich außen wieder abgeleitet wird, sich in ihr staut. Dadurch befähigt, vergangene in gegenwärtige Energie in zukünftige umzuwandeln, befreit sie den Organismus von dem brutalen primitiven Gesetz des Reflexaktes und gibt ihm die individuelle Freiheit und die Persönlichkeit ([CHR. JAKOB](#)).



Professor [Jakob](#) seziiert ein menschliches Gehirn auf dem sonnigen Gelände seines Laboratoriums Südeingang (rechte Seite des Fotos). Zu der Zeit (1906-7) entstand sein Interferenzmodell der widerhallende (Resonanz) Makro- und Mikronetzwerken, das in seiner Serie "Lokalisation der Seele und der Intelligenz" erschien..

B. Historisches

1. [CHRISTFRIED JAKOBS](#) Fundamentalschichten 20.
2. — Seine Urwindungen und Sektorentheorie 23.

[V. Economo u. Koskinas]: S. 17

Drei Namen müssen noch erwähnt werden, die, wenn sie auch nicht direkt mit der Cytoarchitektonik in Zusammenhang stehen, doch auf ihr weiteres Studium stets von Einfluß bleiben werden, nämlich CAJAL, KAES und [CHRISTFRIED JAKOB](#).

GOLGI hat uns mittels seiner Silberimprägnationsmethode der Nervenzellen seit 1880 ein einzigartiges Mittel in die Hand gegeben, die Form der Nervenzelle samt ihren Dendriten und ihrem Achsenzylinder zu erkennen, und selbst zuerst damit uns grundlegende Kenntnisse über die verschiedenen im Nervensystem vorkommenden Zellarten verschafft. Schon bald darauf hat nun CAJAL sich systematisch an die Erforschung der menschlichen und tierischen Großhirnrinde mittels der verschiedenen, auch von ihm selbst wundervoll weiterentwickelten Silbermethoden gemacht, und unsere Kenntnisse, die wir heute darüber besitzen, verdanken wir größtenteils diesem hochverdienten spanischen Gelehrten. Im Laufe der Besprechung der einzelnen Zellformen im 2. Kapitel (s. S. 44—68), ferner bei der Besprechung der einzelnen Areae und auch sonst vielerorts kommen wir noch auf die einzelnen Befunde seiner ausgedehnten Untersuchungen zurück. Die Kenntnis der gesamten Rindenarchitektonik kann uns nur gemeinsam mit der

Kenntnis des eben von CAJAL erforschten Baues der einzelnen Zellelemente und der feineren Verbindungen derselben und des Verlaufes der von ihnen abgehenden Bahnen zum richtigen Verständnis der im Cortex ablaufenden Vorgänge bringen. Mit Bedauern müssen wir dabei die Erfahrung registrieren, daß CAJALS verdienstvolle Arbeiten zum Teil ihrer Zeit vorausgeeilt waren, da er dieselben anstellte, bevor die von MEYNERT und BETZ postulierte areale Einteilung der Hirnrinde noch die nötigen gröberen Grundlagen für die feineren Untersuchungen CAJALS geschaffen hatte. So ist es heute oft schwer, die wichtigen Befunde, die in früherer Zeit mit der Silbermethode gemacht wurden, genügend zu verwerten, weil die diesen feinen Befunden entsprechen sollenden Stellen der Rinde nicht mehr ganz genau mit den "Areae" homologisiert werden können. Daher hat sich CAJAL in unermüdlicher Schaffenskraft neuerlich an die Silberimprägung der einzelnen "Areae" der Rinde herangemacht, und wir erwarten von diesen Studien die wichtigsten Aufklärungen speziell auch für eine künftige Fibrilloarchitektur.

KAES hat 1907 Studien über die normale (und pathologische) Hirnrinde mittels der Markscheidenmethode mit einem beigegebenen Atlas veröffentlicht, deren wichtigste Ergebnisse wir hier kurz zusammenfassen wollen: Die Rindendicke ist beim Neugeborenen in den ersten Lebensmonaten bedeutender als später bei Erwachsenen; vom dritten Lebensmonate nimmt sie bis zum vollendeten ersten Lebensjahre progredient rapid ab, und von hier geht die Abnahme langsam und progredient weiter bis zum Ende des 20. Lebensjahres; um das 20. Jahr beginnt sie wieder zu steigen und erreicht im 5. Lebensdezennium ihr Maximum, um dann wieder abzunehmen. Abb. 13, Kurve I, S. 21 gibt dieses Verhalten auszugsweise aus KAES' Originalbildern wieder. Die Windungskuppe, die Windungswand und das Windungstal verhalten sich hierin ziemlich gleichartig. Aber nicht alle Teile der Rinde machen diese Änderungen ganz gleichmäßig mit. KAES teilt die Hirnrinde in eine äußere Lage, die bis zum äußeren Baillargerschen Streifen reicht, also die äußeren drei Meynertschen Schichten umfasst, die sog. äußere Hauptschicht und die darunterliegende innere Hauptschicht. Nun zeigt KAES' Kurve II, Abb. 13, daß dieses wechselnde Verhalten der Gesamtrindendicke speziell auf einer Dickenschwankung der äußeren Hauptschicht beruht, die vorerst bis zum 20. Jahre abnimmt und dann bis zum 45. bedeutend wieder wächst, während die innere Hauptschicht (Kurve III, Abb. 13) eigentlich seit der Geburt progredient bis zum fünften Lebensdezennium sehr langsam zunimmt. Sollte diese Feststellung sich als Regel bewahrheiten, so kommt darin eine fundamentale Tatsache in der lebensphasisschen Entwicklung des Gehirns zum Ausdruck, deren große Bedeutung sofort jedem einleuchtet. Für die einzelnen Hirnteile behält nach KAES diese Kurve ihre Geltung in recht verschiedenem Maße. Für das Stirnhirn B. gilt sie zur Ganze; für die Sehrinde dagegen z.B. gilt sie nicht; die Entwicklungskurve zeigt hier keine großen Schwankungen, sondern eine mehr kontinuierliche Entwicklung überhaupt. In gewissen Hirnteilen verschiebt sich der Gipfel der Entwicklungskurve nach anderen Lebensaltern; und so hat scheinbar jede Hirngegend ihre eigene Kurve, betreffs welcher wir wohl auf die Originalarbeit KAES' verweisen müssen; auch hier

sind die regionalen Änderungen mehr durch das Verhalten der äußeren Hauptschicht als der inneren Hauptschicht bedingt. KAES hat auch die Anzahl der in der Hirnrinde in Millimeterbreite einstrahlenden Projektionsbündel in den verschiedenen Lebensaltern bestimmt und eine Kurve dafür gegeben, die wir in Abb. 14 auszugsweise wiedergeben und an der wir sehen, daß das Maximum um das 20. Lebensjahr erreicht wird; nun verschiebt sich sowohl die Anzahl der Projektionsbündel als auch die Jahreszahl des Maximums regional auch wieder in den einzelnen Teilen der Hirnrinde verschieden; am meisten weichen von dieser Durchschnittskurve die Rinde der vorderen Zentralwindung und die Sehrinde ab. KAES meint außerdem, die entwickeltere und faserreichere Rinde sei die schmalere; beim Erwachsenen sei meist die Rinde der linken Seite die schmalere. Wegen der besonderen Entwicklungsart und der verspäteten höchsten Entwicklung der äußeren Hauptschicht (5. Dezennium!) glaubt KAES, daß dieselbe eine besondere Rolle in der Entwicklung des individuellen und des höheren Geisteslebens spiele. Gegen die Messungen KAES' hat man mit Recht eingewendet, daß seine Zahlen — er gibt z. B. als Durchschnittsbreite der Rinde an den Windungskuppen der Konvexität 4.9 mm anstatt recte höchstens 3.5 mm! — viel zu hoch, also zum mindesten recht ungenau seien; und sicher wäre es sehr wünschenswert, nachzukontrollieren, ob bei einer Richtigstellung derselben die von KAES aufgestellten Regeln auch noch ihre Geltung behalten; denn es ist zweifellos, daß wir für diesen Fall in diesen Regeln, besonders z. B. bezüglich des Verhaltens der äußeren und inneren Hauptschicht, Sätze von fundamentaler Wichtigkeit zu erblicken hätten. NISSL hat experimentell durch die Guddensche Methode festgestellt, daß bloß die Zellen der inneren Hauptschicht in Beziehung zu den tiefen Ganglien und Projektionsbahnen stehen; und auch diese Entdeckung weist auf einen fundamentalen Unterschied zwischen äußerer und innerer Hauptschicht hin. Wie sehr diese Schichten jede für sich dann regional ein verschiedenes Verhalten aufweisen, werden wir im 4. Kapitel (s. S. 116-178) sehen.



Professor von Economo, early in his career as a scientist

CHRISTFRIED JAKOB hat nun in seinen beiden noch unvollendeten Werken "Vom Tierhirn zum Menschenhirn" und "Das Menschenhirn" ganz neue Forschungen veröffentlicht, die, obschon eben falls wie die vorgenannten nicht unmittelbar mit der Cytoarchitektonik in Zusammenhang, doch nicht ohne Einfluß auf den weiteren Ausbau derselben bleiben können. Für die beiden Schichten der äußeren und der inneren Hauptschicht, die er die beiden Fundamentalschichten der voll entwickelten Rinde nennt, konnte er durch phylogenetische Studien und durch seine Untersuchungen an Gymnophionen (*Coecilis lumbricoides*) — ein hierzu besonders geeignetes Objekt, das betreffs seines Hirnbaues zwischen Amphibien und Reptilien zu stehen scheint [**Anmerkung von seinem Labor in 2005**: einige Jahre später entdeckte Jakob einen Fehler in der Taxonomie. Die mutmaßlichen Gymnophionen waren tatsächlich Amphisbaeniden! Prof Jakob behandelte den Fehler mit Humor während seines Lebens und berichtete darüber in einigen Büchern, Artikeln und Briefen. Diese scheinen den Professoren von Economo und Koskinas zur Zeit ihres eigenen Schreibens (1924) nicht bekannt gewesen zu sein. Da die Systematik Jakobs Beobachtungen korrigiert wurde, hatte der Fehler keine neurobiologischen Konsequenzen. MS] — einen verschiedenen Ursprung für jede derselben nachweisen. Wir entnehmen seinem Buche die folgenden Erklärungen und Abbildungen. Während das Großhirn bei Amphibien bloß aus dem Riechhirn und dem Striatum besteht und die Decke des Hemisphärenbläschens, die sich darüber spannt, noch rein ependymär ist (Abb. 15), zeigt sich bei der Coecilia [*Amphisbaena*; MS], wo diese Decke schon zu einem breiteren, Nervenzellen führenden Gewebe entwickelt ist, daß die Nervenzellen dieser Formation (Archipallium), die in der höheren Stufenleiter des Tierreiches dann zur Ammonsformation wird, bloß der inneren Fundamentalschicht entsprechen und daß diese am seitlichen Ansatz des Archipallium noch mit den Zellen des Striatum c. st. in kontinuierlichem Zusammenhang bleiben (Abb. 16a, si). Von lateral her jedoch an der Stelle (f.m.), wo sich in der Fissura marginalis das eigentliche Riechhirn (Rh) absetzt, schiebt sich eine aus den Zellen dieses Riechhirns entspringende Zellreihe (se) über die Zellen des Striatum und der inneren Fundamentalschicht (si) nach außen darüber hinweg und bildet so den Ansatz zur äußeren Fundamentalschicht (se), welche dann beide zusammen die gewöhnliche Rinde, das Neopallium bilden. Bei embryologischen Studien über das Zentralnervensystem der Beutelratten fand CHR. JAKOB Bilder, welche dafür zu sprechen scheinen, daß es sich hier um ein allgemeingültiges Anlageprinzip handelt (Abb. 16b) (man vergleiche hierzu die Abb. 66 Bild VI vom dreimonatigen menschlichen Foetus). Er schließt daraus, daß die äußere (Hauptschicht) Fundamentalschicht (II. + III. Schicht MEYNERTs) ihrem Ursprung aus dem Riechhirn nach prinzipiell sensorischer, d. h. receptorischer Natur sei, während die innere Fundamentalschicht (V. + VI.), die aus dem Striatum entsteht, motorischer, effektorischer Natur sei; im späteren Leben vereinigen sich die beiden durch die IV. Schicht, deren Körnerzellen ein System von kurzen Assoziationselementen zwischen den beiden Fundamentalschichten bildet. Der

Cortex der Urrinde, das Archipallium, bleibt sich in seiner Entwicklung durch die ganze Tierreihe stets ziemlich ähnlich und bildet die Ammonsformation; aus der lateralen Anlage mit den beiden Fundamentalschichten dagegen wird das Neopallium (die eigentliche graue Rinde) durch starkes Wachstum dorsal- und medialwärts und in die Breite; aus dem Gebiete der Marginalfurche selbst wird die stets eigenartig gebaute Inselrinde (mit dem Claustrum); außerdem nimmt das "Riechhirn" an der Basis seine eigene weitere Entwicklung. Durch das starke Wachstum des Neopallium nun von außen nach innen entwickelt sich die Rinde kolossal und legt sich in Längsfalten, die Urwindungen, deren Innerste natürlich die Ammonsrinde ist, dann der Gyrus limbicus und nach außen folgen, wie noch beim Hundehirn als Urwindungen erkennbar, der Gyrus ectomarginalis, suprasylvicus, ectosylvicus und der Gyrus insulae. Durch Überquellung des Rindenrandes an der Fissura marginalis entsteht das Operculum. Neben dieser ventro-dorsalen Entwicklung findet in frontocaudaler Richtung eine fächerförmig rotierende Rindenentfaltung statt, deren Rotationspunkt im Inselgebiet liegt. Diese Entwicklung bedingt (neben der obenerwähnten Segmentierung in Uryri) einen sektorenförmigen Bauplan in der Längsachse, der bei dem Cortexbau der Lissencephalen noch deutlich zutage tritt. Abb. 17 zeigt dies deutlich (sie ist [CHR. JAKOB](#) entnommen). Durch die Fortentwicklung und fächerförmige Entfaltung in diesem rotierenden Sinne nach hinten entsteht dann der Occipitallappen und durch Rückdrehung dieses hinteren Endes nach unten und wieder nach vorn der Temporallappen, und so kommt das Sektorenbild der Primaten, das Abb. 18 nach [JAKOB](#) wiedergibt, zustande. Jeder dieser Sektoren hat seine physiologische Eigenart und eigene anatomische Verbindungen. Ein Blick auf die Abb. 18 und auf unsere areale Hirnkarte (Abb. 19 und 20, die wir hier zum Vergleiche in verkleinertem Maßstab wiedergeben) zeigt eine gewisse frappierende Ähnlichkeit beider. Ebenso ein Vergleich der Abb. 17 mit der arealen Hirnkarte der Lissencephalen Abb. 104 (S. 243). Ob nun diese betreffs der Fundamentalschichten sowohl als auch der Sektorenentwicklung neuartigen und grundlegenden Gedanken [CHR. JAKOBs](#) sich weiterhin als richtig erweisen werden, wird die Zukunft zeigen; wir haben sie hier ausführlich erwähnt, weil diese Auffassung der Hauptschichten zu unseren architektonischen Studien jedenfalls in enger Beziehung steht und weil es ferner möglich ist, daß die Ähnlichkeit der sektorenförmigen Entwicklung und der Grenzlinien der Areae, die auf diesen Abbildungen sich zeigen, auf mehr als einer bloßen Äusserlichkeit beruht.

[*Nächste S., oben*] Abb. 15. Querschnitt durch das Amphibiengroßhirn (nach [CHR. JAKOB](#)). Es zeigt sich bloß das Corpus striatum C.str. gut entwickelt, während die Hemisphärendecke (Pallium) nur als dünnes ependymäres Häutchen den Ventrikel vl dorsal abschließt mep.

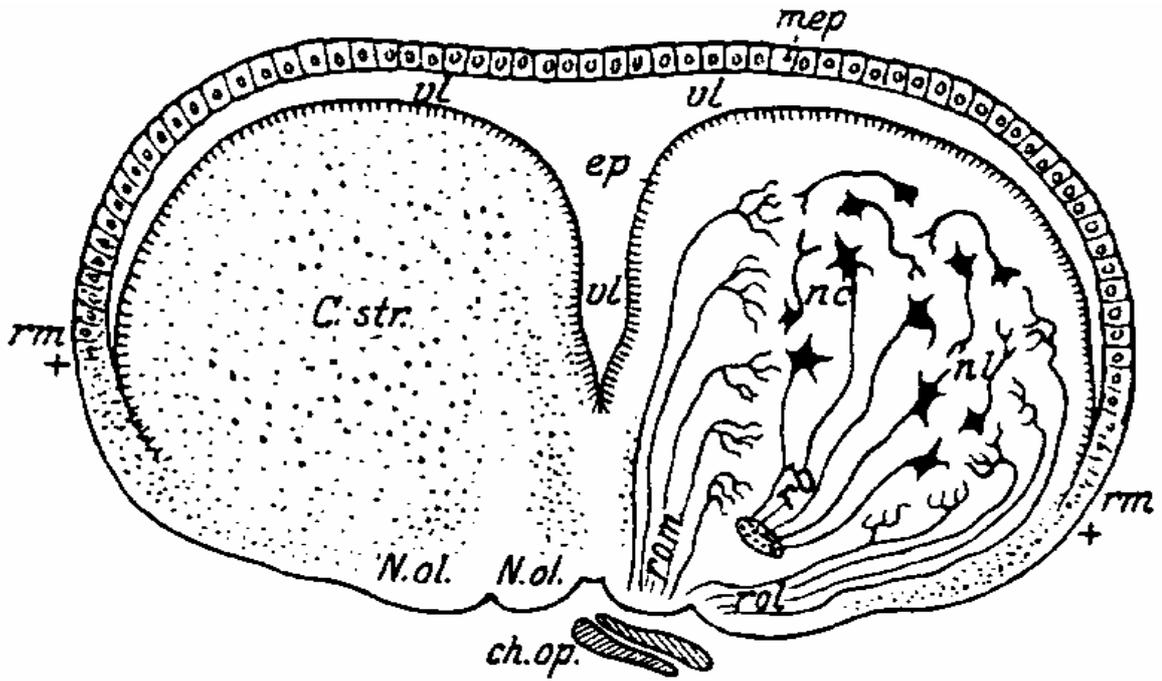


Abb. 15. Querschnitt durch das Amphibiengroßhirn (nach CHR. JAKOB). Es zeigt sich bloß das Corpus

Historisches. 23

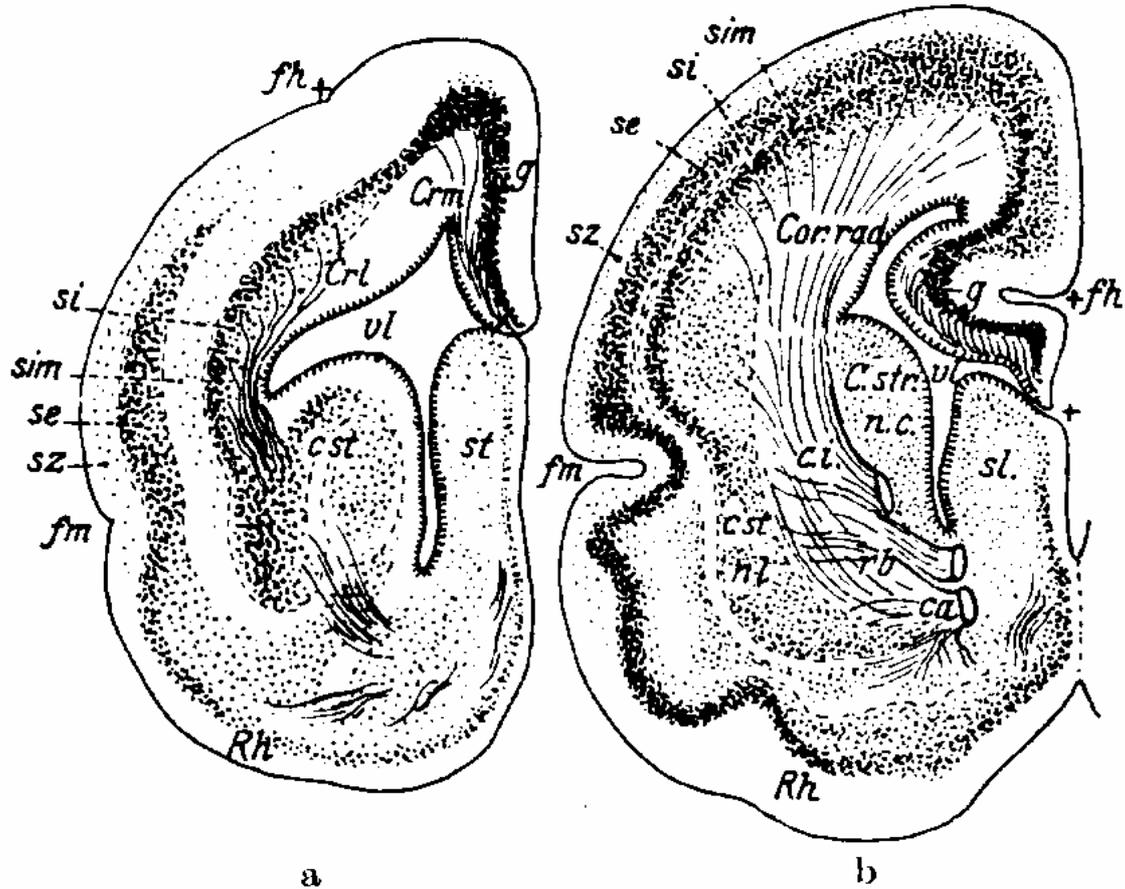


Abb. 16 a. Großhirnquerschnitt bei *Coecilia lumbricoides* (Gymnophione) nach CHR. JAKOB. Das Corpus striatum c. st

[Vorhergehend S., unten] Abb. 16 a. Großhirnquerschnitt bei *Coecillis lumbricoides* (Gymnophione) nach CHR. JAKOB. [Sie waren Amphisbaeniden, in der Tat. Siehe **Anmerkung** in den "Geschichtlichen Notizen".] Das Corpus striatum c. st gut entwickelt. Der Ventrikel vl durch das Pallium dorsal abgeschlossen, welches eine zwar dünne, aber doch schon Nervenzellen führende Decke g (Archipallium) bildet. Diese Zellen entspringen aus den lateralen Bandzellen des Corpus striatum und bilden das Stratum internum si, die spätere innere Fundamentalschicht; Rh Riechhirn; fm Fissura marginalis ist die Ansatzstelle des Riechhirns. Von hier aus zieht eine Zellreihe se, die spätere äußere Fundamentalschicht von lateral und basal her, dorsal über die si hinüber; die se stammt also ursprünglich aus dem Riechhirn und verschmilzt später mit der si, die aus dem Striatum stammt, zum Cortex; sz Stratum zonale, sim Stratum intermedium, fh Fissura hippocampi. — Abb. 16b zeigt ähnliche Verhältnisse bei einem Großhirnquerschnitt eines Embryos der Beutelratte. (CHR. JAKOB.)

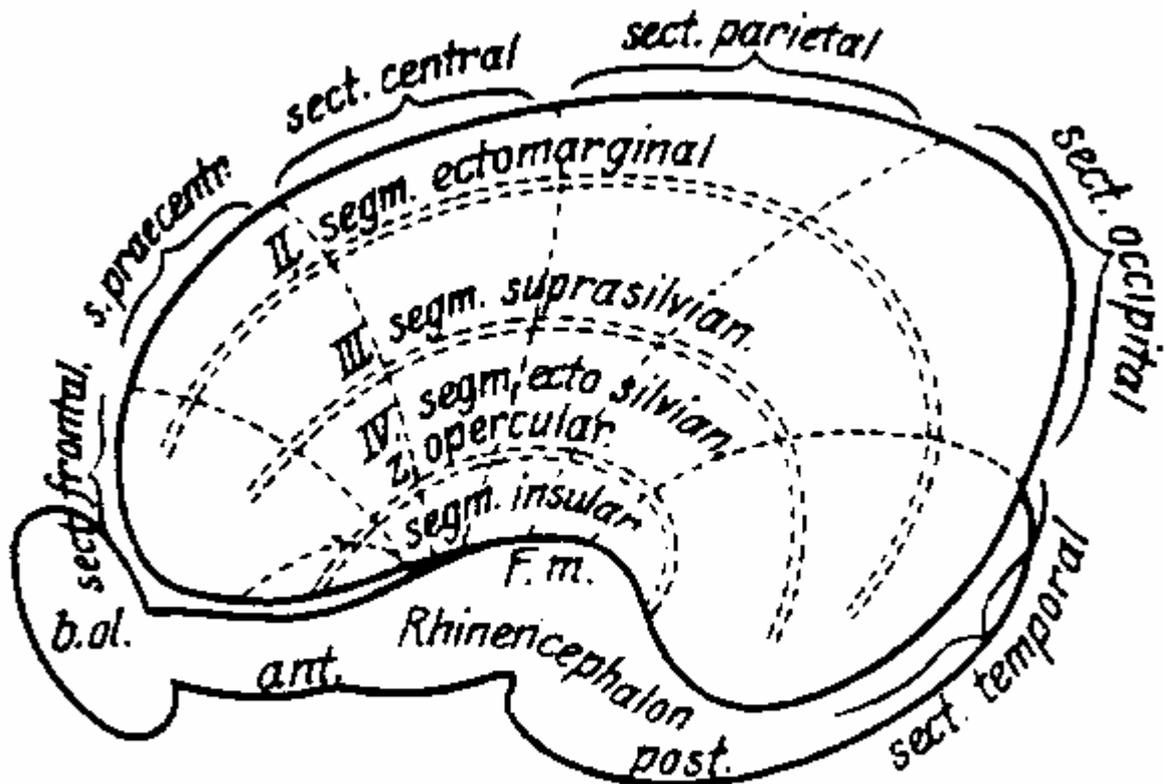


Abb. 17. Lissencephales (windungsloses) Gehirn, an dem nach CHR. JAKOB die fächer-

Abb. 17. Lissencephales (windungsloses) Gehirn, an dem nach CHR. JAKOB die fächerförmige Entwicklung der Sektoren in frontocaudaler Entfaltung eingezeichnet ist. Die Insel bildet gleichsam den Rotationspunkt dieser Entfaltung. Auch die segmentale Gliederung ist eingezeichnet.

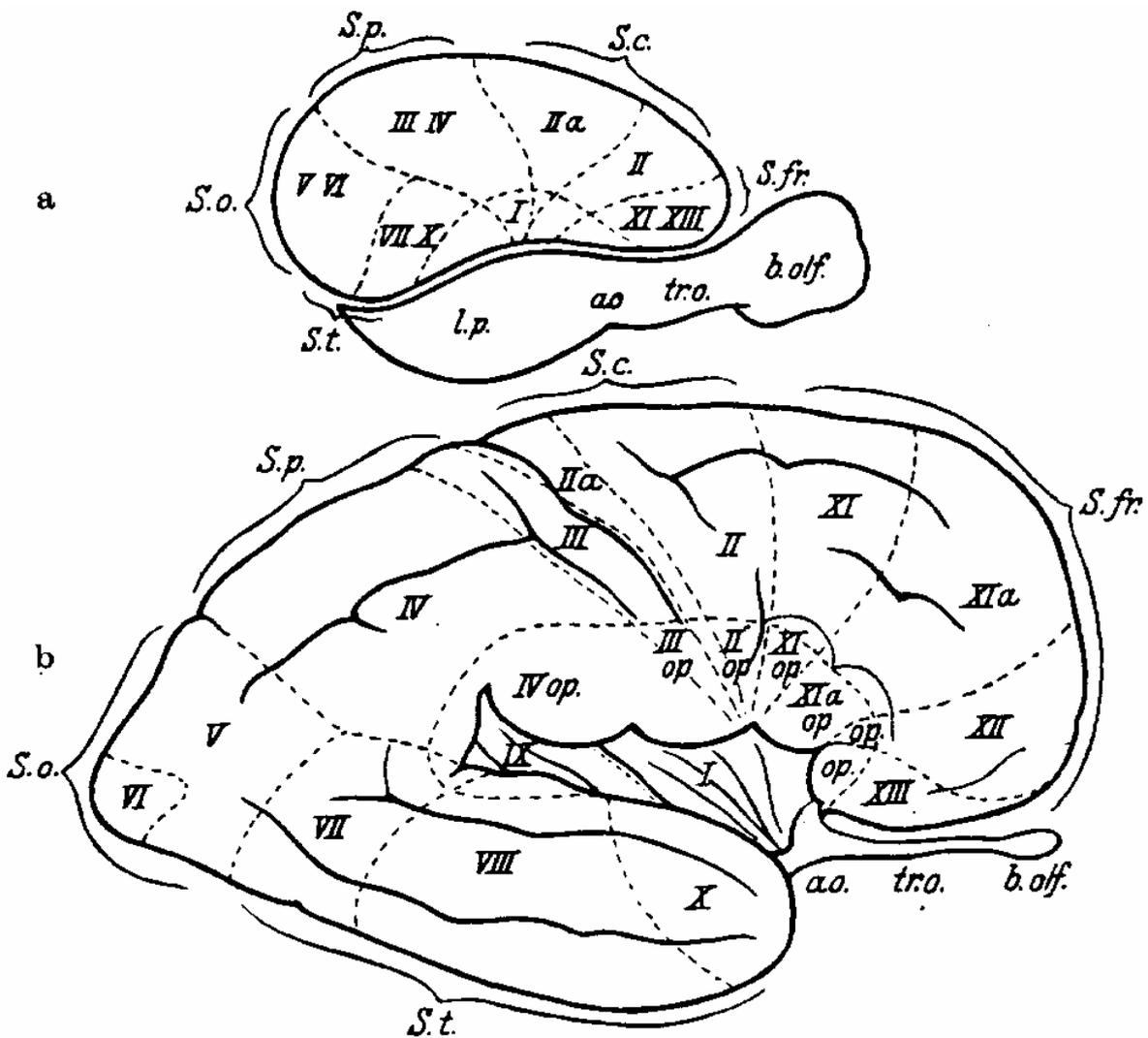


Abb. 18 a und b. Primatengehirn (unten) nach CHR. JAKOB, eben-

Abb. 18 a und b. Primatengehirn (unten) nach CHR. JAKOB, ebenfalls die Art der Sektorenentwicklung bei einem hochentwickelten gyrencephalen Gehirn darstellend. Durch die fächerförmige Drehung ist hier der Temporallappen schließlich nach unten und vorn, und der Occipitallappen ganz nach hinten gerückt. — Zum Vergleich ist darüber auch ein windungsloses Gehirn gezeichnet, um die "Verschiebung" der Sektoren zur Anschauung zu bringen.

Während alle diese Studien, denen sich noch die unserigen anschließen, sich bemühten, die normale Architektonik der Rinde aufzudecken, mit den verschiedenen hier aufgezählten Zwecken und Aussichten, nicht zum wenigsten dem, die normale Grundlage zu schaffen, die zur einwandfreien Erkennung

pathologischer Veränderungen nötig ist, hat die Untersuchung letzterer, ohne diese Resultate abzuwarten, man kann sagen, so gut wie gleichzeitig ihren Gang genommen. Schon BETZ und HAMMARBERG haben, wie gezeigt, Gehirne von Idioten und KAES daneben auch solche von Verbrechern untersucht. CAMPBELL und später SCHRÖDER haben bei Pyramidenbahnläsionen und bei amyotrophischer Lateralsklerose cytoarchitektonische Untersuchungen angestellt und KÖLPIN und LEWY haben bei Huntingtonscher Chorea, SPIELMEYER und BIELSCHOWSKY bei Lähmungen ohne Läsion der Pyramidenbahn, JOSEPH, A. JAKOB, BUSCAINO und KLARFELD, DOUTREBENTE und MARCHAND bei Dementia praecox (Katatonie), ALZHEIMER, BRATZ, POLLACK, KOGERER bei Epilepsie Veränderungen an Zellen und Schichten nachweisen können. C. und O. VOGT haben in einer ausführlichen Abhandlung (Erkrankungen der Großhirnrinde) die Grundlagen für eine künftige Pathoarchitektonik zu legen versucht, bei der sie auch zahlreiche gute Bilder von normalen Rindenquerschnitten geben. Aus dem Wiener neurologischen Institut von Prof. MARBURG sind mehrere ausführliche Publikationen unter dessen Leitung und unter Mithilfe Dr. POLLAKs ausgeführt worden, welche systematisch und eingehend die Pathoarchitektonik der Psychosen behandeln, und zwar SAITO die progressive Paralyse, TAKASE das manisch-depressive Irresein, NAITO die Schizophrenie und OSAKI die senilen Psychosen. Schon früher hatte WADA in diesem Institut dieses Problem zum Objekt seiner Studien gemacht. Der ersteren dieser Arbeiten ist als Grundlage zur Beurteilung der pathologischen Veränderungen eine reiche Auswahl sehr guter photographischer Bilder beinahe aller BRODMANNschen Felder mit einer bündigen und treffenden Beschreibung derselben beigegeben. So sehen wir, mit welcher berechtigten und gesunden Ungeduld schon allerorts die Pathologie eine erschöpfende Aufklärung der normalen Verhältnisse der Hirnrinde erwartet.

Rindenmaße. Seite 41

3. Rindenvolumen.

Daß die graue Rinde in der Tierreihe aufwärts im Verhältnis zu der Markmasse abnimmt, ist eine Tatsache, von der wir uns durch einen Blick z. B. auf einen Hirnschnitt des Kaninchens überzeugen können (Abb. 31), bei dem die graue Rinde kolossal breit ist und die Markmasse im Verhältnis zur zellführenden Rinde nur einen ganz kleinen inneren Abschnitt bildet (vgl. hierzu Abb. 25 der menschlichen Verhältnisse). Aber auch sogar beim Vergleich vom Hirnquerschnitt eines niederen Affen, dann eines Orang-Utan und eines Menschen sieht man diese progressive Zunahme an Markmasse und relative Abnahme und Verdünnung der Rinde bis zum Menschen. Bei niederen Affen überwiegt nach CHR. JAKOB die graue Substanz über die weiße am Querschnitt noch im Verhältnis von 5:1; beim Orang nur mehr im Verhältnis 3:1, beim Menschen ca. 2:1. [Fortsetzung hierauf, hinten Abb. 19 und 20]

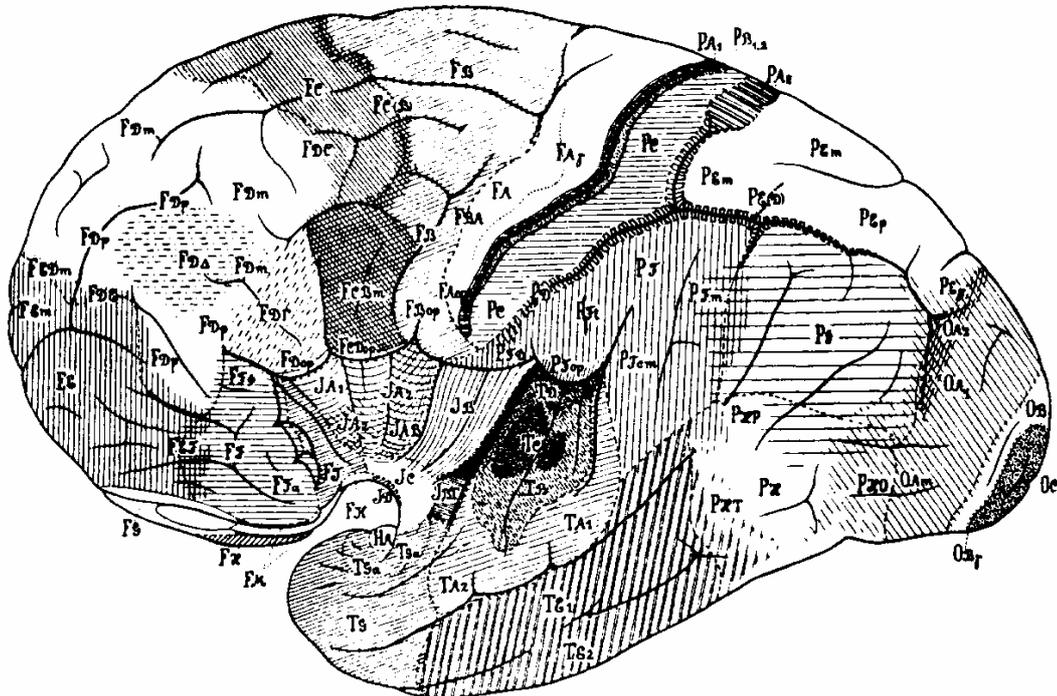


Abb. 19.

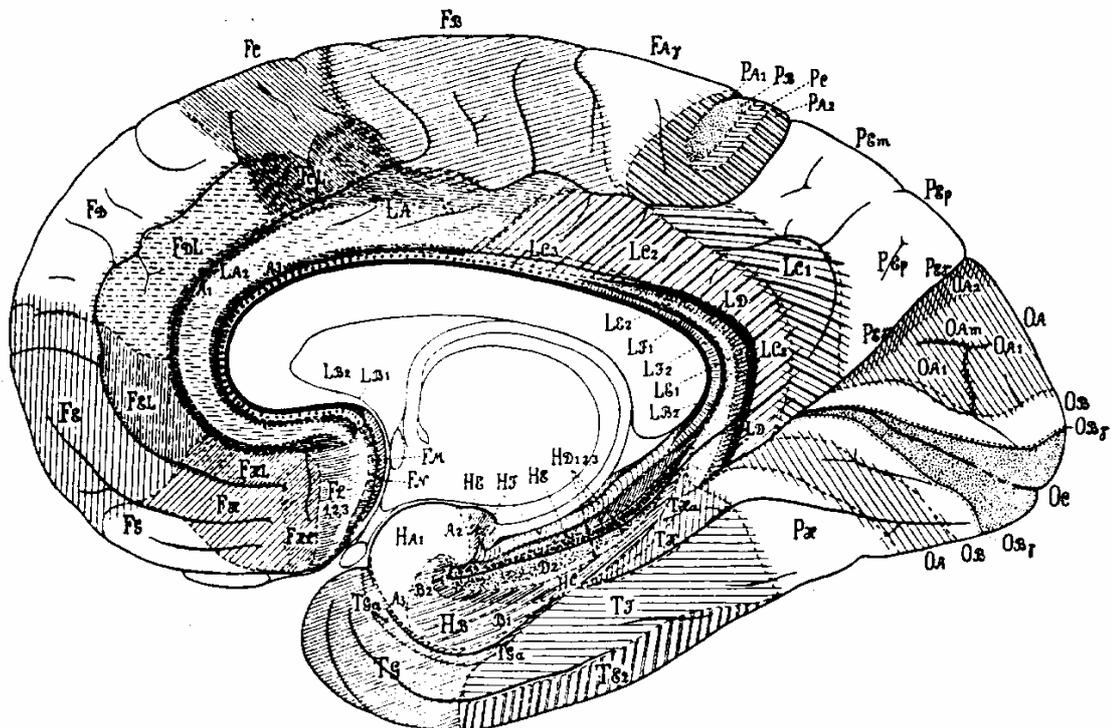


Abb. 20.

Abb. 19 und 20. Unsere cytoarchitektonische areale Hirnkarte, Abb. 19 der Konvexität, Abb. 20 der Medianfläche des menschlichen Großhirns (s. S. 206 und Abb. 92—95).

Abb. 19 und 20. Unsere cytoarchitektonische areale Hirnkarte, Abb. 19 der Konvexität, Abb. 20 der Medianfläche des menschlichen Großhirns (s. S. 206 und Abb. 92—95)

S. 42 Allgemeines über den Cortex und seine Nervenzellen.

JAEGER hat das Volumen der grauen Rinde der Hemisphären bestimmt und zum Volumen des Markes in Proportion gebracht. Er bestimmte das Volumen an Hirnscheiben bestimmter Dicke mittels der von Anton angegebenen planimetrischen Messungsart und errechnete das Volumen der grauen Rindenmasse beider Hemisphären zusammen auf 540—580 cm³, das der weißen Masse auf 400—490 cm³ (ohne Stamm); im Durchschnitt wäre also das Volumverhältnis von Rindengrau zu Markweiß 560:445 oder ca. 1.2: 1. Die Dichte der grauen Substanz ist nach DANILEWSKI 1038, die der weißen 1043. Also ist daraus zu errechnen das Gesamtgewicht der grauen Rindensubstanz beider Hemisphären mit 581 g, das der weißen Markmasse mit ca. 464 g, das Totalgewicht beider Hemisphären mit 1045 g (MEYNERT gibt 1032 g an), was bei einem mittleren Gesamthirngewicht von 1330 g dem richtigen Verhältnis ziemlich genau entspricht, da doch ca. 145 g davon aufs Kleinhirn, ca. 140 g auf den Hirnstamm entfallen. Natürlich ist das absolute Rindengrauvolumen, trotz der Abnahme in der Proportion zum Markweiß, in der Tierreihe aufwärts ein immer größeres; so verhält sich nach CHR. JAKOB das Rindengrauvolumen des niederen Affen zum Orang und zum Menschen wie 1: 5: 24, da die Zunahme des ganzen Großhirns eine so bedeutende ist. (Das Gehirn des ausgewachsenen Orangs wiegt ca. 500 g, mit Hirnstamm und Kleinhirn.) Einen auffallenden regelmäßigen Unterschied zwischen rechter und linker Hemisphäre konnte JAKOB betreffs des Rindenvolumens anscheinend nicht finden; zwar verhielt sich die linke zur rechten einmal wie 290:250 cm³, aber wiederholt war das Rindengrauvolumen der rechten Hemisphäre auch wieder größer als das der linken.

S. 44 Allgemeines über den Cortex und seine Nervenzellen.

Sehr auffallend nun in der HENNEBERG'schen Tabelle ist die schöne Oberflächenentfaltung der Hottentotten- und Javanergehirne, welche vielfach das Europäerhirn übertreffen — eine Warnung, aus solchen Befunden übereilte Schlüsse zu ziehen.

WAGNER fand für die Oberfläche des ausgewachsenen Orang-Utan-Gehirns nur die Zahl 54000 mm², davon 21000 mm² freie Oberfläche und 33000 mm² verborgene; und CHR. JAKOB gibt als Verhältnis der Gesamtoberfläche des niederen Affen zum Orang, zum Menschen die Gleichung an 1:5:17.

S. 86 **Tabelle zur Schichteneinteilung der verschiedenen Autoren**

	Unsere Einteilung	KÖLLIKE R 1855	BERLIN 1858	MEYNERT 1868 (BETZ 1881)	BEVAN LEWIS 1878 (HAMMARBERG 1895) (BRODMANN 1902)	CAMPBELL 1905	MOTT 1907	CHR. JAKOB	
äußere Hauptschicht	I. Molekularschicht Lamina zonalis	1. oberflächliche weiße Lage	6. zellose Lage	1. Molekularschicht	1. zellarme Schicht	1. plexiforme Schicht	1. Zonalschicht	1. Stratum suprapyramidale	Strat. Suprapyramidale
äußere Hauptschicht	II. äußere Körnerschicht Lamina granularis externa	2. graue Lage	5. äußere dichte Lage kleiner pyramidenförmiger Zellen	2. äußere Körnerschicht	2. kleine Pyramidenzellen	2. kleine Pyramidenzellen	2. kleine, mittlere u. groß Pyramidenzellen	2. äußere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
äußere Hauptschicht	III. äußere Pyramidenschicht Lamina pyramidalis	2. graue Lage	5. äußere dichte Lage kleiner pyramidenförmiger Zellen	3. Pyramidenschicht	3. große Pyramidenzellen	2. kleine Pyramidenzellen	2. kleine, mittlere u. groß Pyramidenzellen	2. äußere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
	a) der kleinen								
	b) der mittelgroßen	2. graue Lage	4. lichtere Lage größerer pyr. Zellen	3. Pyramidenschicht	3. große Pyramidenzellen	3. mittlere Pyramidenzellen	2. kleine, mittlere u. groß Pyramidenzellen	2. äußere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
	c) der großen Pyramiden	2. graue Lage	3. innere dichtere Lage kleiner Zellen	3. Pyramidenschicht	3. große Pyramidenzellen	4. große Pyramidenzellen	2. kleine, mittlere u. groß Pyramidenzellen	2. äußere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
Innere Hauptschicht	IV. Innere Körnerschicht Lamina granularis interna.	3. innere weiße Lage	3. innere dichtere Lage kleiner Zellen	4. innere Körnerschicht	4. innere kleine Pyramiden	5. Sternzellen	3. Körnerschicht	3. Stratum intermedium	Stratum pyramidale
Innere Hauptschicht	V. Ganglienzellschicht tiefe Pyramidenschicht	4. graurötliche Lage	3. innere dichtere Lage kleiner Zellen	5. Spindelzellschicht	5. Ganglienzellschicht	6. innere große Pyramidenzellen	4. innere Schicht polymorpher Zellen	4. innere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
	a) obere Lage								
	b) tiefe Lage		2. lichtere Lage großer Zellen	5. Spindelzellschicht	5. Ganglienzellschicht	6. innere große Pyramidenzellen	4. innere Schicht polymorpher Zellen	4. innere Fundamentalschicht	Stratum pyramidale
Innere Hauptschicht	VI. Spindelzellschicht	4. graurötliche Lage	2. lichtere Lage großer Zellen	5. Spindelzellschicht	6. Spindelschicht	7. Spindelzellen	4. innere Schicht polymorpher Zellen	4. innere Fundamentalschicht	Stratum subpyramidale
	a) obere Lage								
	b) tiefe Lage		1. Lage großer spindel Zellen	5. Spindelzellschicht	6. Spindelschicht	7. Spindelzellen	4. innere Schicht polymorpher Zellen	4. innere Fundamentalschicht	Stratum subpyramidale

106 Aufbau von Entwicklungsgrundlagen der lamellären Cortexgliederung.

Man sieht ferner aus den Bildern der Abb. 66, daß schon recht früh auch der embryonale Übergang vom Neocortex mit seiner deutlich gebildeten Pyramidenschicht zum Allocortex mit seinen Anlagen aus lockeren Zellverbänden zwar ein ziemlich rascher ist, daß aber die Grenze (a und b) keine absolut fixe ist und daß es auch Übergangsbildungen an diesen Grenzen gibt. So ist es auch beim Erwachsenen zwar möglich, zwischen dem Bau des Isocortex und dem des Allocortex genau zu unterscheiden, jedoch sind auch hier die Grenzgebiete zwischen beiden einerseits vom isogenetischen Cortex recht verschieden, andererseits wieder weisen sie vielfach deutlich genug noch immer die sechs Schichten auf, um ihre Einteilung kurzweg zum Allocortex etwas zu erschweren, so daß man oft im Zweifel ist, zu welcher Bildung man so eine Grenzformation zählen soll. Der Allocortex striatus, den wir eben früher erwähnten, bildet gewöhnlich eine solche Grenzformation und in der embryonalen Entwicklungsart desselben finden wir auch die Begründung für diese Zwitterstellung. Wir werden bei der späteren Besprechung der Areae sehen, daß diese Abgrenzung im Gebiete des Uncus, des übrigen Hippocampus, der retrosplenialen Teile des Gyrus cinguli und im Gebiete der Area parolfactoria und auch an anderen Stellen oft Schwierigkeiten bietet. Mit Rücksicht auf das eben Gesagte ist es wohl auch ein undankbares Unternehmen, wenn man versucht, die Zellagen, welche später einmal den vollentwickelten Allocortex bilden, mit den gewöhnlichen sechs Schichten des Isocortex oder einem Teile derselben zu identifizieren, da doch die Anlage schon eine recht verschiedene ist und der spätere scheinbare Zusammenhang vielleicht doch nur ein rein äußerlicher ist. Allerdings haben hier in letzter Zeit bedeutungsvolle Untersuchungen von [CHR. JAKOB](#) ganz neue Gesichtspunkte eröffnet, auf die wir schon im letzten Absatz des 1. Kapitels (s. S. 22) flüchtig eingegangen sind. [JAKOB](#) hat seine Untersuchungen an Gymnophionen gemacht [tatsächlich Amphisbaeniden; cf. Anmerkung vom [Jakobs](#) Labor in den "Geschichtlichen Notizen". MS], einer Gattung, welche zwischen Reptilien und Amphibien eine Art Mittelstellung einnehmen. Hier konnte er nun nachweisen, daß die in der dorsalen Wand des Hemisphärenbläschens der Gymnophionen [*Amphisbaena*: MS] zuerst auftretenden Zellverbände, welche die Rinde bevölkern, noch in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Zellverbänden des Corpus striatum sind. Die Decke des Hemisphärenbläschens der Gymnophionen [Amphisbaeniden: MS] entspricht aber bloß der Ammonsformation der übrigen Tierreihe; außerdem entspricht diese Zellage aber bloß der sog. inneren Hauptschicht der Rindenschichten des Isocortex, d.h. bloß der V. + VI. Schicht; denn man sieht eben bei diesen Gymnophionen [*Amphisbaena*: MS] an der lateralen Seite der Hemisphäre aus dem Riechhirn heraus eine neue Zellage sich entwickeln und sich über die eben erwähnte Zellage der Hemisphäredecke, welche aus dem Corpus striatum stammt, dorsalwärts und medialwärts hinüberschieben (Abb. 16 a und b). Diese sich phylogenetisch später

entwickelnde, aus dem Riechhirn stammende äußere Zelllage homologisiert **JAKOB** mit der äußeren Hauptschicht des entwickelten Gehirns, während die untere Lage der inneren Hauptschicht entspricht. Die äußere "Fundamentalschicht", wie er sie nennt, findet also ihren phylogenetischen Ursprung im Riechapparat, in dessen äußere Zellschicht sie sich auch fortsetzt, die innere "Fundamentalschicht" ist phylogenetisch aus dem Corpus striatum hervorgegangen, mit dessen lateraler Kernschicht sie streckenweise noch zusammenhängt. Die Ammonsformation ist aber die direkte Fortsetzung bloß dieser inneren Fundamentalschicht, Sie entbehrt nach **JAKOB** vollständig des äußeren Zellstratum, ein Verhalten, das sie in der ganzen Säugetierreihe auch weiterhin bis zum Menschen charakterisiert. Abb. 16a gibt dieses Verhältnis bei Gymnophionen [Amphisbaeniden: MS] wieder. In der embryonalen Entwicklung des Gehirns der Beutelratte hat **JAKOB**, wie Abb. 16b zeigt, diesen Zusammenhang der beiden Fundamentalschichten mit ihren Ursprungsstellen scheinbar auch noch nachweisen können. Die beiden Fundamentalschichten verbinden sich miteinander und ihre Verbindungsstelle entspricht der Zwischenkörnerschicht (unserer IV Schicht), Diese Auffassung hat etwas sehr Bestechendes für sich. Die embryonale Entwicklung, die Ontogenese am Menschenhirn zeigt nun allerdings nicht mehr eine solche prinzipielle Verschiedenheit der Entstehung der unteren Schichten von den oberen, da die Anlage der ganzen Rindenschicht durch eine Auswanderung aller Neuroblasten aus der darunterliegenden Matrix entsteht. Jedoch wäre es sehr möglich, daß die ontogenetische Entwicklung hier die phylogenetischen Stadien nur unvollkommen wiedergibt und daß schon in der Keimanlage die für die spätere Entwicklung nötigen Verschiebungen mit Überspringung von Zwischenstadien stattfinden. Trifft diese **geniale** Ansicht **JAKOBs** wirklich zu, dann ist es allerdings richtig, daß wir wenigstens für einen Teil des Allocortex, und zwar für die Ammonsformation die Zellen derselben bloß mit den Zellen der Innersten zwei Zellagen des Isocortex identifizieren können

Bau des Isocortex.

115

Was wir nun schon früher bezüglich der absoluten Werte für die Windungswand gesagt haben, daß ihnen nämlich die Fehlermöglichkeit anhaftet, daß nicht immer ganz gleichwertige Stellen gemessen wurden, da es recht schwer ist, gerade die Mitte der Windungswand anzugeben, gilt in noch erhöhtem Maße vielleicht für diese relativen Zahlen. Wir werden also diesen Verhältniszahlen für die Wanddicken weniger Bedeutung beimessen und werden dieselben bloß als Vergleichswerte benutzen, aus denen man fallweise einiges Beachtenswerte manchmal doch ermitteln kann. Als Beispiel hierfür möge folgendes angeführt sein: es nimmt die III. Schicht in der Wand, wie gesagt, an Dicke immer sichtlich ab; ihr relativer Wert jedoch nimmt, wie aus obigen Verhältniszahlen hervorgeht, da die übrigen Rindenschichten sich viel rascher und in viel bedeutenderem Maße in der Wand verschmälern, von 33% an der Kuppe bis auf 37%, also um volle 4% zu. In gewissen Teilen des Großhirns jedoch ist diese Differenz eine viel bedeutendere und

nimmt die III. Schicht z. B. im Gyrus rectus sogar um 10% zu, d. h. daß sie sich an der Kuppe sogar scheinbar verschmälert, statt wie gewöhnlich im Verhältnis zur Wand sich zu verbreitern.

Diese Änderungen der Schichtendicke, die gewöhnlich an jeder Windung in ihren Wänden wiederkehren, sind nicht etwa mechanisch durch die Krümmung der Windungsoberfläche bedingt, sondern sie haben ihre ganz besondere, dem Wesen jeder Schicht anhaftende Bedeutung. Die ganz kolossale Zunahme der VI. Schicht am Culmen, die einen ganz besonderen Reichtum der Windungskuppe an Spindelzellen bedingt, und das beinahe vollkommene Fehlen der VI. Schicht, also der Spindelzellen im Tal, sowie die bedeutende Abnahme der V. Schicht im Verhältnis vom Culmen zum Tal, womit also auch die ganze innere Hauptschicht in den tiefen Windungspartien bedeutend reduziert wird, hat sicher ihr Korrelat in einer Differenz der physiologischen Funktion zwischen Kuppe, Wand und Tal (vgl. dieses Kapitel, Abs. 5, S. 184). Dadurch wird jede einzelne Windung eigentlich zu einem eigenen Organ, das aus verschiedenen und verschieden gebauten Teilen besteht, da doch jede anatomische Verschiedenheit notwendig auch gewisse physiologische Folgen haben muß. Betrachtet man aber in diesem Sinne jede Windung als ein Organ, dann gewinnt die jeweilige individuelle Größe derselben, ihr Verlauf, ihre Zusammenhänge mit anderen Windungen durch sog. Brückenwindungen, kurz die ganze Windungsarchitektonik eine ganz andere Bedeutung, als man ihr bis jetzt zugeschrieben hat. Man kann diese nicht mehr als eine Zufälligkeit ansehen, wie es in einer Überschätzung der Mikroarchitektonik der Hirnrinde in den letzten Jahren wiederholt geschehen ist, obschon allerdings bisher das Studium der Windungsarchitektonik leider nur wenig positive Erfolge aufzuweisen hatte. Der Aufbau der Windung jedoch läßt uns vermuten, daß derselbe eine ganz besondere Bedeutung haben muß, die wir heute allerdings noch nicht genau kennen. Fasst man die innere Hauptschicht im Sinne [CHR. JAKOBs](#) (2. Kap., s. S. 22) als hauptsächlich effektorische Schicht auf, die äußere als receptorisch oder assoziativ, so würde schon diese Auffassung einiges Licht auf die Bedeutung dieser Bauunterschiede zwischen Wand und Kuppe werfen, und man wird wohl auch in Hinkunft bei den Diskussionen über die Entstehung der Windungen dieses Moment nicht mehr unberücksichtigt lassen dürfen, da es entschieden hierbei eine ausschlaggebende Rolle spielen muß. Man sieht die Eigentümlichkeit dieses Bauunterschiedes der einzelnen Teile des Windungsquerschnittes auch dort, wo man wegen einer weiteren Entwicklung der Wand und eventueller sekundärer Windungsbildungen auf ihr gar nicht mehr denkt, daß es sich wirklich um eine Wandbildung handeln könnte. So sind z. B. die Heschlschen Windungen nichts anderes als sekundäre Übergangswindungen vom Parietallappen zum Temporallappen, welche sich auf die dorsale Wandfläche, die sog. Sylvische Fläche, der ersten Temporalwindung erstrecken, und sie tragen in ihrem allgemeinen Zellbau und in der Schmalheit ihrer V. und VI. Schicht, welche letztere gar bloß ein schmales Band bildet, zeitlebens das Wandgepräge, sogar auch an der Windungskuppe der Heschlschen Windungen. Ähnliche Verhältnisse findet

man auch an den cuneo-parietalen Übergangswindungen an der hinteren Wand des oberen Parietallappens im Sulcus parietooccipitalis und auch anderwärts. Ferner ist es dementsprechend wohl auch kein Zufall, daß bei Gyrencephalen der sog. sensorische Cortex hauptsächlich und beinahe immer in Windungswänden sich entwickelt, so in der Hinterwand der Rolandoschen Furche, in der Dorsalwand der ersten Temporalwindung, in der Wand der Calcarina, in der Innenwand der Gyr. cinguli; und wir wissen aus dem oben Gesagten, daß die äußere receptorische Hauptschicht in der Wand überwiegt über die effektorische, welche hier stark abnimmt (s. auch S. 228, Fußnote).

156 Einzelheiten über die Zusammensetzung und die Bedeutung des lamellären Rindenbaues.

Ein ganz besonderes Verhalten weist ferner die V. Schicht in den frontolimbischen Übergangsteilen der Medianfläche (Tafel XVII, XXVI, XXXVIII, XXXIX), auch im Gyrus rectus und im vorderen Teil des Gyrus cinguli (Tafel XLV und XLVI) und ganz speziell in der vorderen Insel (Tafel LIV) auf, wo durch Zunahme der Zellzahl bei guter Zellgröße die V. Schicht oder wenigstens ihre obere Lage eine solche Zelldichtigkeit erlangt, daß sie bandartig das Zellbild der Rinde durchzieht. Abb. 79, 80 stellt dies durch die Dichtigkeit der Schraffierung in radiärer Richtung ungefähr dar. Besonders in der vorderen Insel ist diese Bildung so auffallend und deutlich, daß wir sie hier als Inselgürtel bezeichnen möchten, da daran allein schon die Rinde der vorderen Insel an etwas dickeren Schnitten ohne weiteres immer erkennbar ist. Was diese "Überentwicklung" als Zellband zu bedeuten hat, ist noch ganz unbestimmt. Vielleicht nehmen hier die corticofugalen Fasern zum Thalamus ihren Ursprung, welche ja von der Medianfläche besonders reichlich entspringen sollen. Dieses auffallende Zellband in der oberen Lage der V. Schicht findet sich, wie man also sieht, in Gebieten in der Nähe des sog. Riechhirns; etwas weniger scharf als in den angeführten Teilen findet man es zum mindesten angedeutet auch in beinahe allen übrigen gegen das Riechhirn abfallenden Rindenpartien, auch in den Randpartien des Hippocampus (Tafel CX). Ausser dieser Eigentümlichkeit zeigt die V. noch einige andere Zelleigentümlichkeiten am Rindensaum, auf die wir alle später nochmals zurückkommen wollen. Die V. Schicht scheint ja überhaupt in bezug auf das "Riechhirn" und seine nähere und weitere Umgebung irgendeine besondere, uns noch nicht ganz verständliche Rolle zu spielen, bei der offenbar ihre phylogenetisch gemeinsame Anlage mit der VI. Schicht zu der von [CHR. JAKOB](#) (s. S. 22) "innere Fundamentalschicht" genannten ursprünglichen und einzigen Zellage des Archipalliums (aus der sich dann die Ammonsbildung entwickelt) irgendeine tiefere Bedeutung hat.

168 Einzelheiten über die Zusammensetzung und die Bedeutung des lamellären Rindenbaues.

Dies führt uns zur Frage über die Beziehungen der V. Schicht zum allogenetischen Cortex. Daß auf die Teile des allogenetischen Cortex, die man Cortex striatus nennt, alle Rindenschichten mit Ausnahme der IV. übergehen können, haben wir bei Besprechung der I., II. und III. schon angedeutet, es geht auch die V. Schicht auf sie über, z. B. in der Uncusformation (Tafel C und CI, CV usw.). Auch auf den Cortex rudimentarius, als den man wohl das auf den Balkenrücken sich umschlagende Rindenstückchen (des Gyrus intralimbicus) bezeichnen muß, setzt sich, wie auch aus Tafel XL, XLVII, L und LII mit großer Wahrscheinlichkeit zu entnehmen ist, die V. Schicht fort und nimmt an seinem Zellaufbau teil; größtenteils scheint mir allerdings die Va nicht mehr auf den Balkenrücken zu gelangen, sondern eher bloß die schlanken Zellen aus der Tiefe von Vb. Nun ist dieser lamelläre Cortex auf dem Balken (Gyrus intralimbicus) zum Teil nur eine Fortsetzung der Ammonsformation. Aber es ist, wie mir scheint, heute noch unentschieden, ob die V. Schicht sich auf die Rinde des Cortex rudimentarius der Ammonshornformation tatsächlich fortsetzt oder ob bloß die VI. Schicht hinüberzieht. Bilder, wie sie Tafel CII3 und CVII—CXII geben, ließen es als wahrscheinlich erscheinen, daß die großen Pyramidenzellen des rudimentären Cortex der Ammonsformation HE mit den überschlanen Pyramidenzellen der V. Schicht der Nachbarschaft HD direkt in Zusammenhang stehen, während nur die dünnen Lagen tiefster und meist schon horizontal gestellter spindelförmiger Zellen unterhalb dieser schönen Pyramidenzellen des Ammonshorns die Fortsetzung der VI. Schicht zu sein scheinen. Andererseits sieht man wieder Bilder wie Tafel CV (Uncusgegend), auf welchen die V. Schicht in der oberen Wand der mittleren Windung 2 des Uncus am Kuppenwinkel anscheinend endet; unter ihr scheint dann bloß die VI. Schicht ihre Fortsetzung zu finden und in weitem Bogen in die Kuppe 1, der Endigung der Ammonsformation im Gyrus digitatus unci, einzuziehen und schließlich mit den Zellen des Cortex primitivus der Kuppe 1', die bloß aus einer Molekularschicht und aus Zellen des N. amygdalae besteht, zu verschmelzen. Solche Bilder scheinen wieder BRODMANNs Annahme zu bestätigen, der nach eingehendem Studium auch an Tieren meint, daß bloß die VI. Schicht an der Ammonsformation teilnehme. Vielleicht hat aber diese Frage weniger Bedeutung, als wir ihr heute im allgemeinen beimessen. Eine Rindenschicht wie im Neocortex wird an dieser Stelle im embryonalen Hirn jedenfalls nicht gebildet (s. S. 104—108), also jedenfalls auch nicht zwei Fundamentalschichten, wie CHR. JAKOB, oder zwei Staffeln, wie LANDAU sich ausdrückt und wie sie sich in der Anlage des Neocortex finden. Sondern es entwickelt sich hier bloß eine einzige Staffel; daß diese Neuroblasten nun, die die Ammonsformation bilden, ihrem Wesen nach den Zellen der V. näherstehen als denen der VI., nachdem sie schöne, große, überschlanke Pyramidenzellen bilden, wie wir sie sonst in der V. zu sehen gewohnt sind, ist höchstwahrscheinlich. Hier müssen eingehendere embryologische und phylogenetische Studien Licht bringen. (Über die Auffassung, daß die subiculäre

und die Ammonsformation eine Nebeneinanderschaltung von zusammengehörigen Schichten darstellen, statt einer Übereinanderschaltung, wie wir sie sonst im Cortex finden, also gleichsam eine Verzerrung der Hirnschichten in horizontaler Richtung, darüber wollen wir im speziellen Teil im Kapitel 13 über die hippocampischen Bildungen sprechen.)

Bau des Isocortex.

177

Auch dem allogenetischen Cortex zu ändert die VI. etwas ihre Zellzusammensetzung, und zwar erfolgt das meist derart, daß ihre oberste Lage Dreiecksform annimmt, die untere Lage aber unbestimmt meist horizontal oder eigentümlich schief gestellte, manchmal gestreckte, manchmal gekrümmte, kahnartige oder gewundene Formen zeigt, die die ursprüngliche Spindelform nur noch erraten lassen; diese letzteren Zellen sind meist spärlicher, verlieren sich allmählich im Mark und bilden keine deutliche Schicht, wie in der isogenetischen Rinde; derart verändert hängt die VI. Schicht mit den Zellen des allogenetischen Cortex zusammen. Wenn es über die anderen Schichten zweifelhaft ist, ob sie sich auf den Allocortex fortsetzen oder nicht — wir verweisen diesbezüglich auf das S. 139 und 168 Gesagte —, so ist die VI. Schicht wenigstens jedenfalls ohne weiteres in sichtbarem Zusammenhange damit. Im Allocortex allerdings haben die Zellen nicht mehr Spindelzellencharakter, sondern einen sehr verschiedenen, und die Schicht verbreitert sich manchmal ganz bedeutend, so z. B. im Ammonshorn, wo sie aus ganz großen Pyramidenzellen besteht, die eine ganz dichte zellreiche und zellgroße Schicht bilden, an deren untersten Saum bloß einige horizontale kleine Spindelzellen noch zu sehen sind. Mancherorts kann diese dichte Pyramidenschicht, mit der I. überkleidet, allein ganze Gyri bilden, z. B. am caudalen Teile des fimbriären Ende des Uncus, wo sie die sog. Gyri digitati bildet. Aber diesbezüglich verweisen wir auf den speziellen Teil und die Beschreibungen der Areae des Hippocampus 13. Kap, und Tafel CV, CVI.

Wir haben schon im 1. Kap., S. 22, die Ansicht **CHR. JAKOBs** erwähnt, daß die V + VI zusammen die „innere Fundamentalschicht“ bilden, und **LANDAU** schließt sich dieser Ansicht an und nennt sie "innere Staffel", und scheint anzunehmen, daß die ganze "innere Staffel" sich in die Ammonsformation fortsetzt, während **BRODMANN** dies, wie gesagt, von der VI allein annimmt.

Jedenfalls ist die VI. Schicht mit der I. die konstanteste beim Menschen; sie ist, wie wir gesehen haben, vorzüglich entwickelt. Ihr oberer Teil allein (VIa) beträgt durchschnittlich 22% der Rindendicke! Die ganze VI. aber ist immer die breiteste Schicht der Rinde, mit Ausnahme ganz bestimmter Stellen (z. B. Koniocortex und Umgebung) und beträgt mit der VIb gewöhnlich nahezu gegen 40% der eigentlichen Gesamtrindendicke beim Menschen. Wir haben nun früher schon gesehen, daß einige Autoren meinen, die Breite der (V +) VI wachse, je weiter man in der Tierreihe nach abwärts gehe; **BRODMANN** sagt dagegen, daß zwar manche

niedrigstehende Mammalier (kleine Nager und Insektenfresser) eine auffallend breite Spindelzellenschicht besitzen (z. B. Kaninchen), andererseits hätten aber auch hochstehende Säuger und unter den Primaten gerade der Mensch eine relativ sehr breite VI Schicht; außerdem haben auch manche tiefstehende Sippen eine sehr schmale VI Schicht (Känguruh). Es sei also nicht generell richtig, zu sagen, daß die Breite der innersten Schicht bei niederen Tieren zunehme! Wie schon früher einmal gesagt, meint auch BRODMANN, man könne im allgemeinen bloß sagen, daß bei niederen Tieren die innere Hauptzone (IV + V + VI) eine relativ- größere durchschnittliche Breite besitze als bei höheren. Um solche Verhältnisse überhaupt bewerten zu können, wird man in Zukunft unseren Tabellen entsprechend die relativen Verhältniszahlen der Schichten, d.h. ihre Proportionalgleichung für homologe Rindenstellen auch in der Tierreihe bestimmen müssen.

Bau des Isocortex.

181

5. Physiologische Bedeutung der Schichten.

Obwohl bloß die Morphologie unsere Aufgabe ist, müssen wir doch an dieser Stelle, wenn auch nur ganz kurz, die Frage einer bestimmten Funktion der einzelnen Schichten streifen. Sie ist wohl eng verbunden mit der Frage nach der physiologischen Dignität der einzelnen Zellen, auf die wir schon im 2. Kap., B, jeweilig bei Beschreibung der einzelnen Zellarten zu sprechen gekommen sind, ferner mit der Frage der Faser- und Fibrillenarchitektonik, die ausserhalb unserer Untersuchungen liegt. Wir wollen und können also noch gar nicht an Hand der Cytoarchitektonik allein diese Frage lösen, sondern wollen bloß versuchen, auf einige Möglichkeiten, die sich aus dem Studium der Architektonik ergeben, hinzuweisen. Es ist schon vielfach versucht worden, den einzelnen Schichten bestimmte Funktionen zuzuschreiben, und diese Ansicht findet wohl ihren beredten Ausdruck in dem Satze, die Rinde bestehe aus sechs schalenartig ineinander gefügten Organen, welche neuerlich von VAN VALKENBURG ausgesprochen worden ist; auch JAKOB und VAN'T HOOG neigen zu einer ähnlichen Auffassung. Gegen diese Ansicht wird mit Recht geltend gemacht, daß die einzelnen Schichten nicht bloß aus je einer einzigen Zellart bestehen, sondern oft aus sehr verschiedenen Zellen, die wahrscheinlich alle ihre eigene Bedeutung haben; ferner muß man sich auch überlegen, daß z. B. die groß- und riesenzellige V Schicht in der vorderen Zentralwindung und die kleinstzellige V Schicht in der parietobasalen und occipitalen Region ein so verschiedenes Aussehen haben, daß, wenn ein Schluß aus der Zellzusammensetzung auf die Funktion überhaupt statthaft ist, man kaum annehmen kann, daß die V. Schicht in diesen beiden Regionen überhaupt ein und dieselbe Funktion haben kann, also auch nicht das gleiche "Organ" darstellt. Dasselbe gilt für die VI. Schicht dieser Gegenden. Bei aller Würdigung dieser sehr

berechtigten Einwände, auf die man bei einer Überlegung dieser Frage nie wird vergessen dürfen, darf man aber doch wieder nicht ausser acht lassen, daß im überwiegenden Teil der Hirnrinde die Molekularschicht, die Pyramidenschicht, die Körnerschichten, die ganglionäre Schicht und die Spindelzellenschicht doch in sehr ähnlicher Weise sich immer wiederholen und daß, wenn sie auch jede einzelne aus mehreren Zellgattungen und Zellagen sich zusammensetzen, sie doch zum Hauptteil aus je einer Zellart bestehen, die ja auch im Namen der Schicht schon ihren Ausdruck findet; man wird also auch in gewissem Sinne berechtigt sein, wenigstens nach einer Hauptfunktion der einzelnen Schichten zu fahnden, wobei es als gegeben angesehen werden kann, daß neben dieser Funktion noch die eine oder andere Funktion derselben für gewöhnlich zukommen kann, ja sogar in Ausnahmefällen diese Nebenfunktion selbst zur Hauptfunktion werden könnte. Sehr weit führen uns heute allerdings unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete noch nicht.

Bau des Isocortex.

183

KAPPERS nimmt auf Grund phylogenetischer Studien, denen zufolge die III. Schicht sich als die phylogenetisch jüngste ergibt, an, daß die III. Schicht den höheren interregionalen Assoziationen diene. Die IV. Schicht (Körnerschicht) habe rezeptorische Funktionen, Die infragranulären Schichten (V und VI) dienen als Ursprung der Projektionsfasern und der intraregionalen Assoziation.

CHR. JAKOB hat eine ähnliche Auffassung. Wir haben seine Studien und seine Schlüsse (1. Kapitel, S. 22) etwas eingehender schon besprochen und verweisen daher hier nochmals auf das dort Gesagte, von dem wir hier bloß wiederholen: daß nach seiner Ansicht die obere Fundamentalschicht (II + III) vor allem eine rezeptorische (sensorische) Funktion hat, die innere Fundamentalschicht (V + VI) prinzipiell motorisch (effektorisch) ist, die Zwischenkörnerschicht IV aber ein System von kurzen Assoziationen zwischen diesen beiden Fundamentalschichten bildet.

NISSL hat in Anlehnung an die alte Guddensche Methode durch Isolierung des Cortex der Hemisphäre von den tieferen Zentren nachweisen können, daß tatsächlich nur die inneren Schichten V und VI im Zusammenhang mit den tiefen Zentren (Thalamuskernen usw.) stehen. Damit ist, wie BRODMANN richtig sagt, ein fundamentaler Funktionsunterschied zwischen den äußeren und den inneren Lagen des Rindenquerschnittes erwiesen.

FINES nimmt auf Grund experimenteller Balkendurchschneidungen an, daß die V. Schicht den Balkenfasern ihren Ursprung gebe, während CAJAL, wie oben erwähnt, die IIIa-Schicht dafür anspricht.

So verschieden auch alle diese Ansichten für den ersten Augenblick zu sein scheinen, so berühren sie sich doch andererseits wieder in vielen Punkten, so z. B. darin, daß die V. und VI. als hauptsächlich effektorische Schichten von allen neueren Autoren angesehen werden. Dem entspräche es auch, daß an den sensorischen Stellen des Gehirns, das ist also im sog. Koniocortex, die V. Schicht

sowohl als die VI. ganz schwach entwickelt sind, und zwar die erstere besonders zellarm, die letztere besonders schmal. Im ganzen hinter der Rolandoschen Furche gelegenen Gehirn ist ferner die V. und VI. weniger entwickelt als im vorderen Gehirn, wo die motorischen Funktionen lokalisiert sind. In T2 und T3 sind aber die V. und VI. wieder gut entwickelt (hier soll nach MONAKOW die temporopontine Bahn entspringen). Allerdings darf man nicht vergessen, daß auch die Entwicklung der III. Schicht im Frontalhirn ihr Optimum hat!

Zur Erklärung der Rolle, die die Körnerschicht wahrscheinlich spielt und die KAPPERS als eine rein rezeptorische, CAJAL (und CHR. JAKOB) als eine intracortical nächstgelegene Rindenteile und Schichten miteinander verbindende ansieht, möchten wir die Überlegung hinzufügen, daß zwar die IV. Schicht, wie wir im 4. Kap. (S. 150) gesehen haben, aus sehr verschiedenen Zellen bestehen kann, die wohl kaum alle dieselbe Bedeutung haben können, daß aber so kleine Zellen in kolossalem Maße in jenen Rindenpartien auftreten, welche, wie wir später noch sehen werden, sensorische Rindenzentren darstellen — also im Koniocortex der Centralis posterior, Heschl, Calcarina, Retrosplenialis und Hippocampus — gleichzeitig mit einer bedeutenden Zunahme (s. S. 191) des unter der IV. für gewöhnlich sich ausbreitenden exogenen Fasere nd geflochtenes (in Va) von zuführenden Fasern, wie aus CAJALS Imprägnationen entnommen werden kann. Dieser anatomische Umstand legt wohl den Gedanken nahe, daß die kleinen Zellen überhaupt und speziell die der inneren Körnerschicht doch bei den rezeptorischen Funktionen der Rinde, und zwar beim unmittelbaren Auffangen des Reizes aus den sensorischen Fasergeflechten der Va eine wichtige Rolle spielen müssen, wie es auch schon MEYNERT annahm 1).

[Fußnote S. 184] 1. Daß dabei im sensiblen Koniocortex selbst manchmal die IV. Schicht gerade fehlen kann (z. B. in hippocampischen granulösen HD), ändert nichts an dieser Auffassung, da an diesen Stellen die anderen Schichten "verkörnelt" sind.]

Allgemein-Anatomisches über die Areae. 225

§ 2. Beziehung der arealen Grenzen zu den Furchen und Windungen.

Wir haben gerade vorher gesagt, daß die arealen Grenzen oft, unbekümmert um den Verlauf von Furchen und Windungen, dieselben vielfach überkreuzend, dahinziehen, was schon BETZ vor einem halben Jahrhundert bekannt war; während z. B. im Frontallappen die erste und zweite Frontalfurche horizontal verlaufen und das Stirnhirn in die drei großen, horizontal ziehenden Stirnwindungen teilen, ziehen die arealen Grenzen von FA, FB, FC, FD und FE etwas geneigt von vorne oben nach hinten unten und teilen die Rinde beinahe sektorenförmig ein (vgl. 1. Kap., S. 23 CHR. JAKOB). Die Grenzen der Areae gegeneinander können dabei ebenso gut quer als längs mitten auf einer Kuppe verlaufen, oder es kann die Kuppe einer Windung mit einer Area bedeckt sein und die Wand der Windung schon zu einer anderen Area gehören. Die Grenzen dieser Areae zeigen außerdem, wie wir später noch besprechen wollen, einige individuelle Verschiebungen. Dieser anscheinend für

einige Gegenden vollkommen fehlende Zusammenhang zwischen Faltung und Furchung der Rinde hat in letzter Zeit zu einer starken Unterschätzung der Bedeutung der Windungsbildungen des Gehirns geführt. Vor allem gilt dieser anscheinende Mangel jeder Beziehung zwischen Areas und Windungen des Gehirns nicht durchweg und man kann diese Diskrepanz bloß so richtig zum Ausdruck bringen, indem man sagt, daß die Furchen keine arealen Begrenzungen darstellen oder nur in den seltensten Fällen. Andererseits sind jedoch eine ganze Reihe von ganz bestimmten Rindenbildungen an ganz bestimmte Windungen oder Furchen in ihrer Lokalisation gebunden, und es können ihre Grenzen nur in geringem Grade variieren. Das gilt z. B. vom Allocortex des ganzen sog. "Riechhirns", welches eine eigene und eigenartig gebaute Bildung darstellt, zum Teil aber auch für den Isocortex. So fand schon WERNICKE an der medianen Hirnfläche die Wände der Calcarina stets mit der typischen Formation, die wir heute Koniocortex der Area striata (OC) nennen, ausgekleidet, welche, caudalwärts keilförmig zunehmend, auch auf die dorsale, cuneale und ventrale, linguale Lippe der Calcarina heraustritt und am Occipitalpol etwas auf die Konvexität bis in die Nähe des sog. Sulcus lunatus (auf den Gyrus descendens Ecker) übergreift; das Ausmaß, in welchem diese Bildung auf die Lippe der Calcarina und die Konvexität übergreift, ist individuell verschieden, die Tatsache jedoch, daß die Area Oe die Calcarinawände einnimmt, ist konstant. Auch die übrigen "Koniocortex" sind, wie schon einmal erwähnt (s. 4. Kap., S. 116), an die Wände bestimmter Sulci gebunden, so z. B. der Koniocortex der Retrosplenialgegend an die Aussenwand des caudalen Teiles des Sulcus callosus, d.h. an die Innenwand des Gyrus limbicus (Pars posterior), und tritt nur in der Isthmusgegend auf das Culmen des Gyrus; der Koniocortex des Allocortex, d. h. des Praesubiculum des Gyrus hippocampi, ist an die Kante zwischen Kuppe und Wand des Gyrus hippocampi in den Sulcus hippocampi und dessen ganze frontocaudale Ausdehnung gebunden und greift bald weiter auf das Culmen des Gyrus, bald tiefer in die Wand des Sulcus über; der Koniocortex der hinteren Zentralwindung ist stets in der Vorderwand derselben, d. h. in der hinteren Wand des Sulcus Rolando, und erstreckt sich hier von der opercularen Region des Sulcus bis dorsal zu seinem parazentralen Ende und tritt erst an der Mantelkante auf die Oberfläche des Parazentralläppchen heraus; der Koniocortex der ersten Temporalwindung findet sich immer auf der dorsalen Wand derselben, und zwar auf deren Nebenwindungen, den sog. Heschlschen Windungen.

226

Areale Einteilung des Cortex..

Ebenso ist die Vorderwand der Rolandoschen Furche und in ventral-dorsaler Richtung auch zunehmend die Kuppe der vorderen Zentralwindung stets der Sitz der Betzschen Riesenzellen, der Area gigantopyramidalis, so daß die Rolandosche Furche immer deutlich zwei ganz differente architektonische Gebiete der Centralis anterior und Centralis posterior trennt. Ebenso konstant ist an der Medianfläche die Abgrenzung von der Occipital- und Parietalrinde durch den Sulcus parietooccipitalis.

Weniger genau lokalisiert, doch ebenfalls konstant sind auf der dritten Frontalwindung der Reihe nach die Area Broca (FCBm auf der Pars opercularis), die Area triangularis (FDΔ auf der Pars triangularis) und die Area praetriangularis FFΦ vor derselben und die FF auf der Pars orbitalis der dritten Frontalwindung und die Area FI auf der vorderen orbitobasalen Wand der Insel und dem Gyrus transversus insulae. Doch läßt sich allerdings mit solch annähernder Genauigkeit der Sitz und die Ausdehnung nicht aller Areae bestimmen. Jedenfalls bestehen gewisse Beziehungen zwischen einzelnen eigenartigen Cortexbildungen und den primären großen Fissuren; dies gilt besonders für jene, welche schon früh zur Anlage des Allocortex in Beziehung stehen, die Fissura hippocampi, Fissura marginalis, Fissura rhinica (Abb. 56–58), und ferner zeigen einige konstante Furchen konstante Beziehungen zu der Felderung, hierzu gehören die Calcarina, Parietooccipitalis, Rolando. Aus diesen Grundlagen läßt sich dann ungefähr die Lage auch der übrigen Areae bestimmen; allerdings scheinen hier beim ersten Anblick die inkonstanteren, sekundären Furchen mit der Felderung nichts zu tun zu haben.

Daneben bestehen noch zwischen der Ausbreitung gewisser Areae und der Größe und Form der Windungen ebenfalls gewisse Beziehungen, die wir heute noch nicht genauer fassen können. So ist es z. B. für das Frontalhirn (s. S. 316) nachweisbar, daß die dickrindigen Areae FA, FB und FC auf großen, runden, kuppelartig gewölbten Windungen sich ausbreiten, während die Area FD weiter frontal immer erst dort beginnt, wo die Windungen auf eine mittlere Schmalheit herabsinken, das kleinzellige FE jedoch und FDp, der kleinzellige Teil der FD-Rinde, breiten sich auf schmalen, kleinen, stark gewundenen Gyri aus, und je weiter caudalwärts in einem Gehirn die Verschmälerung der Windungen im Frontallappen beginnt, eine desto größere Ausdehnung caudalwärts nimmt auch die Area FE vom Frontalpol nach hinten. Ein ähnliches Verhältnis zwischen Windungsbau und Rindenbau läßt sich auch an anderen Hirnstellen finden, z. B. zeigt am hinteren Ende des Parietalhirns die Schmalheit der Windungen den Beginn der Occipitalformation an. Zwischen der Art der Ausbreitung der Area LA am Gyrus limbicus und der Form des Sulcus callosomarginalis besteht ebenfalls eine noch ungeklärte Beziehung; s. S. 444. Dies alles weist darauf hin, daß zwischen Rindenbau und Windungsbau wohl nicht nur bezüglich der primären Fissuren und konstanten Furchen, sondern vielleicht auch betreffs der übrigen Furchen und Windungen und ihrer Form ein noch nicht näher eruierbarer Zusammenhang bestehen muß, dessen Erschließung künftiger Forschung vorbehalten bleibt und bei dem **CHR. JAKOBs** ansicht des sektorenförmigen Wachstums, d. h. der fächerförmigen Entfaltung der Rinde einerseits und der Längsfältelung (Urwindungsbildung) andererseits wahrscheinlich einem grundlegenden Vorgang dabei entspricht (s. S. 23). Daneben ist es sehr gut möglich, da doch die Rinde das primär Wachsende ist und da die Differenzierung der Felder Gebiete nicht nur verschiedener Dicke und verschiedenen Aufbaues, sondern wohl auch verschiedener Wachstumsenergie hervorbringt, daß dadurch, wie WETZEL sagt, Spannungserscheinungen entstehen, welche die Bildung von Windungen und

Furchen mitbedingen; und es spricht wirklich nicht gegen einen solchen Zusammenhang, daß die Grenzen der Areae nicht mit den Furchen zusammenfallen, denn auch die rein mechanischen Beugungen in einer Platte, die aus verschiedenen biegsamen Teilplatten zusammengesetzt wäre, würden nach diesem Autor nicht genau an den Übergangsstellen derselben, sondern daneben erfolgen — ganz abgesehen davon aber sind hier jedenfalls nicht mechanische Momente, sondern Wachstumsvorgänge das Primäre. Alle die vorgebrachten Argumente zeigen jedenfalls das Bestehen von teilweise schon bekannten, andererseits wenigstens in Umrissen sich zeigenden neuen Zusammenhängen zwischen Windungsbildung und Architektonik, bei der auch noch ganz andere Kräfte im Spiele sind (s. S. 115).

240

Areale Einteilung des Cortex.

Ausser den oben besprochenen granulösen Areae des Koniocortex haben wir als fernere, spezifisch hochdifferenzierte Areae die vor der Rolandoschen Furche gelegenen agranulären Areae FA und FB anzusehen, in welchen bei beinahe völligem Verlust der Körnerschicht eine Umwandlung der meisten Zellen zu Pyramidenzellen stattfindet und die ganze Gegend durch eine besondere Größe der Pyramidenzellen charakterisiert ist; die rückwärtige Partie der Area auf der vorderen Zentralwindung ist sogar durch die bekannte Entwicklung von Betzschen Riesenzellen vor dem ganzen übrigen Gehirn ausgezeichnet. Schon MEYNERT hat in dieser ausschließlichen Entwicklung der Pyramidenzellen den Ausdruck für die Motilität annehmen zu dürfen geglaubt, und BETZ ebenso speziell seit der Entdeckung seiner Riesenzellen, die er als spezifisch motorische Elemente ansah; die Klinik und das Experiment haben in großen Zügen dieser Annahme recht gegeben. Die großen Pyramidenzellen der IIIc und V. Schicht, welche man wohl für die Motilität in Anspruch nehmen kann, reichen jedoch über die zwei agranulären Areae hinaus, und zwar über die schwach granuläre Area FC und den rückwärtigen, auch schon granulären Teil von FD, den wir als FDM bezeichnen, ferner über die ganze dritte Frontalwindung bis auf deren Orbitalteil, welche überhaupt schon in ihrem Fusse granulär ist, also FBCm, FDF und FF. VOGTs neue klassische Untersuchungen, in welchen er den architektonischen Bau der Rinde und den experimentellen elektrischen Rindenreizeffekt gleichzeitig berücksichtigt, erlaubten ihm bestimmte Änderungen der motorischen Reizeffekte zu konstatieren, welche mit gewissen Änderungen im Rindenzellbau parallel gehen; eine nähere, recht eingehende Ausführung darüber geben wir später bei Besprechung der Physiologie der einzelnen Areae (7. Kap., A, 3, § 7 und 10. Kap., A, 5, § 7). Es scheint, daß man daraus sagen kann, daß die Area mit Riesenpyramiden einen unmittelbaren Reizeffekt tonischer Spezialbewegungen vermittelt, während die FB zwar vor allem neben etwas schwerer erregbaren tonischen Spezialbewegungen auch sog. Einstellungsbewegungen (ganzer Komplexe) vermittelt. Jedenfalls ist es an diesem Beispiele der Motilität interessant zu sehen, daß einer anatomischen Änderung auch

eine Qualitätsänderung im motorischen Effekt entspricht, und jedenfalls scheint die Pyramidenrinde FA und FB die spezifisch motorisch efferente Rinde zu sein. Daneben scheinen die große Pyramidenzellen führenden Areae FC, FDM, FDΓ, evtl. auch FF, vielleicht ebenfalls motorische Effekte neben anderen zu haben. Aber auch von der hinteren Zentralwindung, Area PC, und vom oberen Parietallappen, Area PE, und auch anderwärts sind motorische Reizeffekte zu erzielen. Jedenfalls ist aber eines sicher: die Pathologie lehrt uns, daß die Motilität des Menschen vom Stirnhirn derart abhängig ist, daß sie ohne dasselbe gar nicht möglich ist, während beim Affen dieselbe sogar ohne Großhirn ohne weiteres möglich ist. Die progressive Verrückung der Herrschaft der Zentren in der Nervenachse nach oben hat beim Menschen ihr Maximum erreicht und zeigt den Sieg des Großhirns (JAKOBs) über die ganze Motilität; dieser Sieg kommt in der kolossalen Entfaltung des Stirnhirns zum Ausdruck in toto und auch im speziellen für die Motilität einzelner bestimmter Partien. Man vergleiche deren Ausmaß (Area FA, B, C, D Abb. 92 oder Feld 4, 6, 8, 9 von BRODMANN Abb. 6) beim Menschen mit denen beim Affen, Bär und Kaninchen (auf Abb. 100 und 101, 102 und 103, 104 und 105, 106 und 107), die aus BRODMANNs Lokalisationslehre entnommen sind. Ob man auf Grund dieser Befunde den übrigen a granulären Areae FI, LA, LD, TGa, THa, evtl. auch HE, motorische oder wenigstens efferente Funktionen zuschreiben kann, bleibe vorderhand dahingestellt, vorstellbar wäre es, daß z. B. das Subiculum und Ammonshorn, welches so exquisit aus Pyramidenzellen besteht, im Dienst des in dem granulösen Koniocortex von HD lokalisierten Sinne (Geschmack? Geruch?) efferente Impulse nach abwärts gibt, die nicht rein motorischer Natur sein müssen, sondern mit der Salivation, Magensekretion usw. in Zusammenhang stehen könnten, und FI und LA vielleicht solche in Abhängigkeit vom Geruchssinn stehende efferente, evtl. sympathische Impulse (s. S. Kap., S. 450).

290 Das Stirnhirn.

Daß aber auch die Betzschen Riesenzellen in erster Linie in unmittelbarem Zusammenhange mit der motorischen Funktion stehen, dafür sprechen, wie gesagt, auch manche pathologische Befunde. So findet man bei amyotrophischer Lateralsklerose gleichzeitig mit der Degeneration der Pyramidenbahn ein vollkommenes Schwinden der Betzschen Riesenzellen aus der Hirnrinde (CAMPBELL, SCHRÖDER, ROUSSY und ROSSY). Doch wissen wir aus eigener Erfahrung und aus CAMPBELLs Untersuchungen, daß hier auch die übrigen Pyramidenzellen, ganz besonders die der IIIc-Schicht, und auch die großen Pyramidenzellen der V. Schicht, ganz fehlen, und daß diese Atrophie der Lamina ganglionaris sogar in das Gebiet der frontal davon gelegenen Area FB übergreifen kann (SCHRÖDER, JAKOB, BUSCHER u. a. m.). Später greift die Atrophie sogar auf die Zellen der IIIa- und IIIb-Schicht über. Ferner hat CAMPBELL bei Leuten, denen vor langer Zeit eine Extremität amputiert worden war, eine Veränderung der Betzschen Riesenzellen gefunden. Er fand dieselben gequollen, fortsatzarm, sie hatten ihre Nisslschollen zum Teil verloren, der Kern lag exzentrisch und war entrundet, eine Änderung, die man als Reaktion par distance bezeichnen muß; ein

eigentliches Zugrundegehen der Zellen, wie bei amyotrophischer Lateralsklerose, fand er in diesen Fällen natürlich nicht. Leider hat CAMPBELL, wie er selbst sagt, es unterlassen, auf die anderen Zellen der Rinde bei solchen Amputationsfällen zu achten.

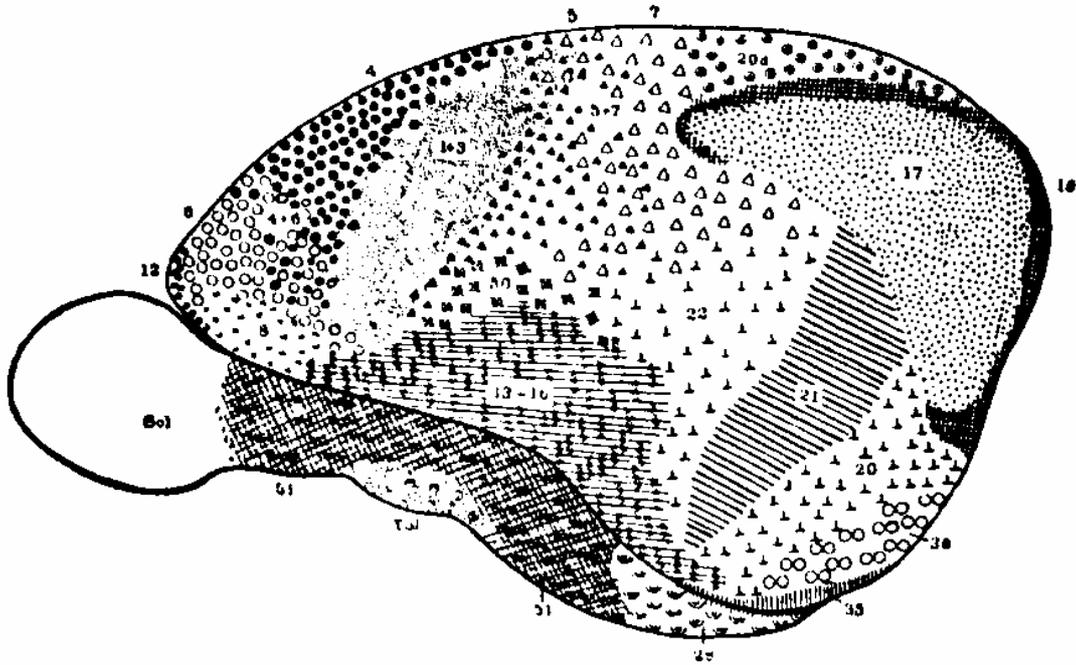


Abb. 100.

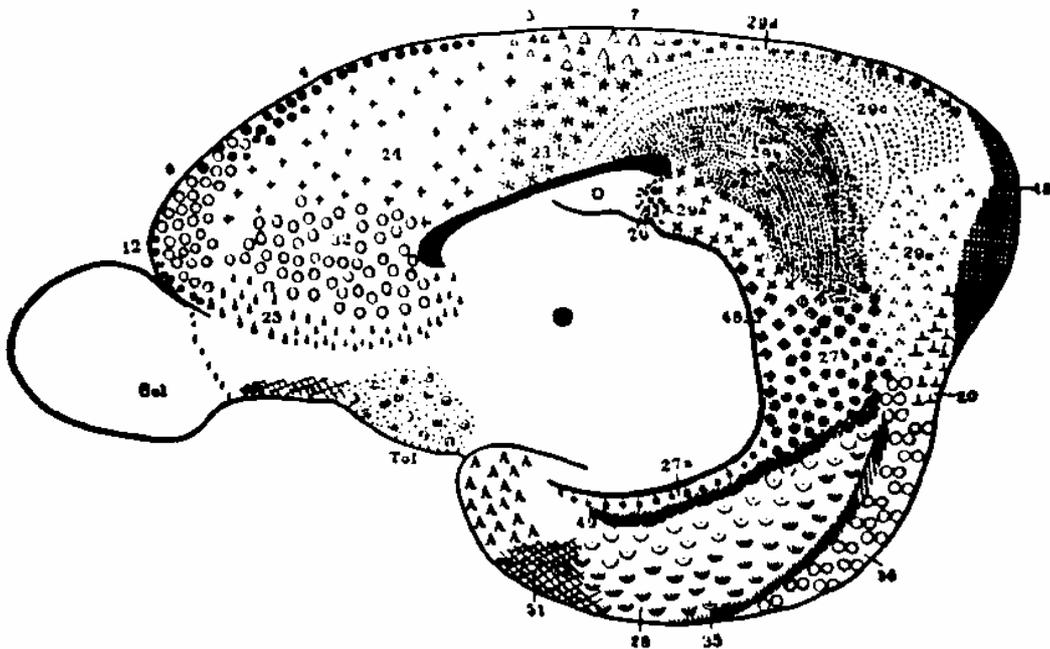


Abb. 101.

Abb. 100 und 101. BRODMANNS cytoarchitektonische Hirnkarte des Kaninchens. Die Numerierung der Felder entspricht der Numerierung auf der Hirnkarte des Menschen von BRODMANN Abb. 6 und 7.

Area praecentralis. 291

... VOGT meint mit NISSL, CHR. JAKOB (s. 1. Kap., S. 22), FOERSTER u. a. m., daß nur die V. und VI. Schicht die Projektionsfaserung entsenden, während CAJAL, wie oben gesagt, und wir daneben die großen Pyramidenzellen der IIIc- und auch der V. Schicht als Ursprungsorte dieser Fasern ansehen, wenigstens betreffs der Pyramidenbahn. Erstere Ansicht stützt sich außerdem noch auf BIELSCHOWSKYs, LENZ' und SPIELMEYERs Untersuchungen von sog. "Lähmungen bei intakter Pyramidenbahn". Bei diesen angeborenen Störungen fehlt die III. Rindenschicht beinahe vollkommen. Diese Forscher nehmen nun an, daß die III. Schicht nicht der Ursprung der Pyramidenbahn sein könne, da trotz des großen Ausfalles an Zellen, den die III. Schicht in diesen Fällen bot, die Pyramidenbahn anatomisch intakt schien; sie nehmen vielmehr an, daß hauptsächlich die Riesenzellen der V. Schicht die Pyramidenbahnfasern entsenden müssen, da nie ebenso wie die Pyramidenbahn selbst in diesen Fällen keine anatomische Veränderungen aufwies. Die trotzdem bestehende Lähmung erklärten sie weiter aus dem Zellausfall der III. Schicht dadurch, daß in der III. Schicht die Faseraufsplitterung der von außen und speziell vom Thalamus in die Gehirnrinde einstrahlenden, die Erregung zuleitenden Fasern stattfindet; die Zellen dieser III. Schicht seien also rezeptiv und fangen den Reiz dieser Erregung auf (s. S. 184); da nun bei ihrem Ausfall die Aufnahme des Impulses zur Bewegung fehle, bleibe auch die Bewegung als solche wirklich aus, und dadurch wird eine Lähmung gleichsam vorgetäuscht, ebenso wie auch sonst motorische Lähmungen bei Durchschneidung sensibler Nerven entstehen können. Es ist nun sehr möglich, daß diese Auffassung von BIELSCHOWSKY und SPIELMEYER zu Recht besteht, ohne daß aus diesem Grunde nötigerweise die Auffassung, die wir vertreten, daß auch die großen Pyramidenzellen der IIIc- und V-Schicht Pyramidenfasern entsenden, damit in Widerspruch stehen müsste; denn einerseits läßt sich bei einer im Markscheidenbilde anscheinend "intakten" Pyramidenbahn nie erkennen, ob nicht doch ein großer Teil der Fasern fehlt, deren Lücken durch die vorhandenen verdeckt werden; andererseits könnte jener Teil der III. Schicht doch noch zum Teil erhalten geblieben sein, der den Pyramidenbahnen ihren Ursprung gibt, nämlich IIIc.

336

Das Stirnhirn.

B. Regio frontalis (Tafel XIX—XXXI) (XLIV).

1. Area frontalis granularis FD (Tafel XIX—XXX).

Die Formation erstreckt sich ebenfalls von dem Sulcus callosomarginalis an der medianen Hirnwand über die Mantelkante und die Konvexität des Gehirns bis in die

Sylvische Grube und vorne basal sogar teilweise bis an die Orbitalfläche des Stirnhirns, sie bildet also im ganzen noch eine breite gürtelförmige Zone, die unmittelbar polarwärts von der FC-Formation liegt. Der Stirnhirnpol selbst bleibt frei; er ist von einer anderen eigenen Area FE eingenommen, die ihn kappenartig in der Größe ungefähr eines Fünfmaststückes überzieht. Abgesehen von diesem polaren Teile ist also die ganze vordere Konvexität des Stirnhirns (vgl. Abb. 92) von der FD eingenommen; ihre hintere Grenze fällt mit der vorderen Grenze der FC zusammen, reicht also ebenfalls auf der ersten Frontalwindung weiter nach vorne, auf der zweiten Frontalwindung springt sie nach hinten zurück und auf der dritten Frontalwindung fällt sie zwischen Pars triangularis und Pars opercularis, also ungefähr in den vertikalen Ast der Sylvischen Furche hinein. Die vordere Grenze der FD an der Mantelkante ist dann ungefähr 5 cm weiter polar gelegen als die hintere und zieht von hier in nach vorne konkavem Bogen um den Pol herum bis an die Orbitalfläche. Auf diese Art bildet die Area frontalis granularis von hinten nach vorne gerechnet das vierte Segment, welches das Stirnhirn in frontaler Richtung halbringförmig umgibt (FA, FB, FC, FD) 1). [Fußnote S. 336 1) Man vergleiche hierzu [CHR. JAKOBs](#) Sektorenbilder, die wir auf Abb. 17 und 18 wiedergeben.] Sie ist aber im frontocaudalen Durchmesser durchweg breiter als die anderen Areae. Auch hier ist jedoch die frontocaudale Ausdehnung des Gürtels dorsal an der Mantelkante größer und ventral in der Gegend der Sylvischen Grube schmaler. Das in der Sylvischen Grube liegende ventrale Ende dieses Ringes liegt auf der Pars triangularis und zieht auf dieser in die Sylvische Grube hinein. Vorn auf der zweiten Frontalwindung sendet sie nach vorn und unten an die Orbitalfläche gewöhnlich noch einen Fortsatz, der bis an den Sulcus orbitalis lateralis heranreicht. In dieser weiten Ausdehnung zeigt die FD verschiedene Abweichungen von ihrem Grundbau, zum Teil kleinere Modifikationen, die hauptsächlich die Größe ihrer Zellen anlangen, oder Übergangsbildungen an der Grenze gegen die benachbarten Areae, zum Teil wirkliche Varianten, die einen konstanten, eigenartigen Bau aufzuweisen haben, wie FDL, FDL Δ , FDL Γ .

--- [Fußnote S. 336] (1) Man vergleiche hierzu [CHR. JAKOBs](#) Sektorenbilder, die wir auf Abb. 17 und 18 wiedergeben.

770

Lobus limbicus inferior.

... Es würde noch die Frage erübrigen, mit welcher Schicht der homotypischen, isogenetischen Formation wir die Pyramidenschicht dieser allogetischen, rudimentären Bildung homologisieren dürfen. BRODMANN und nach ihm LANDAU haben die Ansicht ausgesprochen, daß es die VI. Schicht sei, daß also alle übrigen Schichten beim Übergang von der homo- und heterotypischen Rinde in die allogetische haltmachen und nur die I. und die VI. in die allogetische Rinde übertreten. Wir geben gerne zu, daß an manchen Stellen beim Menschen und wohl

auch bei Tieren es sehr den Anschein hat, als ob dies wirklich der Fall wäre und verweisen hier auf die Tafel CV, wo der Übergang der drei Uncuswindungen ineinander zu sehen ist. Auf der mittleren Windung 2 ist die Formatio der Area uncinata, und zwar HA2, zu sehen mit der doppelt weißumränderten V. Schicht. In der rechten Wand dieser Windung — bei Pfeil 2 bis Pfeil 3 — haben wir den letzten vordersten Zipfel der Area granulosa HD, und es macht hier den Eindruck, als ob jenseits von dieser Area nur ausschließlich die VI. Schicht sich in schönem, nach oben konkavem Bogen um das Windungstal schlingen würden, um darüber die Pyramidenschicht der Area pyramidalis unci auf den beiden hier sichtbaren Gyri digitati derselben zu bilden, Kuppe 1 und 1'. (Nebenbei gesagt sieht man hier auch einen gewissen lockeren Zusammenhang der Zellen dieser Pyramidenschicht mit den Zellen des Nucleus Amygdalae (N. A. bei Höhe 24 / Breite 28 cm). Aber an anderen Stellen hat man oft einen ganz anderen Eindruck, z. B. auf Tafel CX sieht man, wie die V. Schicht, die man aus HC durch HD bis nach HE verfolgen kann, die ganze Pyramidenschicht der HE gleichsam bildet, während die VI. Schicht eigentlich nur als ganz schmaler Streifen darunter unter die Pyramidenschicht der HE zieht und diesen Saum bloß bildet. den wir bei Besprechung der Area HE als Py (b) bezeichnet haben, und der tatsächlich aus größtenteils Spindelzellen und horizontalen Zellen besteht. So ließe sich wohl bald das eine, bald das andere Beispiel für die eine und die andere Ansicht anführen, und man muß es als wahrscheinlich bezeichnen, wie schon auch aus der Zellform hervorgeht, daß sowohl die V. als die VI. Schicht in die Pyramidenschicht des Subiculum hinein verfolgt werden können und mit ihr direkt zusammenhängen. Phylogenetisch scheint auch die Ansicht, daß beide Schichten der inneren Hauptschicht sich an der Bildung der Ammonswindung beteiligen, besser begründet; man sehe diesbezüglich [JAKOBs](#) Genese der Fundamentalschichten nach in Kapitel 1, S. 20—24, siehe auch im folgenden § 6, S. 787. Auch bei den übrigen allogenetischen Formationen, z. B. dem Übergang der Area ultracingularis in die Area obtecta, haben wir auch die V. Schicht im Zusammenhang mit diesen allogenetischen Bildungen gefunden (s. S. 470). Hier in HE scheint die III. Schicht der HD nicht in Zusammenhang mit den Zellen der HE, höchstens mit den Zellen ihrer großzelligen Glomeruli könnte ein Zusammenhang (in HE1alpha) bestehen, Uns will es aber scheinen, daß aus solchen "Zusammenhängen" an der Grenze zwischen Iso- und Allocortex überhaupt lieber nicht auf eine Homologie der Schichten geschlossen werden sollte, denn der Zusammenhang ist etwas Lokalanatomisches, und bei einer Entstehung aus verschiedener "Anlage", wie es bei den allogenetischen Formationen, besonders bei den rudimentären und primitiven, der Fall ist, ist jeder Vergleich und jede Homologie von vornherein vergeblich und der anatomische Zusammenhang ein trügerisches Hilfsmittel (siehe auch das 2. Kapitel: über die Entwicklung der Rinde). § 5, 6 und 7 gemeinsam für die ganze Regio hippocampi S. 771—792.

Area dentata.

787

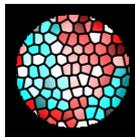
Nach FLECHSIG gehört dieses Gebiet des Uncus und des dorsalen Teiles des Gyrus hippocampi zu den frühmarkreifen primordiales Sinneszentren, und er bezeichnet es als 4a und 4b. Während er den Uncus zum Riechhirn rechnet, zählt er das Subiculum hippocampi und den hinteren Teil des Gyrus fornicatus (LE) zur Geschmacksphäre! — Physiologisch dürfte der Uncus infolge seiner unmittelbaren Verbindung mit dem Tractus olfactorius nicht als Rinde zu bewerten sein, sondern wahrscheinlich als Ganglion. —

Wir haben vorher schon erwähnt, daß die Ammonsformation von einigen Forschern, darunter BRODMANN, als bloße Fortsetzung der VI. Schicht angesehen wird (S. 771) und haben die Gründe, die für und gegen eine solche Annahme sprechen, dort angeführt. Die phylogenetischen Studien von ARIENS, KAPPERS, CHR. JAKOB u. a. haben zur Erkenntnis geführt, daß das Ammonshorn mit seiner einzigen Zellschicht keine Abortivrinde ist, sondern als eine primitive Rinde anzusehen ist; und zwar als die allererste Rindenanlage (s. Abb. 15 und 16 a), welche sich aus dem Corpus striatum in das bishin häutige Pallium vorschiebt und auf dieser primitiven Stufe durch das ganze Tierreich und die ganze Lebensdauer hindurch bleibt. KAPPERS nennt die Ammonsformation daher Archipallium, demgegenüber nennt er die übrige Riechhirnrinde Paläocortex (Uncus usw.) zum Unterschied vom Neocortex, welcher die ganze übrige Großhirnrinde ausmacht. (Wir haben schon erwähnt, daß der Neocortex ungefähr unserem Isocortex [homotypisch und heterotypisch] entspricht und der Paläocortex und Archicortex unserem Allocortex.) Das Archipallium (Archicortex) hat bloß eine Staffel (V und VI = innere Hauptschicht = innere Fundamentalschicht nach CHR. JAKOB), die beiden anderen Rindenarten zwei Zellstaffeln, d. h. die eben genannte innere und dazu die äußere Fundamentalschicht. Nun meint LANDAU, daß diese äußere Staffel im Paläocortex (Uncus) eine andere sei als im Neocortex und daß sich auch an Längsschnitten diese äußere Hauptschicht II und III des Uncus deutlich von II und III des Isocortex durch die Färbung unterscheidet und absetzt. Betreffs der Fortsetzung der Gebilde des Archipalliums auf das Retrosplenium kommt LANDAU zu einer ähnlichen Auffassung, wie wir es auf Abb. 129 dargestellt haben; auch er sieht die Taenia tecta und den Gyrus subcallosus als eine Fortsetzung der Ammonszellschicht an (wie wir LF1 Area ultracingular. post, und LF2 Area obtecta als Fortsetzung von HE1 und HE2 fanden). Ferner sagt er, die Zellen des Gyrus intralimbicus seien die gleichen wie die der Fascia dentata, und er hat insofern recht, als die Zellen im hinteren Induseum dieselbe Form haben wie die Körner der Fascia dentata.



Prof. von Economo

Copyright © August 2005 del autor, como acceso público/ by the author, as Open access. Esta es una investigación de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and original URL (above).



revista
Electroneurobiología
ISSN: 0328-0446