

[Aus dem Institut der Deutschen Hirnforschungsgesellschaft, Neustadt im Schwarzwald
(Direktor: Prof. O. Vogt)]

Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Basalkernkomplex

Von

Harald Brockhaus

Mit 37 Abbildungen

Inhalt

Seite

Einleitung: Problemstellung auf Grund bisheriger Untersuchungen	57
Eigene Untersuchungen	59
I. Vorbemerkungen	59
II. Befunde	60
1. Lemur catta	61
2. Cercopithecus	71
3. Schimpanse	78
4. Mensch	83
III. Vergleichende Übersicht	92
Zusammenfassung	94
Schrifttum	95

Einleitung

Problemstellung auf Grund bisheriger Untersuchungen

Die Untersuchungen, die die feinere Anatomie des Basalkerns (*Meynertsches Basalganglion* im Sinne Koellikers, 1896; *Kern der Linsenkernschlinge* von Meynert; *N. substantiae innominatae* von Brissaud, Forel, C. und O. Vogt) betreffen, sind zu sehr verschiedenartigen, kaum in Einklang zu bringenden Ergebnissen gekommen, je nachdem ob sie vom menschlichen Gehirn oder aber von dem der verschiedenen makro- oder mikrosomatischen Säuger ausgingen. Von den Untersuchern, die dieses Gebiet am menschlichen Gehirn in neuerer Zeit bearbeiteten¹⁾, folgen Roussy und Mosinger (1934) und Hassler (1938) voll und ganz der Abgrenzung Koellikers und unterscheiden in dem im wesentlichen als einheitlich betrachteten Kern vor allem nach topographischen Gesichtspunkten eine Reihe mehr oder weniger scharf getrennter Zellgruppen. Nur Foix und Nicolesco (1925) trennen einen medialen, im *Septum* gelegenen *Noyeau hyperchromatique du septum* von der *Substance innominée* de Reichert ab. Dagegen beschreiben die Autoren der amerikanischen Schulen (Gurdjian, 1927;

¹⁾ Auf die Untersuchungen der älteren Anatomen (Meynert, Ganser, Forel, Honnegger, Brissaud, A. Meyer u. a.) gehe ich ebensowenig wie auf die späteren von Cajal, C. u. O. Vogt, Rose u. a. näher ein, da sie unser Problem nicht berühren.

Rioch, 1929; Loo, 1931; Papez und Aronson, 1934) bei verschiedenen Säugetierarten in diesem Gebiet eine Reihe von Kernen, wobei auf den Begriff des *Basalkerns* oder des *N. substantiae innominatae* überhaupt verzichtet wird.

Gurdjian (Ratte) bezeichnet in Anlehnung an Herrick u. a. den dorsal ins *Septum* hinaufreichenden Teil des Koellikerschen Basalkerns als *Nucleus septalis medialis*, den ventrolateral daran anschließenden Bezirk, der dem medioventralen Teil des Gebiets entspricht, als „interstitial nucleus of the septal portion of the medial forebrain bundle“. Dieser reicht bis zum *N. tractus olfactorius lateralis* (Kappers). Rioch (Carnivoren) bezeichnet den zuerst genannten Kern (wie Johnston u. a.) als *N. parolfactorius medialis* und faßt einen großen Teil des Koellikerschen *Basalkerns* in nicht im einzelnen durchgeführter Abgrenzung mit diesem als „caudal continuation of the medial parolfactory nucleus in the diagonal band of Broca“ zusammen. Loo (*Didelphys virginiana*) und Papez und Aronson (*Pithecus rhesus*) dagegen unterscheiden scharf zwischen einem medialen Teil (*N. medialis septi* und *N. of the diagonal band*) und einem lateralen, der in beiden Arbeiten verschieden abgegrenzt als *N. preopticus magnocellularis* und *interstitialis* (Loo) bzw. als *N. preopticus magnocellularis* (vgl. S. 75, Fußnote!) und *N. ansae peduncularis* (Papez und Aronson) bezeichnet wird. Eine weitere Zusammenfassung dieser Einzelgebiete oder ihr Verhältnis zum *Basalkern* Koellikers wird nicht erörtert. Gegenüber den Untersuchungen am menschlichen Gehirn haben die Abgrenzungen der Amerikaner den Vorzug, daß sie auf strukturellen Verschiedenheiten beruhen.

Der Stand des Problems ist demnach dahin zusammenzufassen, daß auf der einen Seite bei verschiedenen Säugern in dem Gebiet des Meynert-Koellikerschen *Basalganglion* eine Reihe verschieden strukturierter, als selbständige Kerne beschriebener Bezirke abgegrenzt wurden, während auf der anderen Seite beim Menschen das ganze Gebiet als strukturell nahezu einheitlich bezeichnet wird und eine gewisse (mehr oder weniger willkürliche) Unterteilung nach topographischen Gesichtspunkten gegeben wird.

Zur Lösung dieser Frage scheint uns kein Weg geeigneter als der, an die Stelle der bisher zitierten anatomischen Einzelbilder den Versuch einer vergleichend-anatomischen Längsschnittserie zu setzen, in dem die phylogenetische Entwicklung des ganzen Gebietes bei verschiedenen Arten, vor allem der Ordnung der Primaten, untersucht wird.

Dieser Versuch ist mit ähnlicher Fragestellung schon einmal von Kryspin-Exner (1922) gemacht worden. Durch seine sorgfältigen Untersuchungen an einer ganzen Reihe von Säugetierordnungen kommt Kryspin-Exner zu einer Unterteilung des von ihm nach Koelliker abgegrenzten *Basalganglion* in einen medialen und lateralen Abschnitt. Der mediale Abschnitt nimmt die ventralen Partien des *Septum* ein, der laterale erstreckt sich vor allem in der *Substantia innominata* und der Gegend der *Ansa lenticularis*. Die Unterteilung wird vor allem topographisch begründet, aber auch Kryspin-Exner weist schon darauf hin, daß sich im medialen Abschnitt kleinere Zellen als im lateralen befinden (S. 159). Vor allem aber gebührt ihm meines Wissens das Verdienst, als erster darauf hingewiesen zu haben, daß das „*Basalganglion*“ bei den Mikrosmatikern in keiner Weise unterentwickelt, vielmehr stärker entwickelt ist als bei den Makrosmatikern und daß an dieser stärkeren Entwicklung besonders der laterale Abschnitt Anteil hat — ein Befund, den Grünthal (1932) offenbar völlig übersehen hat, der aber von Papez und Aronson (1934), und zwar wohl unabhängig von Kryspin-Exner, ebenfalls erhoben wurde mit dem Unterschied, daß die beiden genannten amerikanischen Autoren an ihr sämtliche Kerne, die sie im Bereich des Koellikerschen *Basalganglion* bei *Pithecus rhesus* unterscheiden (nuclei of the large cell class of the preoptic region), teilnehmen lassen. Leider berück-

sichtigt aber Kryspin-Exner andererseits die feineren strukturellen Verhältnisse so wenig, daß trotz seiner wesentlichen Erkenntnisse eine Lösung der oben aufgeworfenen Frage auch aus seiner Arbeit nicht hervorgeht.

Es ist daher das Ziel der vorliegenden Veröffentlichung, unter exakter Anwendung der zytoarchitektonischen Methode, eine Gliederung des Gebietes bei den einzelnen Arten auf Grund der Struktur zu geben, die Homologisierung seiner einzelnen Unterbezirke bei den verschiedenen Arten durchzuführen und das phylogenetische Schicksal dieser so gleichgesetzten Bezirke zu verfolgen. Obwohl sich die Darstellung auf Vertreter der Ordnung der Primaten und Prosimien beschränkt, wurden auch Vertreter anderer Säugetierordnungen eingehend untersucht und zum Vergleich herangezogen. Es soll auf diese Weise versucht werden, sowohl den eingangs erwähnten Widerspruch, in dem sich die menschlichen und vergleichend-anatomischen Untersuchungen miteinander befinden, aufzuklären als auch die Befunde Kryspin-Exners nachzuprüfen und zu vertiefen.

Eigene Untersuchungen

I. Vorbemerkungen

Material, Nomenklatur usw.

Untersucht wurden aus der Sammlung von C. und O. Vogt von den Gehirnen der Prosimien- und Primatenreihe die Frontalschnittserien von:

Lemur catta	Ha 7
Cercopithecus	A 5 r
Schimpanse	A 119 l
Mensch	A 58 r und A 43 r

Als Vertreter anderer Säugetierordnungen wurden außerdem noch untersucht die Schnittserien von:

Hund	Serie Rolf
Kaninchen	„ Lep. can. 111
Maus	„ Ms 5 (frontal), Ms 4 (horizontal und Ms 3 (sagittal)
Didelphys mars.	„ Did L 1

Die Serien lagen zum Teil in lückenlosen Schnittserien, zum Teil in dichten Stufenserien vor; sie waren sämtlich nach Nissl mit Kresylviolett gefärbt.

Abkürzungen

A	= <i>N. amygdalae</i>	Pal	= <i>Pallidum</i>
B	= <i>N. basalis</i>	Pt	= <i>Putamen</i>
B.comp	= <i>Pars compacta n. basalis</i>	Pth	= <i>Prothalamus (preoptic area)</i>
B.dif	= <i>Pars diffusa n. basalis</i>	pTb	= <i>N. paratubercularis</i>
C.a.	= <i>Commissura anterior</i>	Pz	= <i>Pyramidenzelle</i>
Cd	= <i>N. caudatus</i>	S	= <i>Septumgrau</i>
C.i	= <i>Capsula interna</i>	Spz	= <i>Spindelzelle</i>
D.a	= <i>N. diagonalis angularis</i>	Tb.l	= <i>Area tuberculi olfactorii lateralis</i>
D.s	= <i>N. diagonalis septalis</i>	Tb.m	= <i>Area tuberculi olfactorii medialis</i>
D.v.	= <i>N. diagonalis ventralis</i>	Tb.p	= <i>Tuberculum olfactorium profundum</i>
L.e	= <i>Lam. pallidi externa</i>	Tb.p.l	= <i>Tub. olf. prof. laterale</i>
L.i	= <i>Lam. pallidi interna</i>	Tb.p.m	= <i>Tub. olf. prof. mediale</i>
N.tr.o.l	= <i>N. tractus olfactorius lateralis</i> (Kappers)	V	= <i>Ventriculus lateralis</i>
Nz	= <i>Nervenzelle</i>		

Einige Bemerkungen zur Nomenklatur: Von einer normalanatomischen Untersuchung kann keine endgültige Klarheit über die Einordnung des *Basalkerns* in funktioneller Hinsicht und über die Stellung seiner einzelnen Teile im Leitungssystem erwartet werden. Dementsprechend ist auch die Nomenklatur lediglich eine vorläufige. Die offenbar bestehende heterogene Natur der einzelnen Unterabschnitte, wie sie in der Literaturbesprechung zum Ausdruck kam und sich bei den eigenen Untersuchungen bestätigte, habe ich dadurch andeuten wollen, daß ich von dem Ganzen nicht mehr als „*Basalkern*“ oder „*Basalganglion*“, sondern als „*Basalkernkomplex*“ spreche. Die Bezeichnung „*Basalkern*“ selbst möchte ich für den bei den Anthropomorphen und beim Menschen den größten Teil ausmachenden lateralen Abschnitt reservieren an Stelle der vergleichend-anatomisch nicht haltbaren Bezeichnung *N. substantiae innominatae*. Dafür spricht vor allem die Erwägung, daß es dieser Teil gewesen ist, den die älteren und auch neueren Anatomen (Meynert, Koelliker, Kappers, Greving, Gagel u. a.) mit der Bezeichnung „*Basalkern*“ gemeint haben. In der Bezeichnung der Kerne der einzelnen Gruppen, die mit dem eigentlichen *Basalkern* zusammen den *Basalkernkomplex* bilden, habe ich dagegen jede Bezugnahme auf den *Basalkern* vermieden, um dadurch ihre (vermutete) weitgehend selbständige Stellung zum Ausdruck zu bringen. Andererseits kommt aber durch die Bezeichnung „*Basalkernkomplex*“ eine gewisse Zusammengehörigkeit der so vereinten Bezirke zum Ausdruck, auf die in der vergleichenden Schlußübersicht im einzelnen eingegangen wird.

II. Befunde

Im *Basalkernkomplex*, den ich mit Kryspin-Exner in der von Koelliker (1896, S. 456—458) für das „*Meynertsche Basalganglion*“ beim Menschen angegebenen Ausdehnung und Abgrenzung verstehe, unterscheide ich bei allen von mir untersuchten Säugern drei Gruppen. Diese Gruppen stellen architektonische Einheiten höherer Ordnung dar; phylogenetisch sind sie durch ein jeweils verschiedenes Schicksal unterschieden und damit auch auf diese Weise als Einheiten charakterisiert. Die Gruppen, die bei allen Säugern, sowohl in ihrer Struktur, als auch in ihrer Lage (vgl. Abb. I und 12) so ähnlich sind, daß sie unzweifelhaft miteinander gleichgesetzt werden können, sind folgende (vgl. auch Abb. 1):

1. Die *Kerngruppe des diagonalen Bandes Broca*. Diese am weitesten medial und oral gelegene Gruppe liegt der medialen Hirnwand dicht an, reicht dorsalwärts ins *Septum* hinauf und zieht sich, stets den Fasern des *diagonalen Bandes* von Broca folgend ventral- und ventrolateralwärts ein Stück in die *Substantia perforata anterior* hinein. Die Bezeichnung dieser Gruppe ist ihrer Lagebeziehung zum *Diagonalen Band* Brocas entsprechend gewählt: *N. fasciculi diagonalis*, hier kurz *N. diagonalis* (D).

2. Die *tuberkuläre Gruppe*. Sie ist räumlich dem *Tuberculum olfactorium* deutlich zugeordnet und entspricht diesem auch in der Höhe ihrer Entwicklung.

3. Die letzte Gruppe bildet der eigentliche *Basalkern* (*Nucleus basalis*, B). Er liegt lateral und dorsal von der *tuberkulären Gruppe* und wahrt stets eine —

bei den verschiedenen Arten verschieden stark ausgeprägte — Lagebeziehung zum *Pallidum*.

Ich beginne mit der Beschreibung der genannten drei Gruppen bei dem Vertreter der noch zu den Makrosmatikern zu zählenden Halbaffen, *Lemur catta*. Dabei sollen gleichzeitig die Verhältnisse der von mir untersuchten, niederen Makrosmatiker, soweit sie bauliche Besonderheiten zeigen, besprochen werden.

1. *Lemur catta*

Abb. 1

zeigt die Lageverhältnisse des *Basalkernkomplexes* bei *Lemur catta* in einer stark schematisierten Skizze, die mit nur relativ geringfügigen Abänderungen auch für die meisten

anderen Makrosmatiker Geltung hat. Die einzelnen Gruppen sind in ihr in eine Frontalebene projiziert.

Dadurch kommt allerdings die bei den Makrosmatikern besonders starke orokaudale Ausdehnung des Komplexes nicht zur Geltung. In Wirklichkeit liegen die lateralen Teile des Komplexes sehr viel weiter kaudal, und zwar nicht nur die des ganzen Komplexes, sondern auch die jeder einzelnen Gruppe (dick umrandete Gebiete). So liegt von der medialen, sich dorsalwärts erstreckenden *diagonalen Gruppe* (**D**) der *N. diagonalis septalis* (**D.s**) am weitesten oral im ganzen

Komplex, der ventrolateral liegende *N. diagonalis ventralis* (**D.v**) liegt dagegen sehr viel weiter kaudal, noch mehr kaudal als die medialen Bezirke der lateral anschließenden *tuberkulären Gruppe*. Die Lagebeziehung der beiden medialen Bezirke dieser Gruppe, *Tuberculum olfactorium profundum mediale* und *laterale* zu den entsprechenden *Tuberculum olfactorium*-Feldern ist angedeutet. **Tb.p.m** und **Tb.p.l** erstrecken sich den beiden Feldern entsprechend bei den verschiedenen Makrosmatikern sehr verschieden weit in oraler und kaudaler Richtung. Der hier links anschließend eingezeichnete *N. paratubercularis* (**pTb**) liegt in Wirklichkeit nicht lateral, sondern völlig kaudal vom *Tuberculum laterale* und grenzt dabei — wie auch im Schema angedeutet — lateral an den *N. tractus olfactorius lateralis* und den orodorsalsten Teil des Mandelkerns. Der hier dorsal von **pTb** eingezeichnete eigentliche *Basalkern* (**B**), der sich (bei *Lemur*) vor allem zwischen den beiden Pallidumgliedern dorsalwärts erstreckt, liegt sehr viel weiter kaudalwärts als alle übrigen Teile des Komplexes. Bei den nicht zu den Primaten gehörenden Makrosmatikern ist dieser Anteil in Ausdehnung und Zellreichtum bedeutend geringer entwickelt und sehr viel weniger in die *Lam. pallidi interna* eingelagert. Er liegt bei diesen vielmehr kaudal vom *Pallidum laterale* und nimmt dessen ganzes Areal, nicht wie bei *Lemur* nur den ventralen Teil, ein.

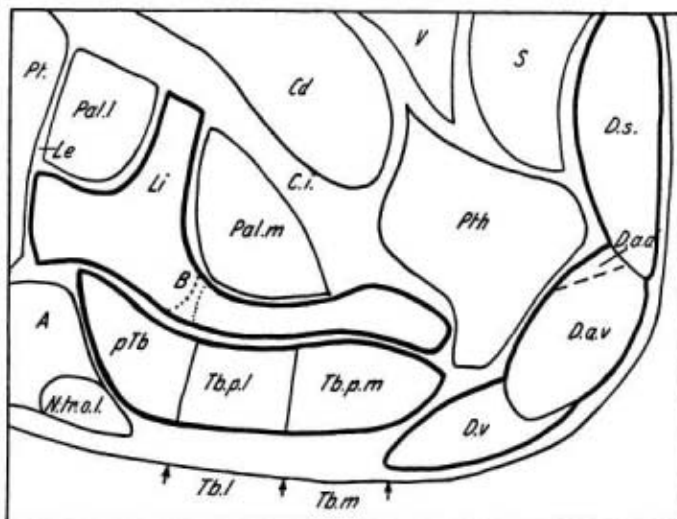


Abb. 1. Schematische Lageskizze der einzelnen Gruppen des Basalkernkomplexes bei den Makrosmatikern unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den makrosomatischen Prosimien.
Erklärung s. Text!

a) Die Kerngruppe des diagonalen Bandes

Die Gruppe ist durch kleinere, dichter und gleichmäßiger gelagerte Zellen von der *tuberkulären Gruppe* und dem eigentlichen *Basalkern* abgehoben. Durch die beiden letzteren Struktureigentümlichkeiten bilden ihre Unterabteilungen — ebenfalls im Gegensatz zu den beiden anderen Gruppen — deutliche, in sich abgeschlossene Kerne.

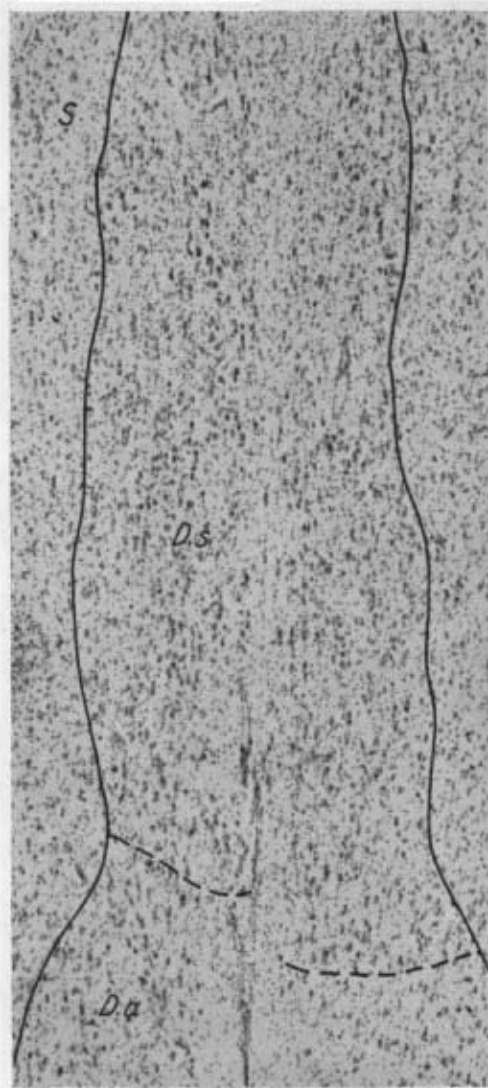


Abb. 2.

Der orodorsale Kern dieser Gruppe, der *N. diagonalis septalis* (**D.s**, *N. septalis medialis* Gurdjian, Loo; *N. parolfactorius medialis* Rioch) in größter Ausdehnung. Der Kern reicht oben noch um etwa ein Drittel über den Bildrand hinaus. Der helle Streifen in der Mitte ist die zellarme Verschmelzungsstelle der beiden medialen Hemisphärenwände. Ventral wird der *N. diag. sept.* beiderseits von den orodorsalen Ausläufern des *N. diag. angularis* (**D.a**) begrenzt.

Struktur: Dicht gelagerte, nach dem lateralen Rand zu etwas aufgelockerte, mittelgroße, meist plumpe Pz; deutlich größer und tigroidreicher als die lateral anschließenden Zellen des eigentlichen *Septumgraus*. In der Nähe der Mittellinie, ebenso ganz dorsal finden sich stets größere, schlankere und stärker gefärbte Formen.

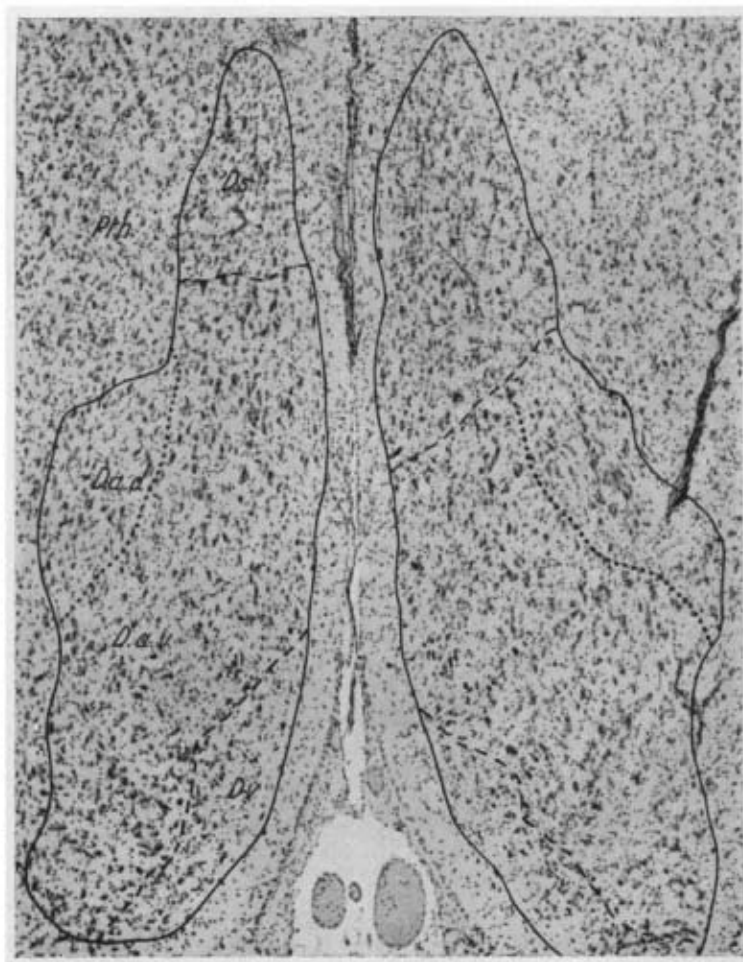
Abb. 3.

Ca. 0,5 mm kaudal und etwas ventral von der vorigen Stelle. Oben beiderseits der kaudoventrale Rest des *N. diag. sept.*, rechts größer als links. Ventral anschließend der *N. diagonalis angularis* in voller Ausdehnung. In seinem ventralen Hauptteil (**D.a.v**) sind die Nz größer, lockerer gelagert und tigroidreicher als in **D.s**, mit kräftig gefärbten, ziemlich langen Fortsätzen in verschiedenen Richtungen. Kerne groß, oval, hell mit deutlichem Nucleolus. An der dorso-lateralen Fläche dieses Teiles kann man beiderseits einen Bezirk abtrennen, in dem die Nz etwas kleiner, schlanker und mehr

Abb. 2. Lemur catta. Ha 7 485. Vergr. 50 : 1.
Ph. 22997

zugartig parallel geordnet sind (*Diagonalis angularis dorsalis*, **D.a.d**, punktierte Linie). Doch findet man die gleichen kleineren Zellformen auch verstreut zwischen den größeren Zellen des ventralen Hauptteils.

Beiderseits ventromedial der orale Beginn des kleinzelligen *N. diag. ventralis*. Infolge der mehr kaudalen und ventralen Lage gehört das lateral angrenzende Gewebe

Abb. 3. *Lemur catta*. Ha 7 503. Vergr. 50:1. Ph. 23000

beiderseits nicht mehr zum *Septumgrau*, sondern schon zum *Prothalamus*¹⁾ (*preoptic area* der Amerikaner).

Abb. 4 und 5

bringen die beiden beschriebenen Kerne vom Gehirn des Kaninchen und des Opossum. Die Gleichsetzung von **D.s** und **D.a** mit den entsprechenden Kernen im Lemurengehirn ist unzweifelhaft. Beim Kaninchen ist die außerordentliche Entwicklung des *N. diagonalis septalis* bemerkenswert (auf andern Schnitten noch auffallender). Die Zellen dieses Kernels sind im Verhältnis zu denen des *Diagonalis angularis* und den andern Gebieten des Komplexes deutlich größer als bei Lemur. Bei *Didelphys* ist dieser Kern ebenfalls gut entwickelt, doch gegenüber dem *Diagonalis angularis* nicht so ausgeprägt. Auch bei diesem Tier sind die Zellen beider Kerne im Vergleich zu denen der übrigen Kerne des Komplexes, besonders des *Basalkerns* selbst, erheblich größer als bei den

¹⁾ Diese Bezeichnung, unter der der oral vom absteigenden *Fornix* gelegene Teil des *Hypothalamus* — mit Ausnahme des *N. supraopticus* und *paraventricularis* — gemeint ist, wurde in Anlehnung an die Bezeichnung *N. praethalamicus* von Winkler und Potter gebildet (*pro-* = gr. *πρὸ* = lat. *prae-*).

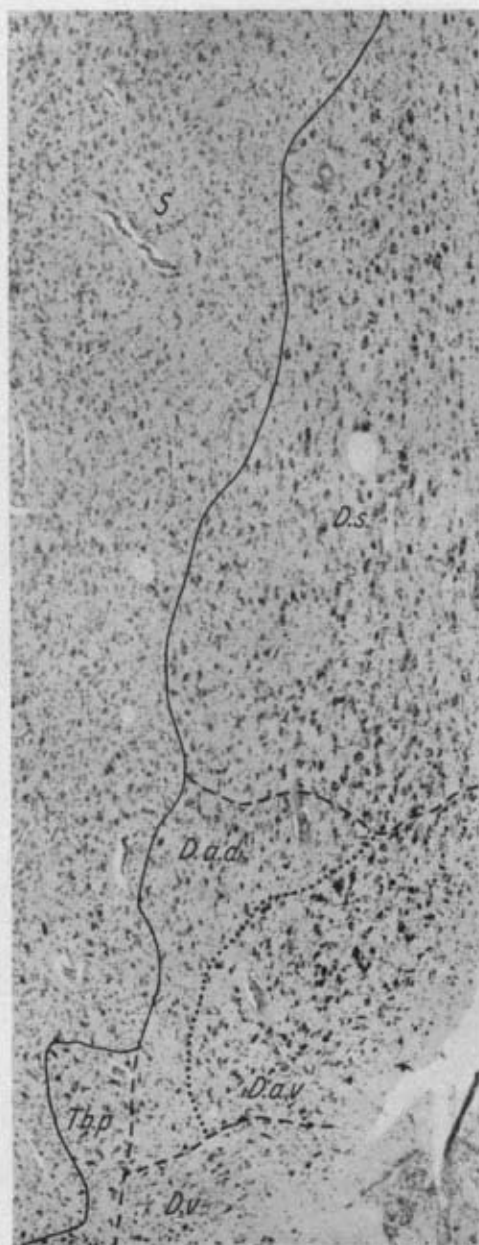


Abb. 4. Kaninchen, Lep. cun. III 311. Vergr. 50:1.
Ph. 23016

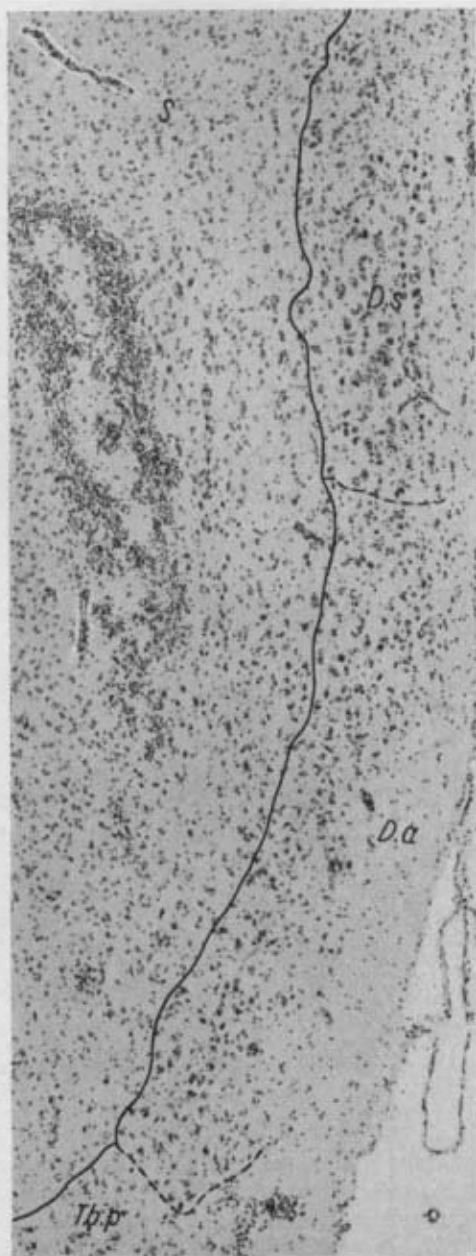


Abb. 5. Didelphys. Did. L. I 47. Vergr. 50:1.
Ph. 23017

Primaten. Beim Kaninchen läßt sich im *Diagonalis angularis* ebenfalls ein dorso-lateraler, etwas kleinzelligerer und wesentlich zellärmerer Bezirk (**D.a.d**) von dem ventralen Hauptteil (**D.a.v**) abtrennen. Bei Didelphys habe ich diese Unterteilung nicht gefunden. Zellen des eigentlichen *Basalkerns* finden sich in der *diagonalen Kerngruppe* weder bei diesen beiden Tieren noch bei anderen untersuchten Makrosomatikern (mit Ausnahme des Hundes!) ein Befund, der im Vergleich mit den Verhältnissen bei

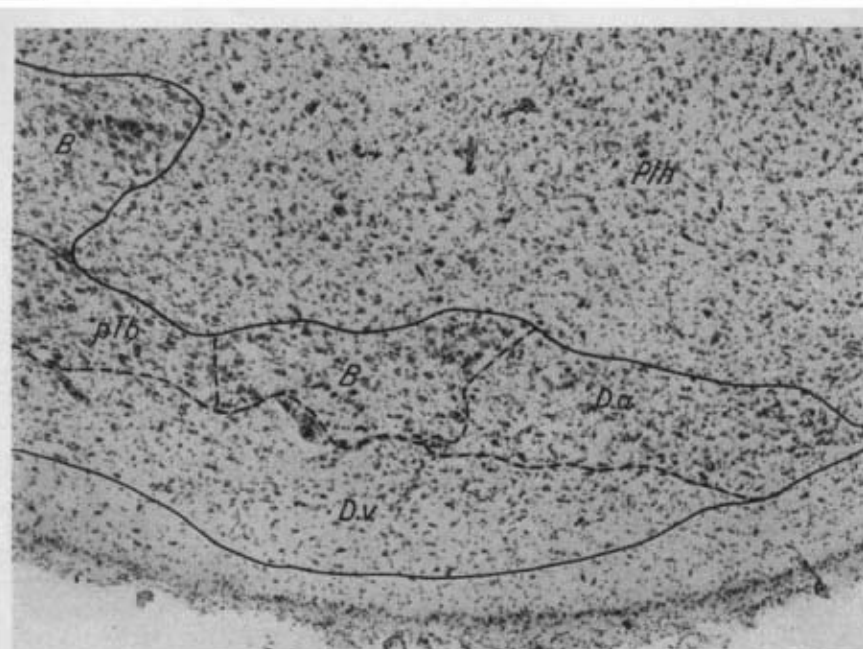


Abb. 6. Lemur catta. Ha 7 563. Vergr. 50:1. Ph. 23004

den höheren Primaten bemerkenswert ist. Ferner bestehen bei beiden Arten, ebenso wie bei den übrigen von mir untersuchten Makrosmatikern, beide Kerne fast nur aus einer Zellart, sind also weitgehend isomorph. Dies ist besonders gegenüber den höheren Primaten und dem Menschen bemerkenswert.

Abb. 6. (Lemur catta.)

Rechts unten der kaudale Rest des *N. diagonalis angularis*, lateral anschließend der *N. diagonalis ventralis* (**D.v.** bildet zusammen mit dem *Diagonalis angularis* den *N. of the diagonal band* von Loo bei Didelphys). Links ein Stück des *N. paratuberculosis*, dorsal von **D.v.** verstreute Gruppen und einzelne Zellen des *Basalkerns* selbst. In seinem oralen Teil wird der *Diagonalis ventralis* noch ein Stück von der Rinde des *Tuberculum olfactorium* überdeckt, in seinem kaudalen Hauptteil liegt er, sich schräg kaudolateralwärts erstreckend, frei an der basalen Hirnoberfläche.

Nz: wesentlich kleiner als die des *Diagonalis septalis* und *angularis*, pyramiden- oder plump spindelförmig, karyochrom, mit relativ großem, hellem Kern und nur sehr kurzen Fortsätzen. Zwischen den kleinen Nz finden sich stets einige größere Formen. Ziemlich dichte, vorwiegend horizontale Lagerung.

b) Die tuberkuläre Gruppe

Unter den hier beschriebenen Arten verfügt allein Lemur catta über eine gut ausgebildete *tuberkuläre Gruppe* des *Basalkernkomplexes*. Dies wird verständlich durch die enge Zugehörigkeit dieser Gruppe zur Rinde des *Tuberculum olfactorium*, die ja nur bei den zu den Makrosmatikern rechnenden Halbaffen gut entwickelt ist. Über die Lage dieser Gruppe vergleiche die Beschreibung der Abb. 1. In ihrem oralen Abschnitt bildet sie die „tiefe Schicht“ der *Tuberculum-rinde* („dritte Schicht“ von Ganser, 1882, und *ganglionäre Schicht* von Calleja, Cajal und Beccari, 1910). Mit ihrem kaudalen Abschnitt überragt sie das

Tuberculum olfactorium kaudal- und lateralwärts und liegt dann frei an der Oberfläche der *Substantia perforata anterior*. (Es dürfte wohl vor allem dieser Teil sein, den Beccari als die Fortsetzung der Ganglionärschicht seines *Lobus parolfactorius* in sein *Planum septale* bei den Makrosomatikern bezeichnet.)

Die Gruppe ist gekennzeichnet durch einen größeren Zelltyp als in der vorigen Gruppe, der dem des eigentlichen *Basalkerns* wesentlich näher steht, ferner durch die enge topographische Zuordnung der Kerne des oralen Abschnittes zu den Feldern des *Tuberculum olfactorium*.

In ihr unterscheide ich die Bezirke: *Tuberculum olfactorium profundum mediale* (**Tb.p.m**) und *laterale* (**Tb.p.l**), die zusammen den oralen Abschnitt der Gruppe bilden, und den den kaudalen Abschnitt einnehmenden *N. paratubercularis* (**pTb**).

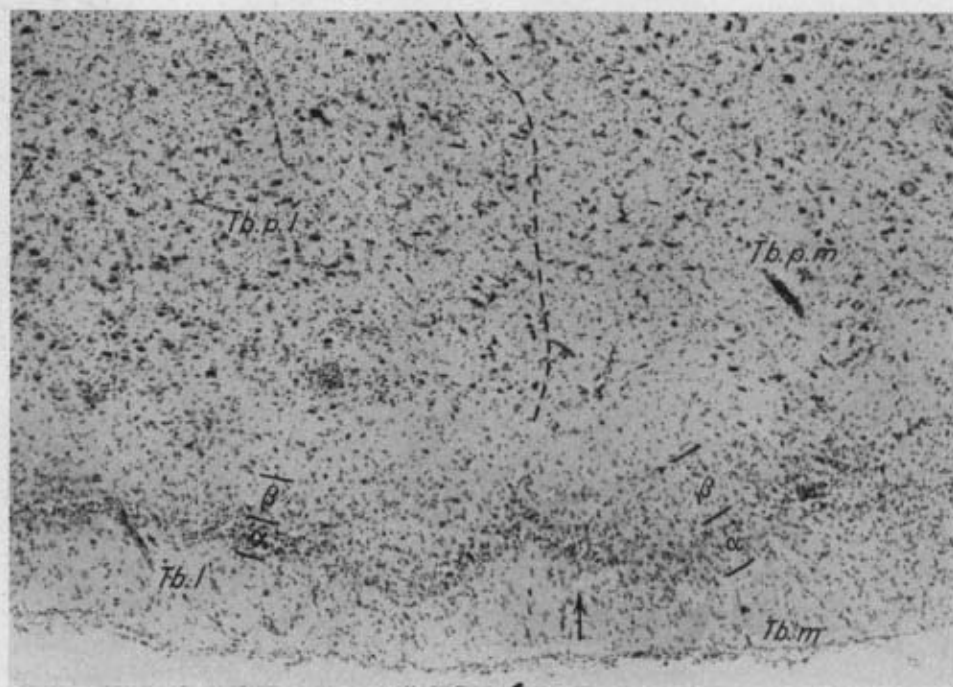


Abb. 7. *Lemur catta*. Ha 7 524. Vergr. 50:1. Ph. 23024

Abb. 7

zeigt eine Stelle aus dem kaudalen Teil des *Tuberculum olfactorium*. Links das laterale Feld, *A. tuberculi olfactorii lateralis* (**Tb.l**), rechts vom Pfeil die *A. tuberc. olf. medialis* (**Tb.m**)¹⁾. An der durch den Pfeil gekennzeichneten Stelle plötzlicher Strukturwechsel: In **Tb.l** breite *Zonalis* und schmales zweischichtiges Zellband mit einer dichten Außenschicht α und einer etwas breiteren, wesentlich lockereren Innenschicht β . In **Tb.m** dagegen: *I* schmäler, weniger scharf gegen das Zellband abgesetzt, das Zellband selbst wesentlich breiter und (hier) stärker gewunden. Die Außenschicht α breiter, weniger dicht und etwas kleinzelliger, die Innenschicht β ebenfalls breiter, lockerer als α , von

¹⁾ Über die Rinde des *Tuberculum olfactorium* bei den höheren Primaten s. die vorhergehende Mitteilung im gleichen Heft dieser Zeitschrift.

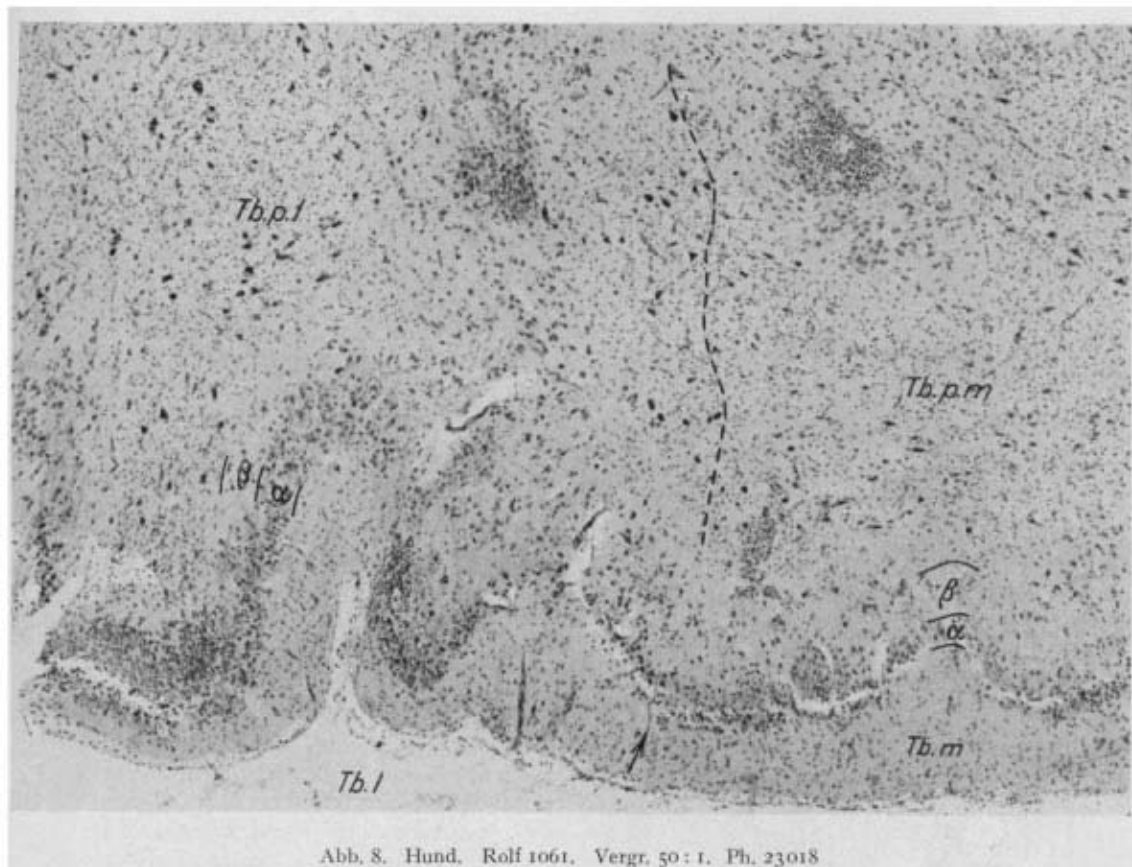


Abb. 8. Hund. Rolf 1061. Vergr. 50 : 1. Ph. 23018

annähernd gleicher Zelldichte und -größe wie in **Tb.l**. Das Zellband ist (an anderer Stelle) mehrfach durch ungleich große, sehr kleinzellige Callejasche Inseln durchbrochen. Nach innen vom Zellband folgt in beiden Feldern ein sehr zellarmer Zwischenraum, in **Tb.m** breiter als in **Tb.l**. Dorsal anschließend links das *Tuberculum olf. profundum laterale*, rechts *Tuberculum olf. profundum mediale*. In Fortsetzung des Pfeils findet sich zwischen beiden eine scharfe Strukturgrenze:

Tb.p.l: Nz gegenüber **Tb.p.m** plumper und auch etwas größer (die geringe Größendifferenz kommt allerdings in der Abbildung nicht zum Ausdruck), mit mehr grobscholliger Nisslsubstanz. Sehr viel gliareicher.

Tb.p.m: Nz lockerer und unregelmäßiger gelagert, schlanker, etwas kleiner, mit längeren Fortsätzen, gleichmäßig dunkler gefärbt. Geringere Gliadichte.

Abb. 8

zeigt die gleiche Gegend beim Hund. Auch hier links vom Pfeil **Tb.l**, rechts **Tb.m**. Die hier stärkere Größenzunahme der Zellen in **Tb.l** ermöglicht eine ganz scharfe Grenzziehung. Ebenso deutlich ist die Grenze zwischen **Tb.p.l** und **Tb.p.m**. Der Unterschied in der Zellart ist hier wesentlich größer als bei *Lemur catta*. Ob die Größenzunahme der Nz mit derjenigen im Zellband des lateralen Rindenfeldes in Beziehung steht, kann ich nicht entscheiden. Während die Nz in **Tb.p.m** eine relativ gleichmäßig mittelstarke Färbung des Zelleibes zeigen, weisen die von **Tb.p.l** eine so regelmäßige und vollendet stichochrome Anordnung der Nisslsubstanz auf, wie ich sie noch bei keinem andern Tier beobachten konnte. Der für *Lemur* und andere Makrosomatiker charakteristische Dichtigkeitsunterschied zwischen beiden Bezirken fällt hier fort. Dabei ist aber zu

bemerken, daß der ganze *Basalkernkomplex* des Hundes ein außerordentlich lockeres Zellgefüge besitzt.

Abb. 9

stammt von einem Schnitt 0,45 mm kaudal von dem der Abb. 7. Unten der kaudale Rest des *Tuberculum olfactorium* mit der Feldergrenze. Die Zellbandstruktur (Zweischichtung) ist nicht mehr so deutlich wie in Abb. 7. Der dorsal anschließende, zellarme Raum ist verschmälert. Im Bereich von **Tb.p** ist eine enorme Zellverdichtung eingetreten: der orale, noch von der Rinde des *Tuberc. olf.* überlagerte Beginn des kaudalen Abschnittes der *tuberkulären Gruppe*, der *N. paratubercularis* (**pTb**). Auf Grund der sehr ähnlichen Zellart und der unmittelbar anschließenden Lage darf man wohl den *N. paratubercularis* als die kaudale Fortsetzung der tiefen Tuberkulumschicht (**Tb.p**), vor allem ihres lateralen Unterbezirks **Tb.p.l**, auffassen. Die Zellen der linken Hälfte von **pTb** sind — auch in der Abbildung noch eben erkennbar — etwas größer als die der rechten. Ganz oben die hier schon ziemlich zahlreichen, großen Zellen des *Basalkerns* selbst.

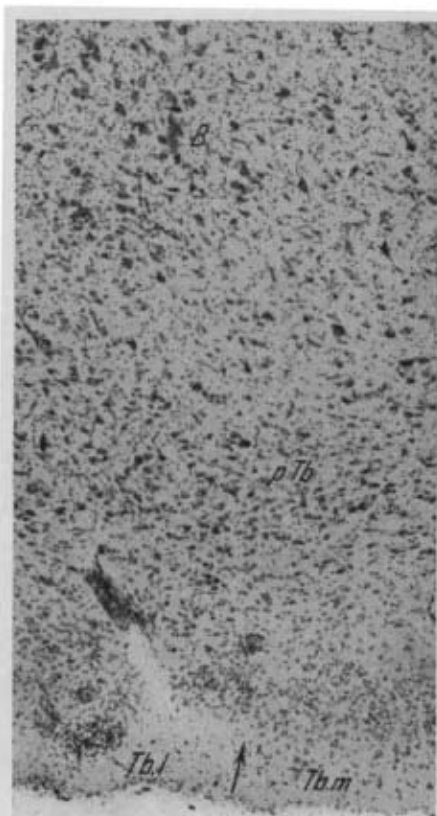


Abb. 9. *Lemur catta*. Ha 7 542. Vergr. 50:1.
Ph. 23 002

Abb. 10

0,3 mm kaudal von Abb. 9. Das Zellband des *Tuberculum olfactorium* ist völlig verschwunden. Seine Stelle ist medial vom kleinzelligen *N. diagonalis ventralis*, lateral vom *N. paratubercularis* eingenommen. Der letztere wird in seinem lateralen Teil von einem Gefäß durchbrochen. Dorsal die deutlich größeren Zellen des eigentlichen *Basalkerns*. Lateral an **pTb** anschließend der Beginn des *N. tractus olfactorius lateralis*.

pTb erscheint hier in seiner charakteristischen Struktur: vorwiegend mittelgroße Pz und plumpe Spz in meist schräger, nach dorsolateral aufsteigender Lagerung. Der Größenunterschied gegenüber den kleinen Zellen von **D.v** und den großen von **B** ist deutlich. Zwischen diese eingestreut finden sich wenige große (**B**) Zellen und kleine Gruppen sehr kleiner Nz, die zum Teil — wie die mit einem Kreuz bezeichnete Gruppe — versprengte Inseln striatalen Ursprungs sind.

c) Der Basalkern

(Lateraler Abschnitt des *Ganglion basale* von Kryspin-Exner)

Aus der Lageskizze, Abb. 1, sowie den Abb. 6, 9, 10 und 11 geht die Lage des Kerns bei *Lemur catta* zur Genüge hervor. Er liegt danach mit seinem Hauptteil in der *Lamella pallidi interna* bis hinauf zur inneren Kapsel, weniger ausgedehnt und zellreich im ventralen Areal des lateralen Pallidumgliedes, zum Teil mit dessen Zellen vermischt, und wieder etwas zellreicher in der *Lamella pallidi externa*. Wie schon S. 61 erwähnt, liegt bei niederen Säugern (Kaninchen, Maus,

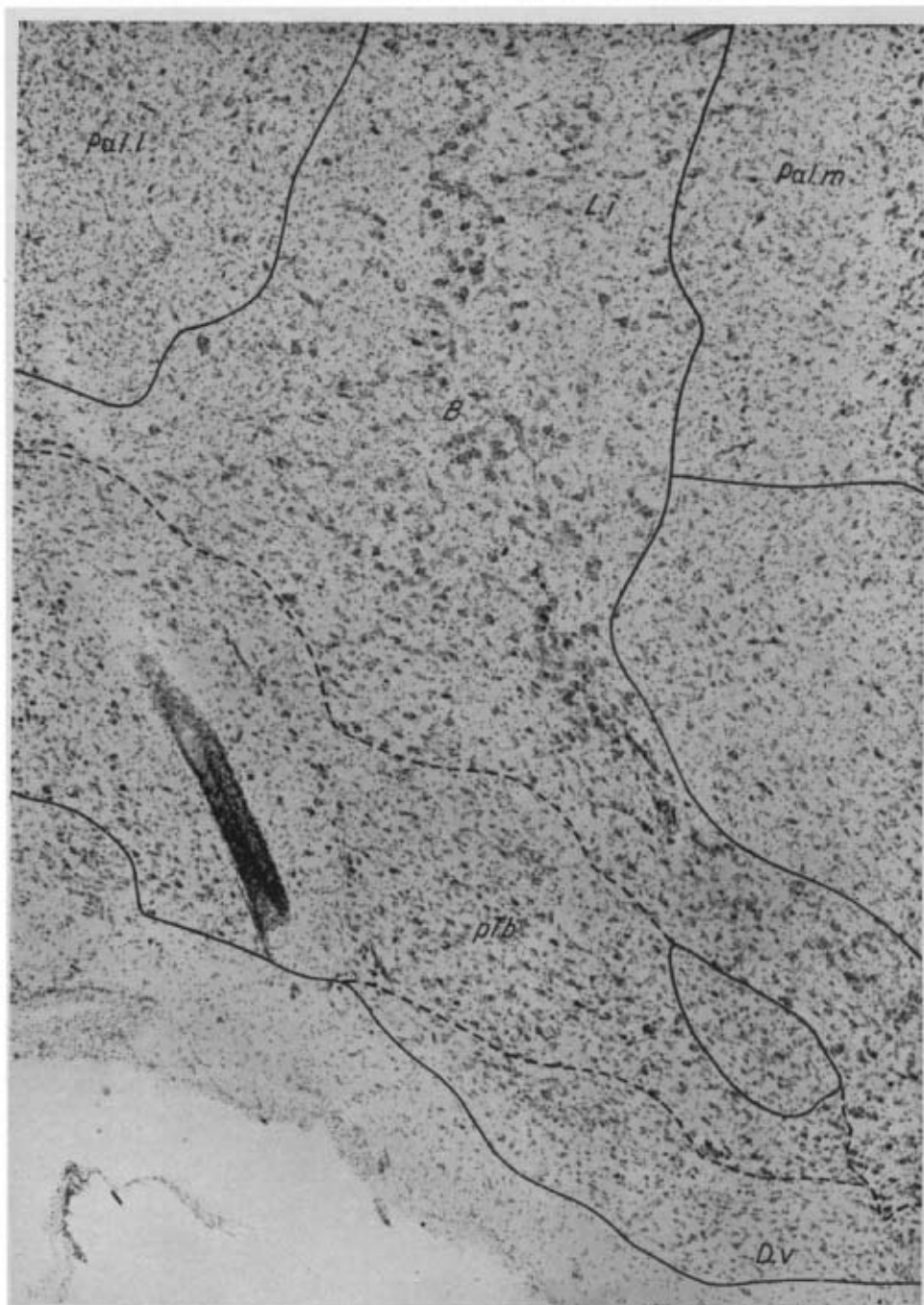


Abb. 10. Lemur catta. Ha 7 554. Vergr. 50:1. Ph. 23001

Didelphys) seine Hauptmasse kaudal vom *Pallidum laterale*. Dadurch und durch die weit weniger deutlichen Strukturdifferenzen ist es wohl auch zu erklären, daß Loo diesen Teil des Kernes bei *Didelphys* gar nicht erwähnt. Mehrere dichte

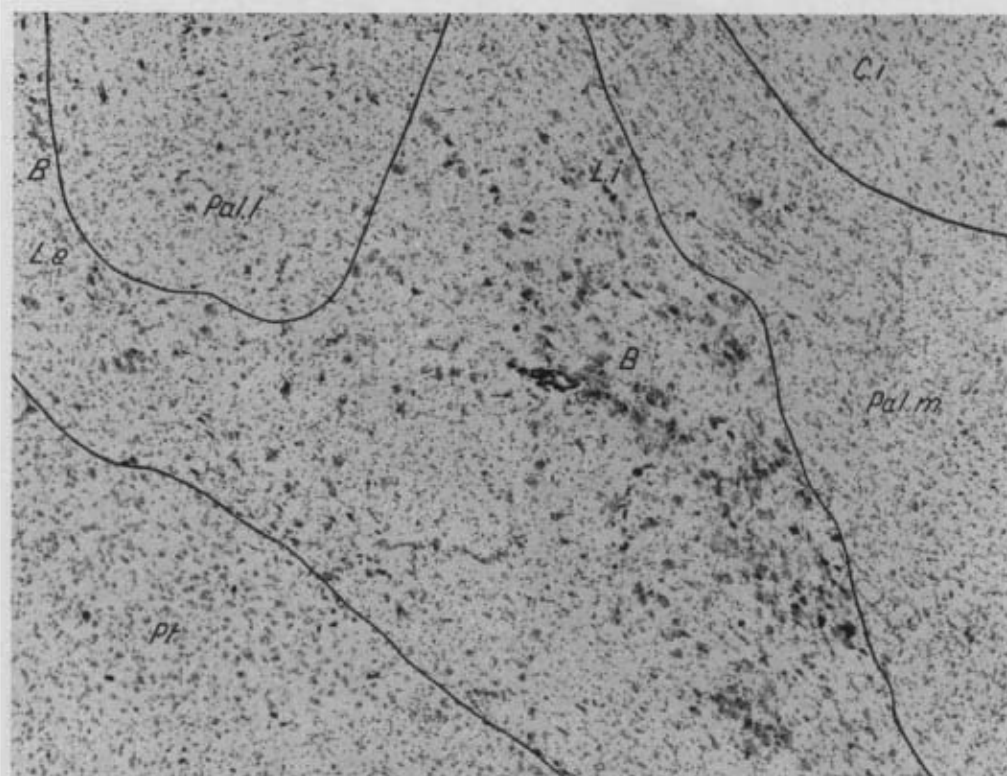


Abb. 11. Lemur catta. Ha 7 659. Vergr. 50 : 1. Ph. 22998

Zellgruppen und einzelne Zellen liegen stets ventral vom *Pallidum* in der *Substantia innominata*. Diese Gruppen sind bei Lemur relativ gering entwickelt. Sie entsprechen dem „Kern des basalen Längsbündels“ von Ganser (1882) beim Maulwurf und dem *N. preopticus magnocellularis* und *interstitialis* von Loo (Didelphys).

Abb. 10

zeigt den Hauptteil des Kernes, der sich dorsal vom *N. paratubercularis* zwischen lateralem und medialem Pallidumglied in der *Lam. pallidi interna* dorsalwärts erstreckt.

Abb. 11.

Von einem Schnitt etwa 2,5 mm kaudal von dem der Abb. 10. Der kaudale Teil des *Basalkerns*, ebenfalls zum größten Teil innerhalb der *Lam. interna* liegend, erweckt den Eindruck eines dritten, selbständigen Pallidumgliedes. Links von diesem Hauptteil finden sich im ventralen *Pallidum laterale* zwischen Pallidumzellen zahlreiche Basalkernzellen. Nur ganz oben links findet man Pallidumzellen ohne jede Beimischung von **B**-Zellen. Im medialen Pallidumglied dagegen sieht man nur höchst selten einmal eine vereinzelte **B**-Zelle. Ganz links in der *Lam. externa* sammeln sich die großen Basalkernzellen wieder zu dichten, aber sehr kleinen Gruppen. Die Lagebeziehung zum *Pallidum laterale* ist — wie schon oben erwähnt — bei den niederen Makrosomatikern bei allgemein geringerer Entwicklung des *Basalkerns* noch stärker ausgeprägt. Auf den engen Zusammenhang von *Basalkern* und *Pallidum* hat schon Grünthal (1932) hingewiesen.

Über die feinere Histologie des Basalkerns liegen Untersuchungen vor allem vom menschlichen Gehirn vor (s. unten S. 90). Die Verhältnisse bei Lemur weichen von diesen Befunden, soweit dies am Nisslbild feststellbar ist, nicht wesentlich ab. Die auffallende Zellgröße, die Lagerung in einzelnen Gruppen, die feinere Zellstruktur, charakterisiert durch den relativ großen, exzentrisch liegenden, glattwandigen Kern mit großem Nucleolus, die bröckelige Anordnung und randständige Verklumpung der Nisslsubstanz, sind den dort geschilderten Verhältnissen durchaus ähnlich. Die Zellform ist bei Lemur im Gegensatz zu den höheren Primaten mehr rundlich-plump. Pigment habe ich im Nisslbild weder bei Lemur noch bei anderen niederen Makrosmatikern gefunden. Doch spielt hier wohl auch das Alter der Tiere eine Rolle.

Die nicht sehr zahlreichen, in der *diagonalen Gruppe* verstreuten Zellen sind allgemein etwas kleiner, fortsatzreicher und gleichmäßiger dunkel gefärbt als die des Hauptteils (Andeutung einer Unterteilung des Basalkerns in eine *Pars diffusa* und eine *Pars compacta*, vgl. S. 91).

Zusammenfassung

Im Bereich des *Basalkernkomplexes* wurden bei Lemur catta ebenso wie bei niederen Makrosmatikern drei Gruppen unterschieden: eine oromediale, *diagonale Gruppe* (Kryspin-Exners medialer Anteil), eine *tuberkuläre Gruppe* und der eigentliche *Basalkern* (lateral Anteil von Kryspin-Exner). Die beiden ersten Gruppen wurden noch einmal in je drei Unterbezirke unterteilt.

Infolge seiner Stellung in der Systematik als makrosomatischer Halbaffe, der den Primaten von allen Säugerordnungen am nächsten steht, bildet Lemur catta eine günstige Zwischenstufe zum Vergleich der Bauverhältnisse des *Basalkernkomplexes* bei den mikrosomatischen Primaten und den tiefer stehenden Makrosmatikern. Gegenüber diesen kann allgemein gesagt werden, daß unter den von mir untersuchten Vertretern der einzelnen Ordnungen kein Tier eine höhere Differenzierung des *Basalkernkomplexes* aufwies als Lemur catta. Wohl aber ließen sich Unterschiede in der Entwicklung einzelner Kerngruppen feststellen. So weist Lemur gegenüber dem Hundgehirn eine bedeutend geringere Entwicklung der tuberkulären Gruppe, insbesondere ihres oralen Abschnittes auf, der eine entsprechend geringere Entwicklung der *Tuberculum olfactorium*-Rinde parallel geht. Weniger stark ist dies gegenüber den Nagern der Fall. Gegenüber diesen aber zeigen die beiden dorsalen Kerne der *diagonalen Gruppe* bei Lemur schon eine deutliche Rückentwicklung und zwar betrifft diese im Vergleich zum Kaninchen vor allem den *N. diagonalis septalis*, gegenüber der Maus den *N. diagonalis angularis*. Eine Unterentwicklung des *N. diagonalis ventralis* ist nicht festzustellen. Gegenüber allen von mir untersuchten Makrosmatikern fällt aber bei Lemur die erhebliche Vergrößerung des eigentlichen *Basalkerns*, besonders des dem *Pallidum* unmittelbar anliegenden Teiles auf.

2. Ceroopithecus

Während das Riechhirn und die angrenzenden Gebiete bei Lemur catta nicht wesentlich von dem der niederen Makrosmatiker verschieden sind, haben

wir im Cercopithecinehirn schon durchaus die Verhältnisse eines Mikrosmatikers vor uns. Dies drückt sich vor allem in der weitgehenden Reduzierung des *Lobus olfactorius* (Bulbusformation) und des *Tuberculum olfactorium* aus.

Abb. 12

gibt eine schematische Lageskizze der einzelnen Gruppen und Kerne des Basalkernkomplexes bei den Mikrosmatikern (vgl. Abb. 11). Ebenso wie bei dieser ist auch hier

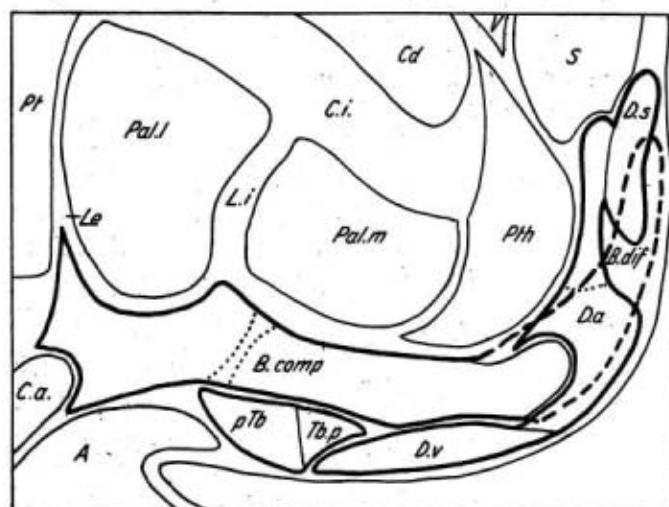


Abb. 12. Schematische Lageskizze der einzelnen Gruppen des Basalkernkomplexes bei den mikrosomatischen Affen und beim Menschen. Vgl. Abb. 1. Erklärung s. Text!

zu beachten, daß die Kerne sämtlich in eine Ebene projiziert sind. Dabei besteht jedoch der Unterschied, daß infolge der relativ geringeren orokaudalen Ausdehnung des Komplexes bei den Mikrosmatikern die Skizze der Wirklichkeit etwas näher kommt als in Abb. 1. Da die Lage der Kerne zueinander derjenigen bei *Lemur catta* und den Makrosmatikern prinzipiell entspricht und auch bei den im folgenden beschriebenen Arten weitgehend ähnlich ist, kann sowohl hier als auch bei den höheren Primaten auf eine ins einzelne gehende Lagebeschreibung verzichtet werden.

Dagegen soll der Bau der einzelnen Kerne an Hand der Abbildungen ebenso wie beim Lemurenhirn nach den verschiedenen Gruppen gesondert beschrieben werden.

a) Die Kerngruppe des diagonalen Bandes

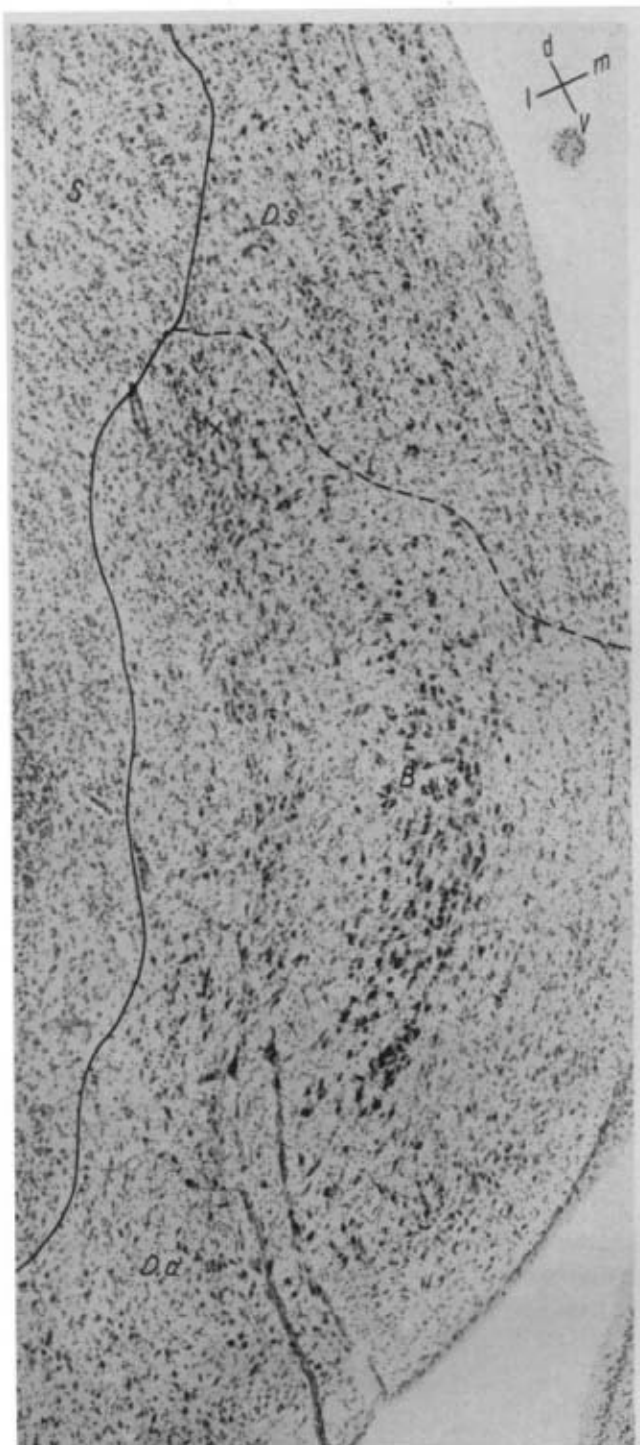
Abb. 13

zeigt die beiden dorsalen Kerne, den *N. diagonalis septalis* und *angularis* in ihrer größten Ausdehnung. Der *Diagonalis septalis* reicht dabei noch einmal so weit über den oberen Bildrand hinaus wie in der Abbildung selbst zu sehen ist. Im Gegensatz zu *Lemur catta* und besonders den niederen Makrosmatikern, bei denen dieser Kern weitgehend nur aus einer Zellart bestand, ist er hier vor allem im medialen Teil schon durchsetzt mit größeren Zellen, die in Form, Größe und Tigroidstruktur an die Zellen des eigentlichen Basalkerns erinnern. Die eigentlichen Zellen des *Diagonalis septalis* sind dagegen mehr in die lateralen Partien verdrängt, sind mittelklein, rundlich-dreieckig und nicht sehr stark gefärbt.

Der *N. diagonalis angularis* ist durch das Auftreten einer großzelligen Gruppe in zwei Zellzüge gespalten, von denen die eine weiterhin an der Oberfläche gelegen ist, während sich die andere mehr lateral dorsalwärts zieht. Strukturell kann ich zwischen beiden keinen sicheren Unterschied erkennen, wenn auch die Zellen des lateralen Teiles — bis auf eine dorsale Gruppe (+) — etwas kleiner, schlanker und mehr zugartig parallel geordnet sind. Ich setze diesen Abschnitt dem ebenfalls dorsolateral liegenden, etwas klein- und dichtzelligeren *Angularis dorsalis* (D.a.d.) des Lemurenhirns gleich. Während bei *Cercopithecus* die Zellen beider Teile in den ventralen Partien weitgehend

miteinander vermischt sind und so eine scharfe, sich auf die Struktur gründende Grenzziehung erschwert ist, ist die weit dorsalwärts hinaufreichende, einen markanten Zellzug bildende Lage des lateralen Abschnittes charakteristisch — eine Lage, die auch bei den höheren Primaten und beim Menschen beibehalten wird. Nicht sehr häufig findet man auch im *Diagonalis angularis* Zellen vom Basalkerntyp, die aber sämtlich kleiner sind als in dessen kompaktem Hauptteil und eine gewisse Strukturänderung zeigen, auf die weiter unten noch eingegangen wird.

Die in der Abbildung erscheinende Vergrößerung der beiden Kerne gegenüber *Lemur catta* (Vergr. 40:1 statt 50:1 bei *Lemur*!) ist nur eine scheinbare, da die Ausdehnung der Kerne in orokaudaler Richtung beträchtlich abgenommen hat. Der *Diagonalis septalis* und der dorsolaterale Teil des *Diagonalis angularis* entsprechen offenbar dem *N. septo-hypothalamicus* von Papez und Aronson, der ventromediale Teil des *Angularis* und der anschließend zu beschreibende *Diagonalis ventralis* dem Kern des *Diagonalen Bandes* dieser beiden Autoren. Der in den *Angularis* eingeschlossene Kern stellt dagegen den *N. pre-opticus magnocellularis* (Loo, Papez und Aronson u. a.) dar. Er läßt sich auf Serienschnitten jedoch eindeutig in die mehr lateral gelegenen Basalkerngruppen, den *N. ansae peduncularis* (Papez und Aronson) verfolgen. Da er auch strukturell in keiner Weise von den ven-

Abb. 13. *Cercopithecus*. ThA 5b 62.

Vergr. 40:1. Ph. 23005

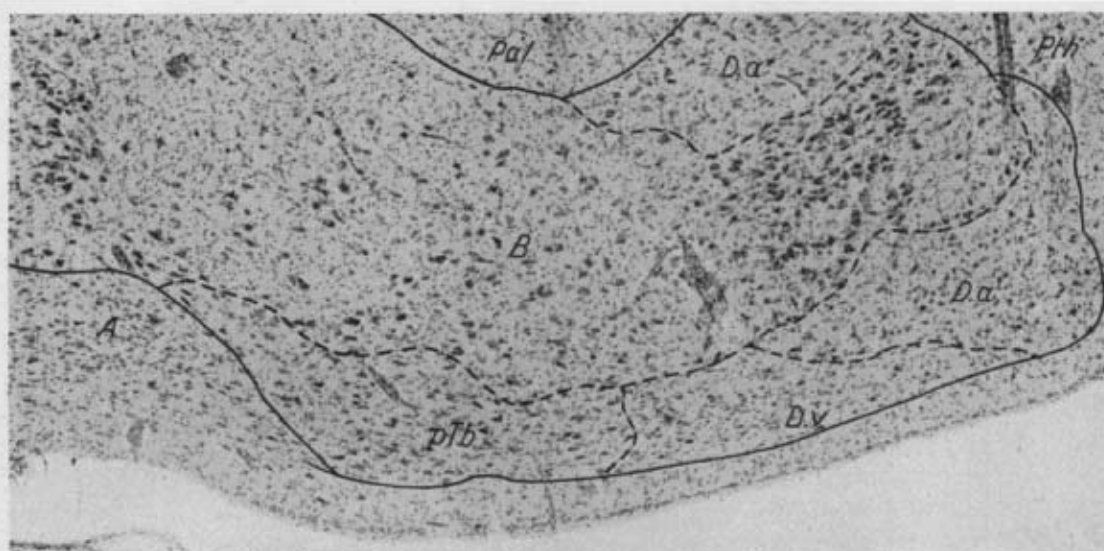


Abb. 14. Cercopithecus. ThA 5b 50. Vergr. 40:1. Ph. 23007

tralen und lateralen Hauptteilen des *N. basalis* zu trennen ist, fasse ich ihn als den am meisten medial und oral vorgeschobenen Anteil dieses Kernes auf.

In Abb. 14

(von einem weiter kaudal liegenden Schnitt) sieht man rechts die Fortsetzung des oromedialen Basalkernanteils, der schon in die *Substantia perforata anterior* eintritt, beiderseits begleitet vom kaudalen Rest des *N. diagonalis angularis*. Lateral anschließend der *Diagonalis ventralis* in typischer Lage und Struktur.

Auf den linken Teil der Abbildung wird im Anschluß an Abb. 15 eingegangen.

b) Die tuberkuläre Gruppe

Abb. 15.

Der Schnitt liegt oral von dem der Abb. 14 und zeigt den kaudalen Abschnitt des *Tuberculum olfactorium*. Unten, durch die punktierten Linien abgegrenzt, die rudimentären Reste der dem makrosomatischen Gehirn homologen *Tuberculumrinde*, die dorsal zum Teil unmittelbar an das *Striatum* stößt. Die Nz sind sehr klein, kleiner als die kleinen Striatumzellen und nur mit stärkerer Vergrößerung von Gliazellen und den neuroblastenähnlichen Zellen der Callejaschen Inseln zu unterscheiden. Eine Unterschichtung des Zellbandes ist nicht mehr erkennbar. Der rechte Pfeil gibt die ungefähre Grenze zwischen den Resten des medialen und lateralen Feldes an. Dorsal von diesen Zellbandresten, durch Inseln striatalen Gewebes von ihnen und untereinander getrennt, liegen, unregelmäßig locker verstreut, mittelgroße, meist schlanke, polygonale Zellen, die ich ihrer Lage, Anordnung und Gestalt nach als die ebenfalls rudimentären Reste des oralen Abschnittes der tuberkulären Gruppe (*Tb.p*) deute. Eine Unterscheidung in einen medialen und lateralen Unterabschnitt auf Grund der Struktur ist nicht mehr möglich. Von den links und rechts, mehr dorsal liegenden größeren Zellen des eigentlichen *Basalkerns* sind sie überall deutlich zu unterscheiden.

Abb. 14,

linke Hälfte, zeigt die kaudale Fortsetzung des eben beschriebenen oralen Abschnittes der tuberkulären Gruppe, den *N. paratubercularis* (*pTb*), ebenso wie der orale Anteil

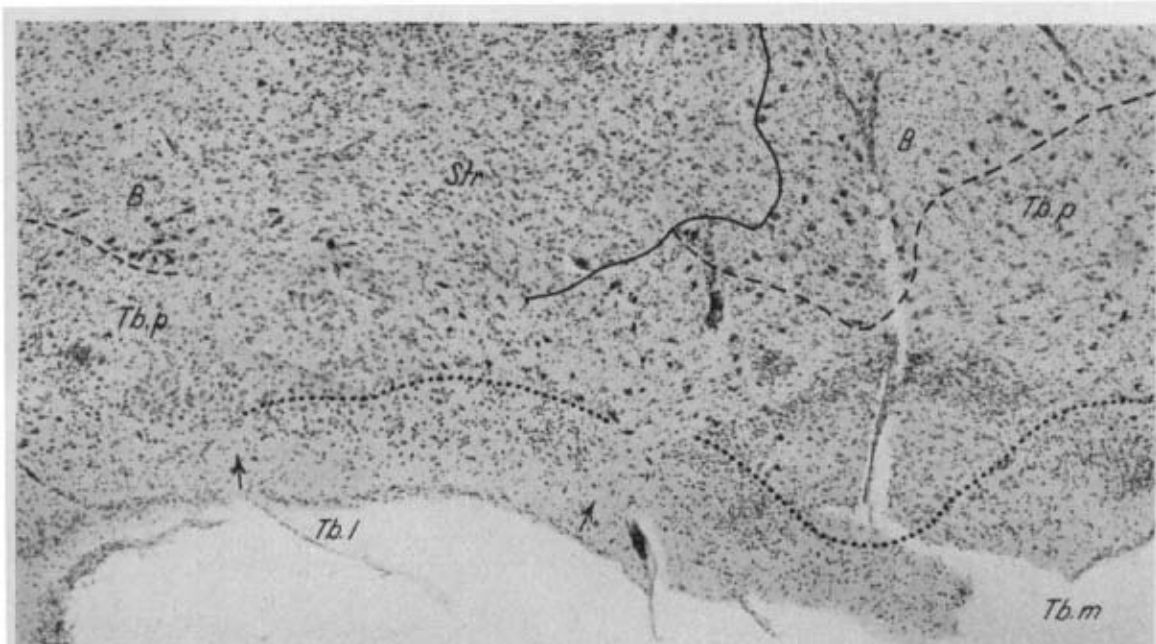


Abb. 15. Cercopithecus. ThA 5b 53. Vergr. 40:1. Ph. 23006

im Verhältnis zu den andern Kernen des Komplexes stark verkleinert gegenüber *Lemur catta*. Doch sowohl seine Struktur — größere, schlanke Pz und Spz als **D.v**, mit einigen größeren Zellen durchsetzt — wie auch seine Lage an der Oberfläche zwischen *Diagonalis ventralis* und den lateral anschließenden zum dorsalen *Mandelkern* bzw. *N. tractus olfactorius lateralis* gehörenden Zellmassen sichern seine Gleichsetzung mit dem entsprechenden, weitaus kräftiger entwickelten Kern des Lemurengehirns. Dorsal anschließend zahlreiche verstreute große Zellen: der orale Beginn der ventralen Gruppe des *N. basalis*.

c) Der Basalkern

Der *Basalkern* des Cercopithecinegehirns zerfällt in zwei größere Abteilungen, die strukturell unter sich nicht verschieden, topographisch aber — wenn auch unvollkommen — voneinander getrennt sind. Die erste liegt ventral und medial, vor allem in der *Substantia innominata*, die zweite laterodorsal von der ersten, ventral vom *Pallidum laterale* und den *Lamellae pallidi externa et interna* und dorsal vom *Mandelkern*. Beide bilden in der Horizontalebene einen stumpfen Winkel miteinander, indem die erste nur sehr wenig schräg von oromedial nach kaudolateral zieht, die zweite sich dagegen vor allem in orokaudaler Richtung erstreckt. Die letztere reicht dabei kaudalwärts ungefähr ebensoweit wie das *Pallidum* selbst, d. h. bis zu einer nur wenig oral vom *Geniculatum laterale* liegenden Ebene. Papez und Aronson bezeichnen den laterokaudalen Teil der medialen und die ganze laterale Gruppe als *N. ansae peduncularis*, die medioorale Fortsetzung meiner medialen Gruppe aber als *N. preopticus magnocellularis*¹⁾.

¹⁾ Abgesehen davon, daß dieser Kern also nur einen Teil eines größeren Ganzen darstellt, ist auch die Bezeichnung *N. preopticus magnocellularis* hierfür (ebenso wie bei Loo) sehr unglücklich.

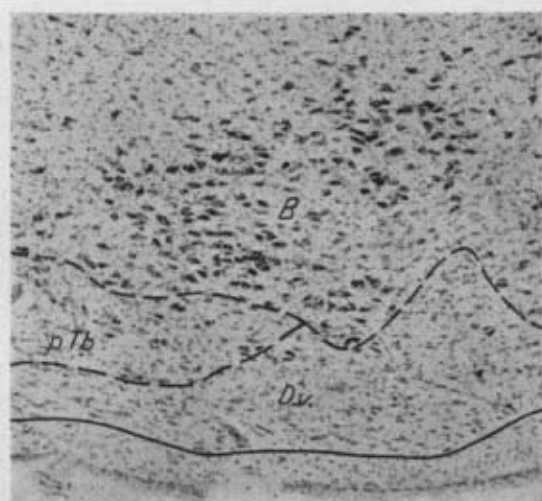


Abb. 16. Cercopithecus. ThA 5b 46. Vergr. 40:1. Ph. 23008

Abb. 16

bringt den lateralen Abschnitt der medialen Gruppe, deren medio-orale Fortsetzung die Abb. 13 und 14 bereits zeigten. Unten die kaudolaterale Fortsetzung des *Diagonalis ventralis*. Rechts ein Stück des nach dorsal ein wenig abgedrängten *N. paratubercularis*. Der Hauptteil der Abbildung wird von dem hier sehr kräftig entwickelten *Basalkern* mit seinem typischen Bau (unregelmäßig dichte, klumpenförmige oder auch ganz verstreute Lagerung seiner Nz) eingenommen. Über die feinere Struktur dieser Zellen, die bei allen Mikrosomatikern annähernd die gleiche ist, vgl. S. 90.

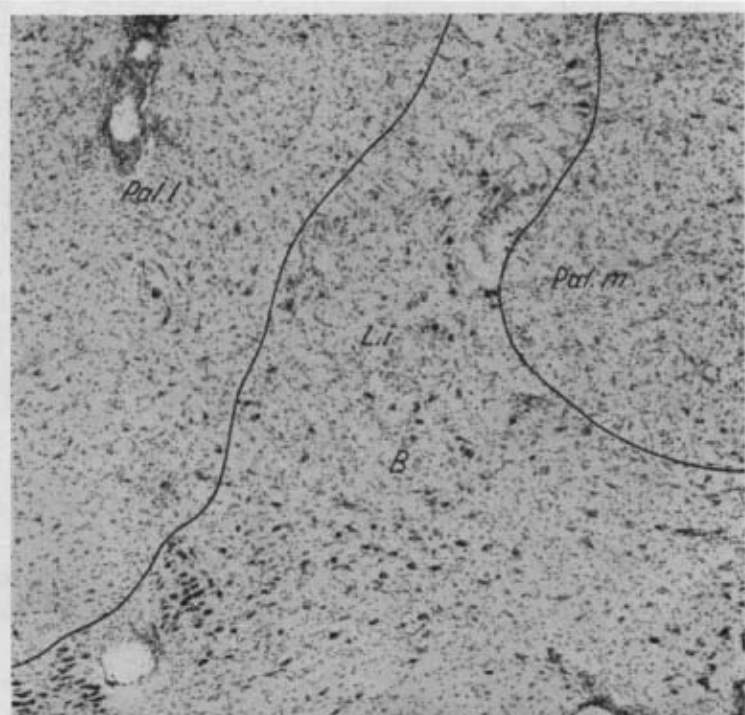


Abb. 17. Cercopithecus. ThA 5b 33. Vergr. 40:1. Ph. 23025

da unter dieser Bezeichnung nach Untersuchungen von Johnston, Kappers, Sheldon, Scharrer u. a. (zit. nach Boon, 1938) ein bei den Fischen und Selachiern eindeutig festgelegter Kern verstanden wird, der aber sehr wahrscheinlich das Homologon für den Komplex des *N. paraventricularis* und *supraopticus* im *Hypothalamus* der höheren Wirbeltiere darstellt.

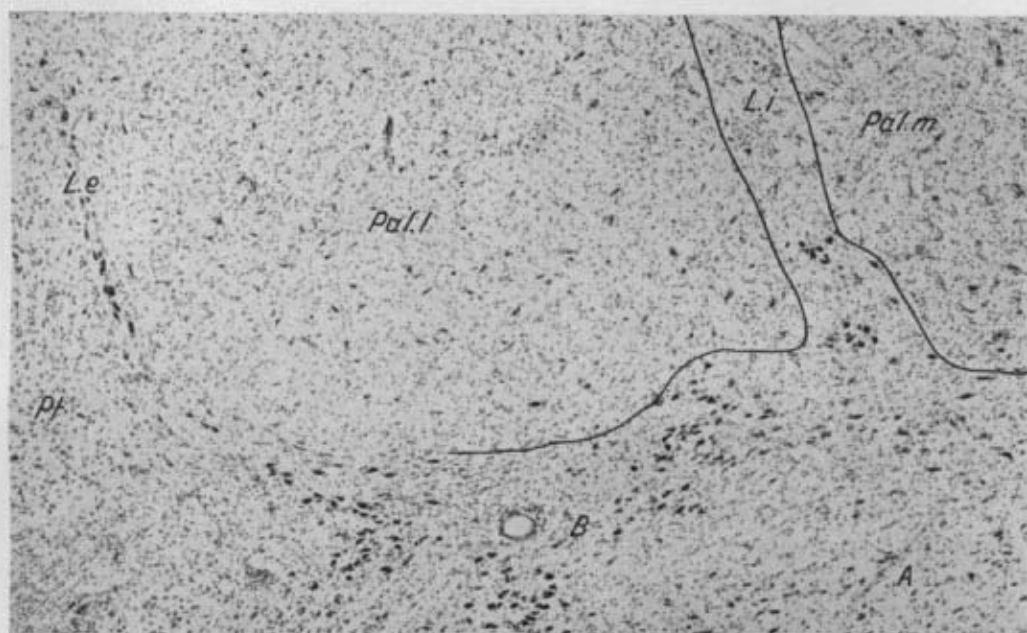


Abb. 18. Cercopithecus, ThA 5b 29. Vergr. 40:1. Ph. 23010

Abb. 17 und 18 zeigen die laterale Abteilung. Sie ist auf beiden Schnitten nicht in ihrer größten Ausdehnung getroffen, dagegen ist in beiden Abbildungen die für das Cercopithecinehirn charakteristische noch relativ enge Lagebeziehung zum *Pallidum* erkennbar.

In Abb. 17 finden sich zahlreiche Basalkernzellen in der *Lamella pallidi interna*. Wenn auch im Vergleich zu Abb. 10 und 11 vom Lemurenhirn die Zahl der Zellen schon beträchtlich abgenommen hat, so erstrecken sie sich auch hier von ventral bis zum dorsomedialen Rand, d. h. bis zur inneren Kapsel.

In Abb. 18 — etwas weiter kaudal — liegen die Zellen vor allem ventral vom *Pallidum laterale*. Das laterale Pallidumglied selbst ist frei von Basalkernzellen. Dagegen sieht man bis zur halben Höhe desselben einen schmalen, stellenweise sehr dichten Zellzug in der *Lamella pallidi externa* — eine Lage, die man bei den Makrosmatikern nicht oder nur in sehr viel geringerem Maße antrifft. Man darf daher wohl annehmen, daß es sich bei diesen Zellen zum mindesten um einen Teil derjenigen handelt, die bei den Makrosmatikern bis hinunter zu Didelphys das kaudale Areal des lateralen Pallidumgliedes „füllen“.

Zusammenfassung

Von den drei Gruppen des *Basalkernkomplexes* weist bei Cercopithecus die *tuberkuläre Gruppe* eine deutliche Unterentwicklung gegenüber den anderen auf. Dieser Unterentwicklung geht eine solche der *Tuberkulumrinde* selbst parallel. Die *diagonale Kerngruppe* ist als Ganzes und in ihren einzelnen Kernen noch kräftig entwickelt vorhanden. Eine Reduzierung ist nur bei Berücksichtigung der sehr viel stärkeren Entwicklung des eigentlichen *Basalkerns* sowie anderer End- und Zwischenhirnabschnitte festzustellen. Eine im Verhältnis zum Gesamtkomplex sehr viel stärkere Entwicklung gegenüber Lemur und anderen Makrosmatikern weist aber der eigentliche *Basalkern* auf, besonders in seiner medialen

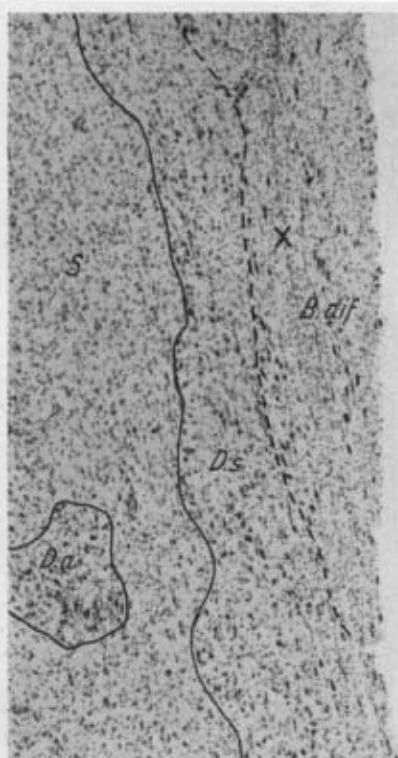


Abb. 19. Schimpanse. A 119 12 207.
Vergr. 40:1. Ph. 23011

Gruppe, die sich sehr viel weiter als bei Lemur mediooral in das Gebiet der *diagonalen Gruppe* vorschiebt. In dem stärkeren Auftreten verstreuter Basalkernzellen in den übrigen Kernen des Komplexes ist die schon bei Lemur in ihren Anfängen beobachtete Bildung einer *Pars diffusa n. basalis* weiter fortgeschritten.

3. Schimpanse

a) Die Kerngruppe des diagonalen Bandes

Abb. 19.

Der *N. diagonalis septalis* ist hier gegenüber den bisher beschriebenen Gehirnen stark verschmälert und durch eine deutliche Schicht größerer Zellen nach lateral verdrängt (punktierte Linie. Der mit einem Kreuz versehene dichtere Glia-

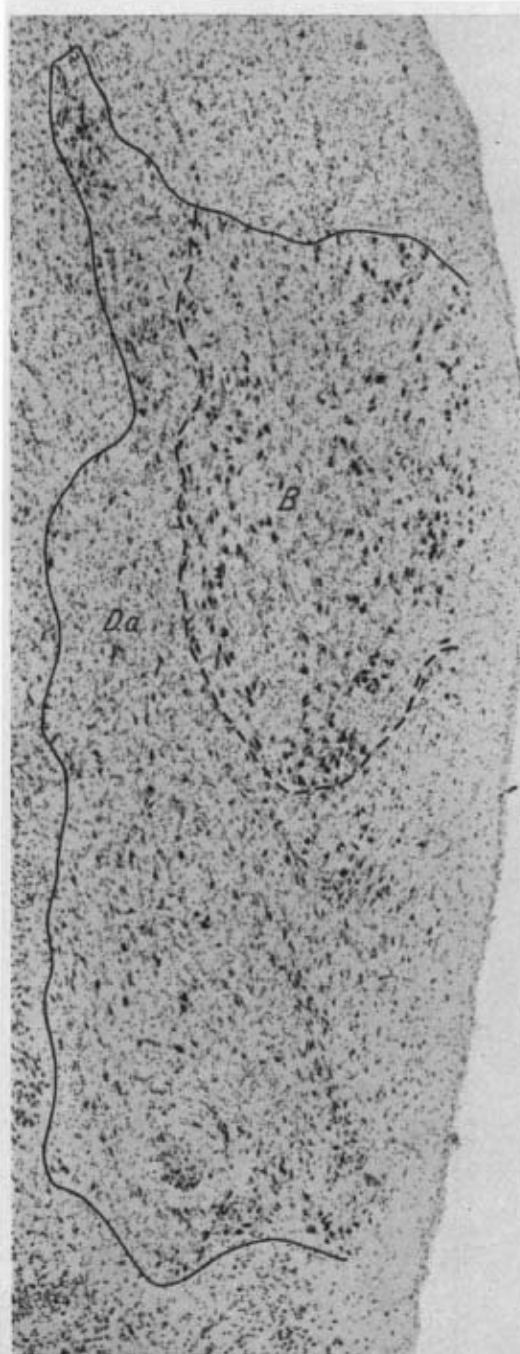


Abb. 20. Schimpanse. A 119 12 174. Vergr. 40:1.
Ph. 23012

streifen zeigt die Verschmelzungsstelle der medialen Hirnwand an). Auf Grund der Struktur — kleinere, rundliche, nicht sehr tigroidreiche, unregelmäßig verstreute Nz — läßt er sich eindeutig mit den ebenso strukturierten Kernen des Cercopithecinen- und Lemurengehirns gleichsetzen. Vereinzelt findet man auch im **D.s** selbst verstreute größere Zellen. Links unten die gut entwickelte, ganz dorsale Gruppe des *N. angularis* (in Abb. 13 bei Cercopithecus mit einem Kreuz bezeichnet).

Abb. 20.

Von einem Schnitt etwa 0,8 mm kaudal von dem der Abb. 19. Der *N. diagonalis angularis* und die medioorale Gruppe des Basalkerns. Architektonisch und topographisch entspricht **D.a** durchaus dem gleichbenannten Kern bei Cercopithecus, obwohl er durch die mächtige Entwicklung des *Striatum* (*Fundus striati*) ein erhebliches Stück dorsalwärts verlagert ist. Zum größten Teil ist hier der dorsolaterale, etwas kleinzelligere Anteil getroffen (**D.a.d**). Die Zellen sind aber weitgehend mit den etwas größeren des ventralen Hauptteils vermischt. Das Gebiet ist wesentlich zellärmer geworden. Die schlanken, mittelgroßen Nz liegen in Nestern und Zellzügen verstreut zwischen den Fasern des aufsteigenden *Diagonalen Bandes* (Gliareichtum!). Oben links wieder die dorsale, etwas zellreichere und -größere Gruppe, deren oralen Teil schon Abb. 19 zeigte. Zwischen den kleinen Zellen von **D.a** verstreut mehr große (Basalkern-) Zellen als bei Cercopithecus.

Abb. 21.

Etwa 1,5 mm kaudal vom Schnitt der vorigen Abbildung. Die topographischen und architektonischen Verhältnisse entsprechen so sehr denen des rechten Teiles der Abb. 14, daß eine eingehende Beschreibung unnötig ist. Im *Diagonalis angularis* — ventraler, etwas großzelligerer Anteil — mehr verstreute große Basalkernzellen als in Abb. 14. Der *Diagonalis ventralis* ist im Gegensatz zum Septalis und Angularis nicht

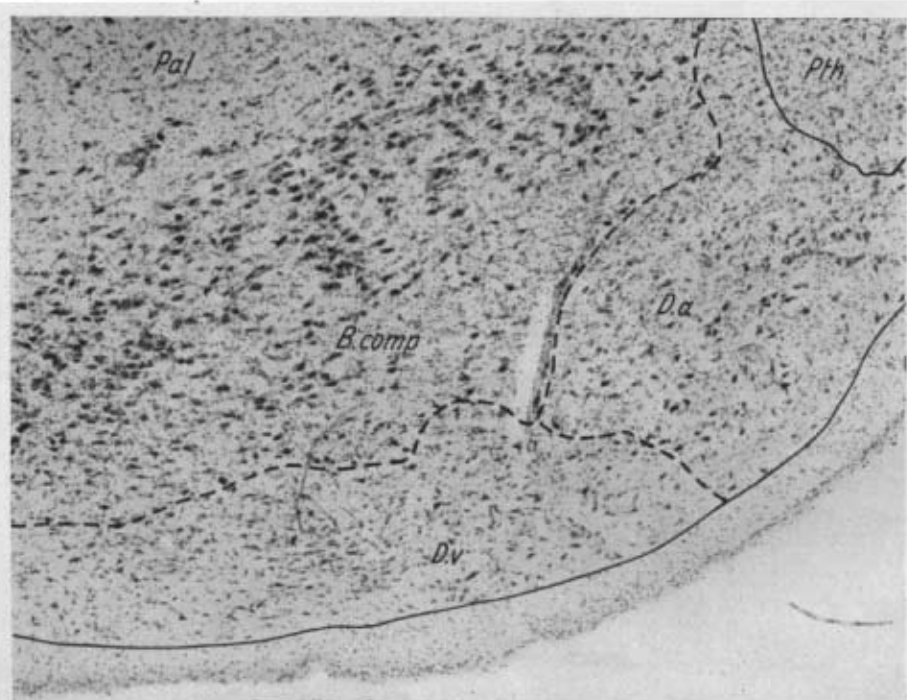


Abb. 21. Schimpanse. A 119 12 114. Vergr. 40:1. Ph. 23014

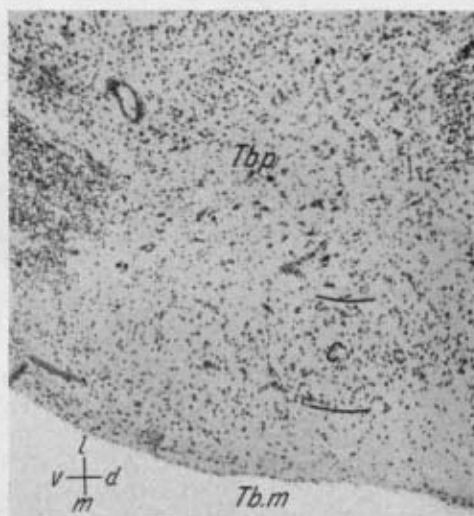


Abb. 22. Schimpanse. A 119 12 174. Vergr. 40:1. Ph. 23012

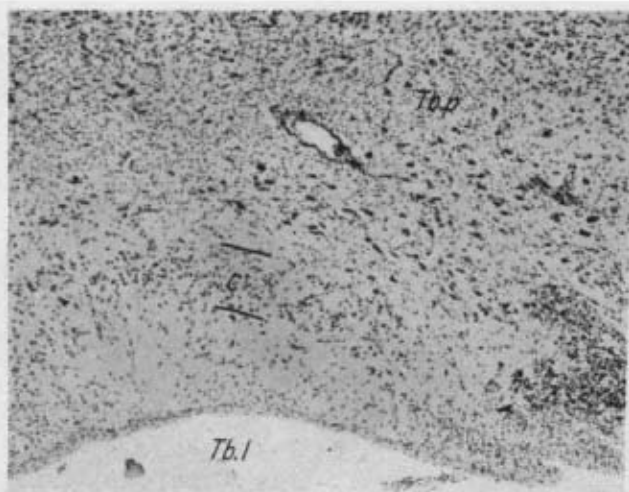


Abb. 23. Schimpanse. A 119 12 147. Vergr. 40:1. Ph. 23013

reduziert. Der mediale Abschnitt des *Basalkerns* ist im Vergleich zu Abb. 14 sehr mächtig entwickelt.

b) Die tuberkuläre Gruppe

In Abb. 22

vom gleichen Schnitt wie Abb. 20, und in Abb. 23, etwa 0,7 mm kaudal vom Schnitt der Abb. 22, sind die rudimentären Reste der *Tuberkulumrinde* des Schimpansen getroffen. Architektonisch sind sie interessanterweise besser entwickelt und deutlicher zu erkennen als bei dem *Cercopithecine*gehirn A 5. Die Stelle der Abb. 22 liegt unmittelbar ventral anschließend an die der Abb. 20 noch an der medialen Hirnwand. Abb. 23 dagegen stammt von dem lateralen Grenzgebiet des *Tuberculum olfactorium*. Zwischen beiden liegt eine breite Schicht *Striatumgewebes* (*Fundus striati*) unmittelbar der Hirnoberfläche an. Außer diesen Lageeigentümlichkeiten spricht auch der hier — im Gegensatz zu *Cercopithecus* A 5 — noch erkennbare Strukturunterschied des medialen und lateralen Teiles (größere Breite des Zellbandes und lockerere Lagerung der Nz im medialen als im lateralen Abschnitt) für die

Identifizierung der beiden Rindenstellen als Reste der *A. tuberculi olfactorii medialis* (**Tb.m**, Abb. 22) und *lateralis* (**Tb.l**, Abb. 23). Nach innen vom medialen wie auch stärker noch vom lateralen Feld liegen zahlreiche, verstreute, mittelgroße, tigroide Nn: die Reste des oralen Abschnittes der tuberkulären Gruppe (**Tb.p**). Ein struktureller Unterschied zwischen dem medialen und dem lateralen Teil ist ebenso wie bei *Cercopithecus* nicht mehr faßbar.

Abb. 24,

vom gleichen Schnitt wie Abb. 21, 0,8 mm kaudal von Abb. 23. Im oberen Teil die laterale Fortsetzung der in Abb. 21 abgebildeten Basalkerngruppe, ventral davon verstreute, mittelgroße Nz von der annähernden Größe der in Abb. 23, aber deutlich größer als die karyochromen Zellen des weiter medial liegenden *N. diagonalis ventralis* der

Abb. 21. Es handelt sich nach Lage und Struktur eindeutig um den kaudalen Abschnitt der *tuberculären Gruppe*, den *N. paratubercularis*. Das Verhältnis in der Zellgröße zwischen *Basalkern* und *N. paratubercularis* ist im Vergleich zu *Cercopithecus* und *Lemur* (vgl. Abb. 16 und 10) noch mehr zugunsten des *Basalkerns* verschoben.

Ventrolateral von *pTb* der kaudale Ausläufer des Zellbandes (C) der *A. tuberc. olfact. lat.* (*Tb.1*).

c) Der *Basalkern*

Die Hauptmasse des *Basalkerns* macht beim Schimpanse die mediale Gruppe aus. In Abb. 20, 21 und 24 ist sie an verschiedenen Stellen getroffen und abgebildet. Sie stellt schon hier beim Schimpanse, ebenso wie später

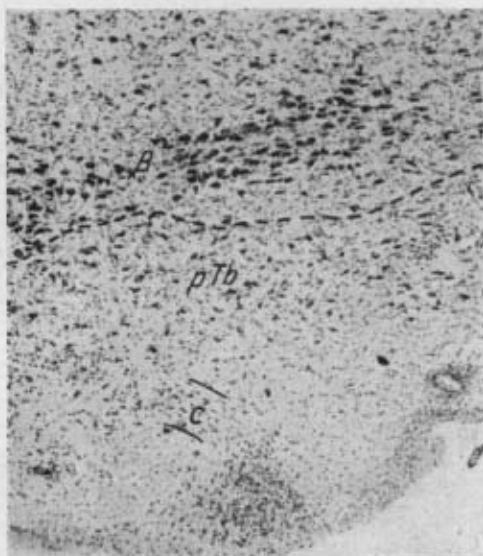


Abb. 24. Schimpanse. A 119 12 114. Vergr. 40:1. Ph. 23014



Abb. 25. Schimpanse. A 119 12 30. Vergr. 40:1. Ph. 23015

beim Menschen den eigentlichen *N. substantiae innominatae* dar. Ihr gegenüber tritt die laterale Gruppe an Ausdehnung und Zellreichtum zurück.

Abb. 25

zeigt die laterale Gruppe auf einem Schnitt, der etwa 2,1 mm kaudal von dem der Abb. 21 und 24 liegt. Das wesentliche ist nicht die auf der Abbildung zutage tretende relativ sehr geringe Ausdehnung dieser Zellmasse — diese ist zum Teil nur eine scheinbare, da sie durch die sehr erheblich orokaudale Ausdehnung der Gruppe, besonders in ihrem links unten, medial von der Comm. ant. gelegenen Teil wieder wettgemacht wird — sondern die gegenüber Cercopithecus deutliche Verschiebung der ganzen Gruppe nach ventral. Die *Lam. pallidi interna* ist nahezu frei von Basalkernzellen. Nur ganz ventral in ihr (links von der Bezeichnung *L.i*) findet man noch eine kleine Zellgruppe. In der *Lam. externa* dagegen finden sich noch mehr Zellen, die auch weiter dorsalwärts liegen (oben und unten von der Bezeichnung *L.e*).

Eine weitere Eigentümlichkeit des Basalkerns der höheren Affen und des Menschen gegenüber dem der von mir untersuchten Makrosomatiker (mit Ausnahme des Hundes, s. auch S. 63 f.) ist die erhebliche Ausbreitung von Basalkernzellen in den Kernen der *diagonalen Gruppe*. Diese Erscheinung trat schon in schwächerem Maße bei Cercopithecus, in Spuren bei Lemur catta auf. Vor allem im *Diagonalis angularis* und medialen Teil des *Diagonalis septalis* finden sich solche Zellen, weniger dagegen im *Diagonalis ventralis*. Sie heben sich vom Hauptteil ab durch geringere Größe, deutlichere Dendritenzeichnung und gleichmäßig dunklere Färbung des Kernes und des Zelleibes (s. auch S. 91). In Abb. 19 (rechts von der punktierten Linie), Abb. 20 und 21 in **D.a** finden sich unregelmäßig verstreut diese Zellen. Ich stelle sie (weniger wegen ihrer verstreuten Lage — eine solche findet sich auch in andern Teilen von **B** — als wegen der damit verbundenen Strukturänderung als *Pars diffusa n. basalis* dem Hauptteil, der *Pars compacta* gegenüber.

Zusammenfassung

Im Gehirn des Schimpansen lassen sich ebenso wie in den bisher beschriebenen Gehirnen die drei Gruppen des *Basalkernkomplexes* wieder erkennen und voneinander trennen. Gegenüber dem *Basalkernkomplex* des Cercopithecine Gehirns läßt sich die bei den Anthropomorphen weitergehende Entwicklung in drei Punkten zusammenfassen:

1. Die *tuberkuläre Gruppe* ist in ihrer Entwicklung im Verhältnis zum ganzen Komplex noch stärker zurückgeblieben, obwohl ihre Zuordnung zu den Resten der *Tuberkulumrinde* und diese selbst stellenweise besser ausgeprägt waren als in dem Gehirn A 5.

2. Die Rückbildung hat nun auch stärker die *diagonale Kerngruppe* ergriffen, vor allem den *N. diagonalis septalis* und *angularis*, während der ventrale Kern bemerkenswert gut entwickelt ist.

3. Der eigentliche *Basalkern* hat erheblich zugenommen, besonders in seinem medialen Anteil. Dieser hat sich noch stärker als bei Cercopithecus medio-oral vorgeschoben. Dabei ist es zu einer stärkeren „Durchsetzung“ der *diagonalen Kerngruppe* mit Basalkernzellen gekommen, die in ihrer Gesamtheit als *Pars diffusa* dem Hauptteil, *Pars compacta n. basalis*, gegenübergestellt wurden. Der laterale, pallidumnahe Anteil der *Pars compacta* hat sich an der stärkeren Entwicklung nicht im gleichen Maße beteiligt wie der mediale. Er ist noch weiter ventralwärts verschoben, so daß er nahezu völlig ventral vom *Pallidum laterale* liegt.

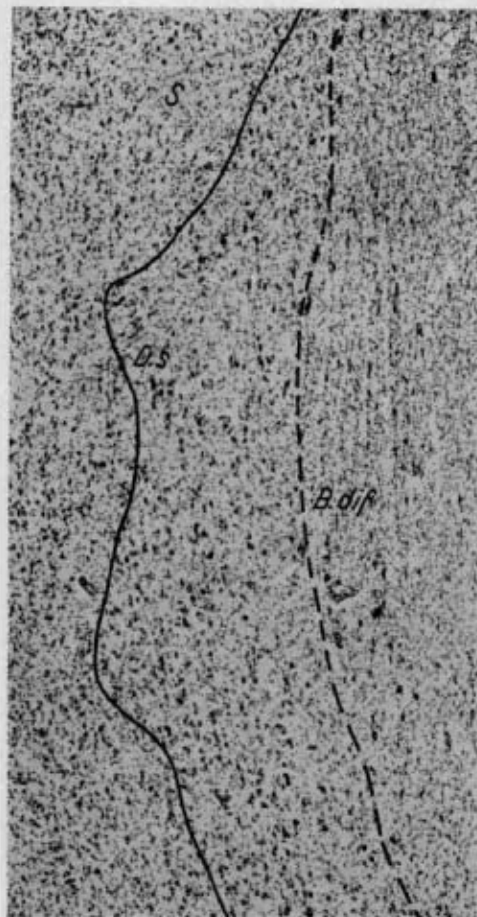


Abb. 26.

Abb. 26. Mensch. A 58 r 3 1447. Vergr. 40:1. Ph. 23097

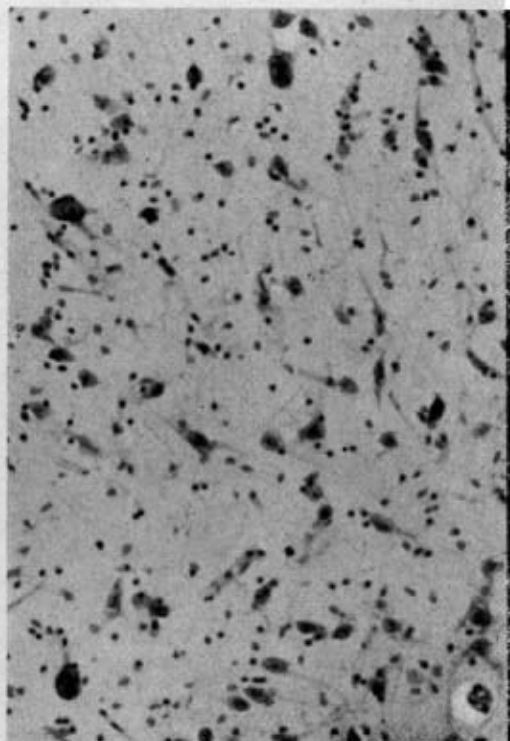


Abb. 27.

Abb. 27. Mensch. *N. fasc. diagonalis septalis*. A 43 r 4 267. Vergr. 200:1. Ph. 22775

4. Mensch

a) Die Kerngruppe des diagonalen Bandes

Abb. 26.

Ebenso wie beim Schimpansen ist auch beim Menschen der *N. diagonalis septalis* durch Fasermassen (*Fornix longus* + *Diagonales Band*), in die Basalkernzellen der *Pars diffusa* eingelagert sind, von der Mittellinie nach lateral abgedrängt. Wenn auch gegenüber den Makrosmatikern und *Cercopithecus* stark reduziert, so ist doch der Kern deutlich ausgeprägt und erweist sich durch seine Lage im *Septum*, medial vom eigentlichen *Septumgrau* (*S*) und durch seine Struktur als der ebenso benannte Kern der bisher beschriebenen Arten. (Beim Vergleich mit den andern Abbildungen des menschlichen *Basalkernkomplexes* ist zu beachten, daß Abb. 26 bei 40facher, sämtliche andern Übersichtsbilder nur bei 30facher Vergrößerung gemacht sind.) Er entspricht zusammen mit den medial liegenden großen Zellen dem *Noyeau hyperchromatique du septum* von Foix-Nicolesco (1925) sowie dem größten dorsalen Teil des *Nsi rostralis ascendens* von Hassler (1938).

Abb. 27

gibt einen Ausschnitt aus diesem Kern bei 200facher Vergrößerung von einem anderen Gehirn. Neben den mittelgroßen, locker verstreut liegenden, nicht sehr tigroidreichen, pyramidenförmigen und rundlichen eigentlichen **D.s**-Zellen sieht man (links und oben) einige größere, dunklere Formen (Zellen der *Pars diffusa* des *Basalkerns*).

Abb. 28.

Stärker noch als beim Schimpansen ist der *N. diagonalis angularis* beim Menschen in einzelne, mehr oder weniger spärliche Zellgruppen aufgelöst. Die oben



Abb. 28. Mensch. A 43 r 4 267. Vergr. 30 : 1. Ph. 21491

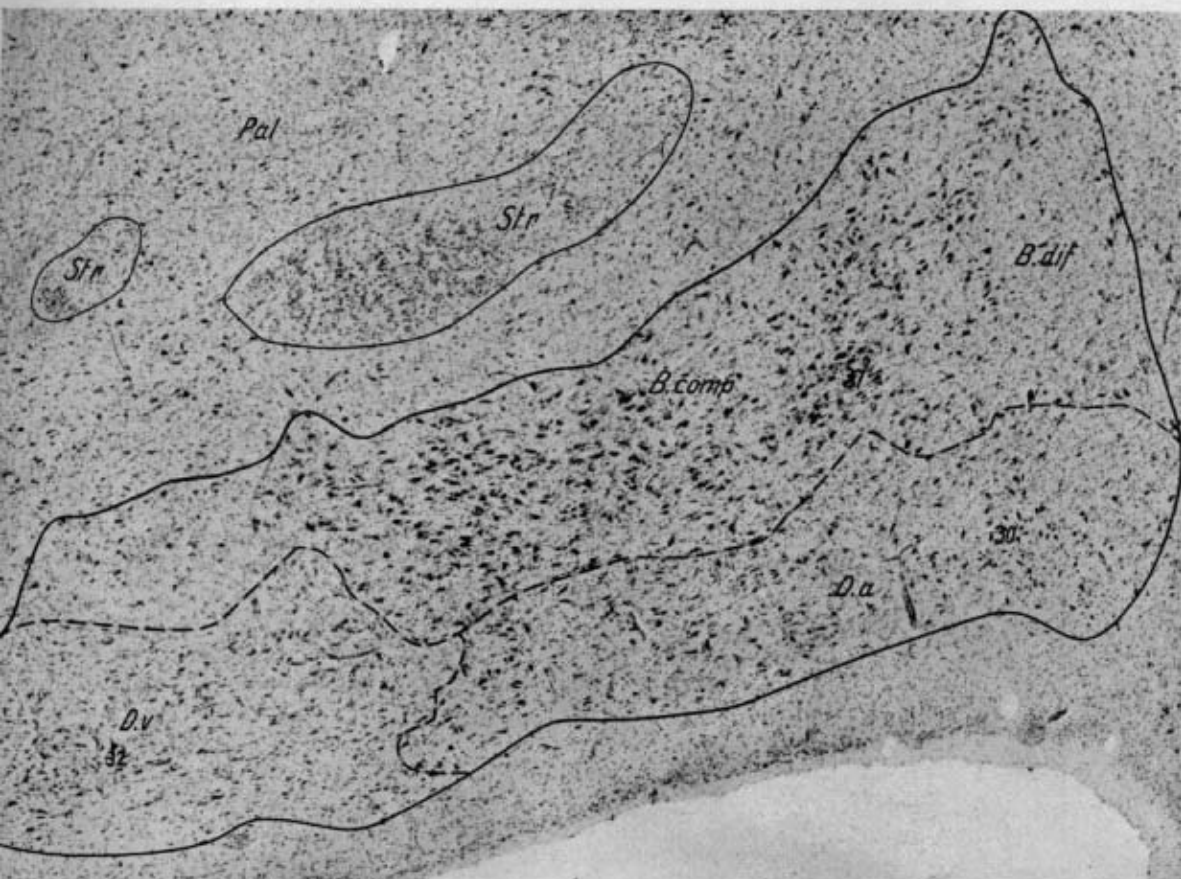


Abb. 29. Mensch. Die Zahlen weisen auf die Abbildungen hin, in denen die betreffenden Stellen bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben sind. A 58 r 3 1397. Vergr. 30:1. Ph. 22617

links sichtbare, schon von den Affen her bekannte dorsale Gruppe ist vom Hauptteil des *Diagonalis angularis* durch gänzlich andersartiges Gewebe (*Prothalamus*) nahezu vollständig getrennt. Auch in dem unten gelegenen Hauptteil findet man neben Basalkernzellen solche gänzlich anderer Herkunft. Wie beim Schimpansen findet man auch hier in beiden Teilen vor allem die etwas kleineren schlankeren Zellen des dorsolateralen Abschnitts des *Diagonalis angularis* (vgl. auch Abb. 30 und 31). Das rechte Drittel und der untere Teil der Abbildung werden von der *Pars diffusa n. basalis* eingenommen, die sich hier, mächtig entwickelt, dorsalwärts weit hinauf in das Gebiet der *diagonalen Kerngruppe* erstreckt.

Der *N. diagonalis angularis* und *septalis* entsprechen möglicherweise dem *Segment interstitiel de la bande diagonale de Broca* von Roussy und Mosinger (1934). Ihre Kleinzelligkeit gegenüber dem eigentlichen *Basalkern* wird mit der Bemerkung angedeutet, daß ihre Zellen „du type préoptique“ seien. Dann würde der mediale Anteil der *Pars compacta* und die ganze *Pars diffusa* des *Basalkerns* das *Segment latéro-préoptique et latéro-hypothalamique* dieser beiden Autoren darstellen.

Abb. 29.

Etwa 1,2 mm kaudal vom Schnitt der Abb. 26. Oben der medioorale Ausläufer des *B.comp*, ventral begleitet von den kaudalen Anteilen des *Diagonalis angularis* (ventraler, etwas großzelligerer Anteil). Nach medial und mediodorsal lösen sich von

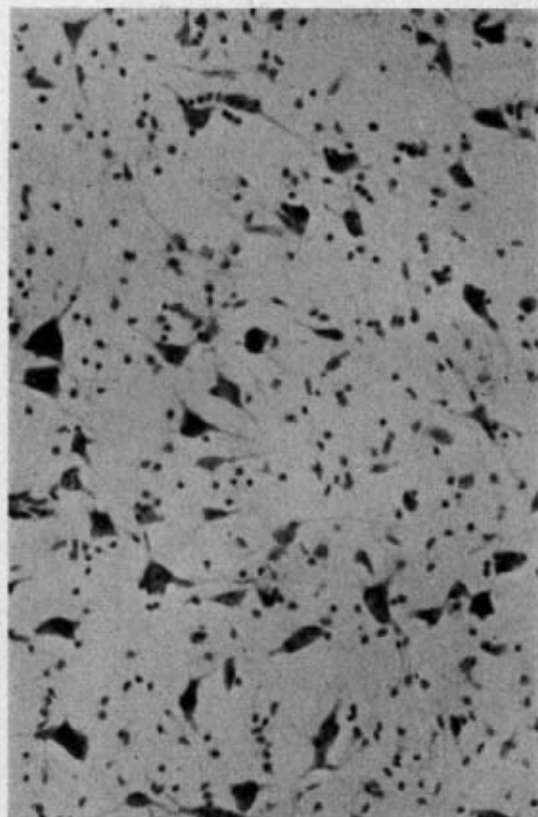


Abb. 30.

Abb. 30. Mensch. *N. fasc. diagonalis angularis* (ventraler Teil, vgl. Abb. 29). A 58 r 3 1397.
Vergr. 200 : 1. Ph. 22690

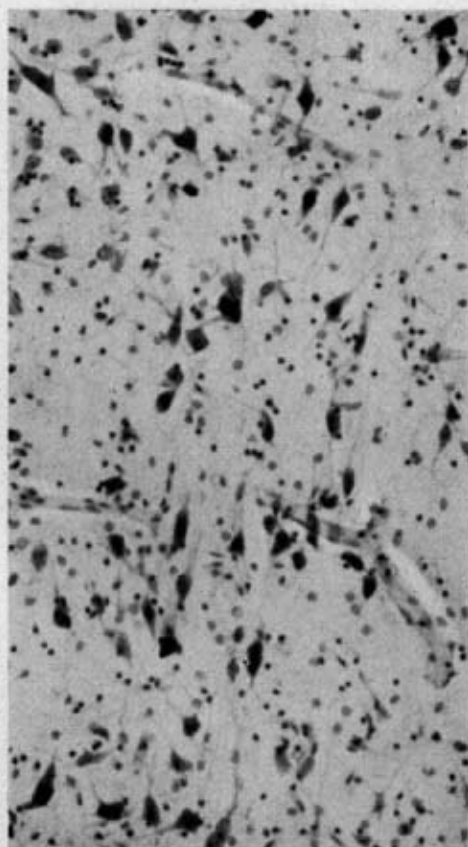


Abb. 31.

Abb. 31. Mensch. *N. fasc. diagonalis angularis* (dorsale Gruppe). A 43 r 4 267. Vergr. 200 : 1. Ph. 22662

B.comp allmählich die Zellzüge der *Pars diffusa*. Diese ganze Zellmasse stellt offenbar den *Nsi rostralis angularis* von Hassler dar. Lateral an den *Diagonalis angularis* anschließend der *Diagonalis ventralis* mit einer ganz lateral liegenden konstanten Gruppe großer, fortsatzreicher Basalkernzellen. Sowohl der *Diagonalis ventralis* wie *angularis* sind in diesen Partien noch recht zellreich.

Abb. 30 und 31

geben bei stärkerer Vergrößerung zwei Stellen aus dem *Diagonalis angularis* wieder, Abb. 30 stammt aus dem ventralen Teil von **D.a** (Stelle 30 in Abb. 29, rechts unten!). Abb. 31 zeigt die in Abb. 28 oben links abgebildete, dorsale Zellgruppe des **D.a**. Obwohl beide Abbildungen von verschiedenen Gehirnen stammen und die Stellen auch im gleichen Gehirn räumlich weit auseinander liegen, ist die Gleichartigkeit der Zellen deutlich. Die Nz der Abb. 31 sind etwas kleiner und vor allem schlanker als die der Abb. 30. Doch findet man auch die gleichen Zelltypen in dem ventralen Teil von **D.a**. In Abb. 30 sind links einige Zellen der *Pars diffusa n. basalis* abgebildet. Der Größenunterschied zu den eigentlichen **D.a**-Zellen ist deutlich.

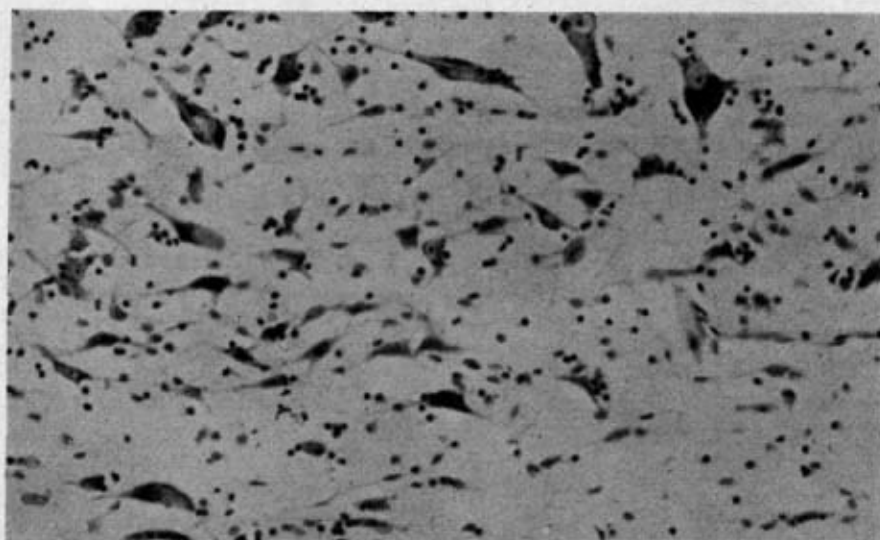


Abb. 32. Mensch. *N. fasc. diagonalis ventralis*. A 58 r 3 1397 (vgl. Abb. 29). Vergr. 200 : 1. Ph. 22688

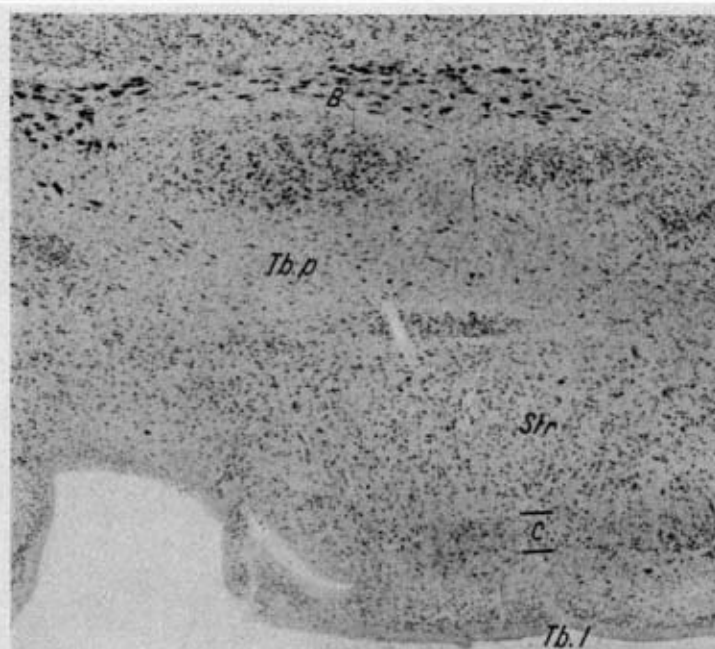


Abb. 33. Mensch. A 43 r 4 267. Vergr. 30 : 1. Ph. 23019

Abb. 32

vom gleichen Schnitt wie Abb. 29 (Stelle 32 der Abb. 29) zeigt die Nz des *Diagonalis ventralis* bei 200facher Vergrößerung. Die Zellen sind kleiner, schlanker und heller gefärbt als die des *Diagonalis angularis* (vgl. Abb. 30) mit relativ langen, feinen Fortsätzen in vorwiegend horizontaler Lagerung. Oben und unten in der Abbildung die bei Abb. 29 schon erwähnten großen, fortsatzreichen B-Zellen.

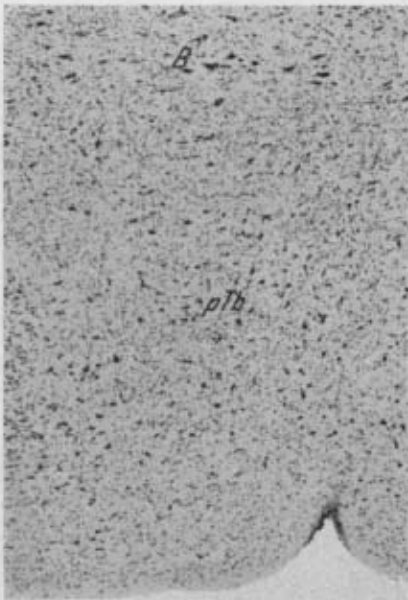


Abb. 34. Mensch. A 58 r 3 1334.
Vergr. 30:1. Ph. 23020

b) Die tuberkuläre Gruppe

Abb. 33.

Der laterale Teil des kaudalen *Tuberculum olfactorium* vom Gehirn A 43. Auf eine breite *Zonalis* (unten) folgt ein Zellband (C), das ich auf Grund seiner strukturellen Verschiedenheit und Trennung vom darüber liegenden Striatumgewebe mit der *Tuberculusrinde* der Makrosomatiker homologisiere. Es ist hier in einer außerordentlich starken Ausprägung vorhanden. Oberhalb C folgt zunächst ein schmaler zellarmer Raum, dann eine breite Schicht Striatumgewebe. Dorsal von ihm liegen zwischen Striatuminseln eingelagert verstreute, mittelgroße, dunkle und schlanke Nz, die ich als den Rest des oralen Abschnittes der tuberkulären Gruppe, *Tuberculum olfactorium profundum*, beim Menschen ansehe. Nahe dem oberen Bildrand liegt eine lang gestreckte, dem ventralen Putamenrand eng anliegende Gruppe des *Basalkerns*.

Abb. 34.

Vom Gehirn A 58 eine Stelle aus dem kaudalen Abschnitt dieser Gruppe, dem N.

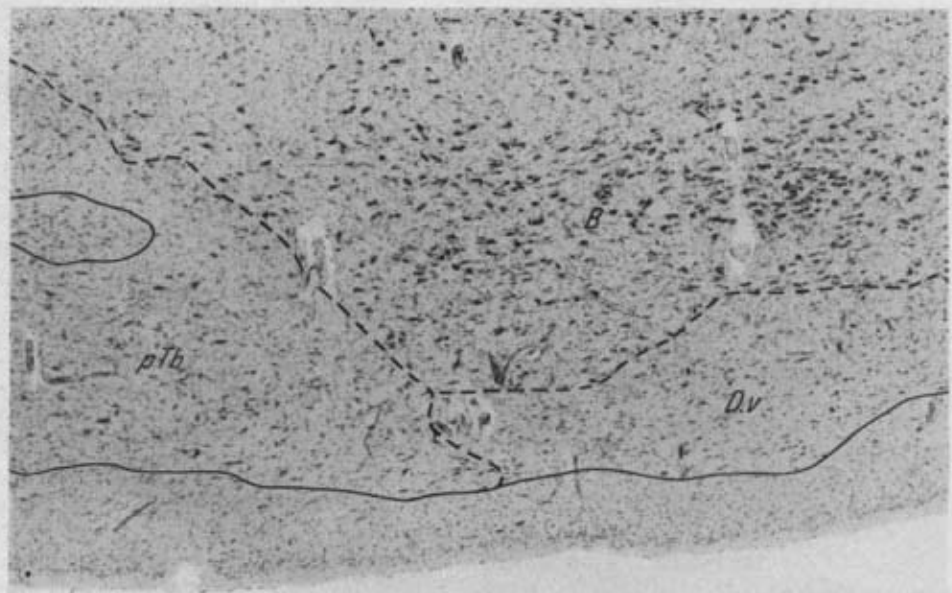


Abb. 35. Mensch. A 58 r 3 1370. Vergr. 30:1. Ph. 22594

paratubercularis. Der weitaus größte Teil der Abbildung wird von den gleichen verstreuten, mittelgroßen Zellen wie in Abb. 33 eingenommen. Nur geringe Dichtezunahme der Nz. Dagegen ist das Gebiet sehr viel gliareicher. Dem entspricht eine erhebliche Faserzunahme in diesem Abschnitt, die auch bei den Affen stets zu beobachten war. Ganz oben auch hier einige verstreute, subputaminale B-Zellen.

c) Der *Basalkern* α) *Pars compacta***Abb. 35.**

Der Schnitt liegt etwa 0,6 mm kaudal von dem der Abb. 29. Die dort noch weit medial liegende Zellgruppe (*N. praeopticus magnocellularis* der amerikanischen Autoren) hat sich hier kaudolateralwärts bis zur Mitte der *Substantia perforata anterior* gezogen. Sie entspricht dem *Nsi basalis* von Hassler, sowie dem *Nucleo del piano settale* von Beccari (1910)¹⁾. Ventral von ihm liegt die laterale Fortsetzung des *N. diagonalis ventralis* (vgl. Abb. 29), *Strato corticale profunde* von Beccari. Links ein Stück des *N. paratubercularis*, der auf diesem mehr oralen Schnitt zellreicher erscheint als in Abb. 34. Wegen seiner Lage vgl. die Abb. 16 (*Cercopithecus*) und 10 (*Lemur*). Die mächtige Entwicklung des *N. basalis* gegenüber den anderen Kernen kommt in der Abbildung gut zum Ausdruck.

Abb. 36.

Von einem Schnitt etwa 7 mm kaudal von dem der Abb. 35. Der laterale Abschnitt des *Basalkerns* in größter Ausdehnung (*Nsi sublenticularis* von Hassler, vgl. seine Abb. 7, S. 393).

¹⁾ Kryspin-Exner setzt diese mediale Gruppe des *Basalkerns* beim Menschen fälschlicherweise dem „medialen Teil des *Basalganglions*“ der Makrosmatiker gleich (S. 178). Diesem entspricht aber — wie aus seinen sonstigen Ausführungen eindeutig hervorgeht — lediglich die *diagonale Kerngruppe*.

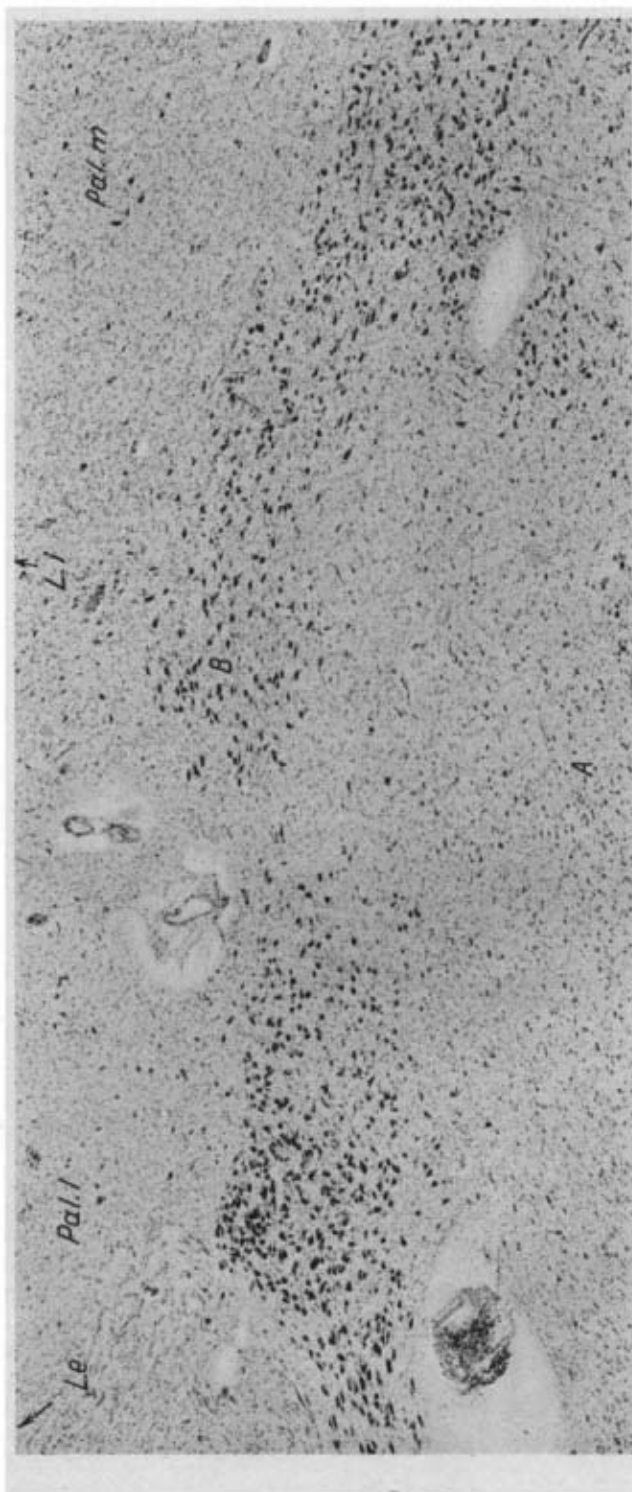


Abb. 36. Mensch. A 58 r 3 1101, Vergr. 30:1. Ph. 23021

Von der noch bei *Cercopithecus* deutlichen Lagerung innerhalb der *Lam. pallidi interna* und *externa* ist nichts geblieben als die deutlich zweizipfelige Gestalt dieses Abschnittes, von denen der mediale der *Lam. interna*, der laterale der *Lam. externa* zustrebt, und ganz gelegentlich verstreute Nz in den Lamellen, besonders in der *Lam. externa* (*Segment interpallido-putaminal* von Roussy und Mosinger). Auch Foix-Nicolesco und Hassler weisen auf solche Zellen hin). Der Hauptteil liegt ventral vom *Pallidum laterale*, schiebt flache Zellagen als Ausläufer an der Unterfläche des *Putamen* entlang bis zu dessen lateralem Rand und erstreckt sich mit locker liegenden Zellen in dem Raum zwischen dorsalem *Mandelkern* und *Pallidum-Putamen* (*Segment souslenticulaire* von Roussy und Mosinger). Mit der medialen Gruppe ist er stets durch eine Lage sehr locker liegender Zellen kontinuierlich verbunden. Eine sehr zeldichte, ganz laterale Gruppe findet sich stets beim Menschen in enger topischer Beziehung zur *Comm. anterior* (ganz links in der Abbildung). Von ihr aus begleiten Züge von B-Zellen die vordere Kommissur bis fast zur Mittellinie (*Segment précommissural* Roussy und Mosinger).

Architektonisch sind alle diese Gruppen — abgesehen von Dichtigkeitsunterschieden der Lagerung und durch mechanische Faktoren bedingte Abänderung der Zellform (Lagerung der Zellen zwischen Fasern usw.) — völlig gleichartig. Die hier und von den zitierten Autoren noch eingehender beschriebenen Zellgruppierungen sind zwar beim Menschen recht konstant, beruhen aber nicht auf Strukturunterschieden und stellen somit keine eigentlichen *Grisea* im Sinne von C. und O. Vogt dar. Ihre geringere Bedeutung kommt auch darin zum Ausdruck, daß sie schon beim Schimpansen in ihren Feinheiten nicht mehr, sondern nur noch in ihren großen Zügen nachweisbar sind (vgl. Abb. 36 und 25), während die Konstanz der strukturell verschiedenen *Grisea* des *Basalkernkomplexes* bei allen untersuchten Säugern sehr erheblich ist.

Abb. 37

gibt bei 200facher Vergrößerung eine Stelle aus der medialen Hauptgruppe des *Basalkerns* (*Pars compacta*) wieder (Stelle 37 der Abb. 29). Der Vergleich mit Abb. 27, 30 31 und 32 zeigt bei gleicher Vergrößerung deutlich den Zellartunterschied zwischen diesem und den Kernen der *diagonalen Gruppe* (**D.s**, **D.a**, **D.v**). Die wesentlichsten Struktureigentümlichkeiten des *N. basalis* lassen sich in der Abbildung erkennen: die große, meist ovoide Gestalt, die im Verhältnis zum Zelleib nur kurze Fortsatzzeichnung, der große, helle, exzentrisch liegende Kern mit dem auffallend großen Nucleolus, der im Gegensatz zu den ähnlich großen, aber bei Kresylviolettfrärbung homogen dunkel erscheinenden Nucleolen des *N. supraopticus* und *paraventricularis* stets eine auffallend deutliche, meist ziemlich peripher sitzende vakuolenartige Aufhellung besitzt, die periphere Ansammlung der Nisslsubstanz und die dadurch bedingte perinukleäre Aufhellung des Zelleibes.

Es ist nicht meine Aufgabe, auf die feinere Histologie des *Basalkerns* im einzelnen einzugehen. Ich verweise hierzu auf die Untersuchungen der älteren Anatomen, sowie auf die diesbezüglichen Ausführungen bei Foix-Nicolesco, Roussy und Mosinger und Hassler, die die Histologie dieses Kernes im Nisslbild beschrieben. Beccari untersuchte die Zellen mit der Golgi-Cox-Methode und hebt besonders die langen, nur wenig verzweigten Dendriten und die dicken Axone hervor, die sich in der Hauptrichtung der Fasern liegend nur auf kurze Strecken verfolgen ließen. Spatz (1922) rechnet den *Basalkern* bezüglich seines Eisengehaltes zu der Gruppe 3b seiner Einteilung, d. h. zur Gruppe derjenigen Zentren, die die schwächste, gerade noch deutliche, makroskopisch erkennbare Eisenreaktion gaben. In dieser Beziehung steht der *Basalkern* vor allem dem *Pallidum*, dem er doch topisch so nahe liegt, fern. Dagegen gehört er diesbezüglich der gleichen Gruppe an wie die hypothalamischen Zentren, besonders

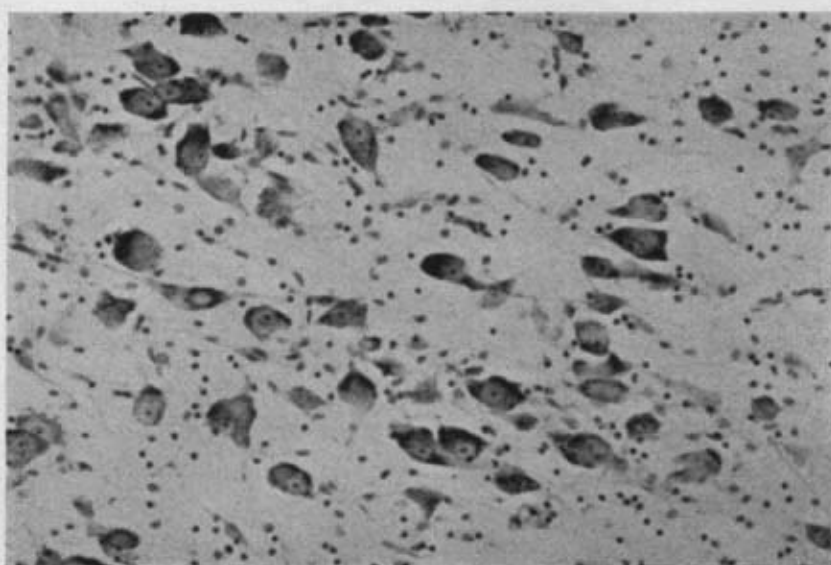


Abb. 37. Mensch. *Pars compacta u. basalis* (vgl. Abb. 29). A 58 r 3 1397. Vergr. 200:1. Ph. 22689

der *N. paraventricularis* und *supraopticus*. Auf eine besondere Eigentümlichkeit weisen Hassler und späterhin auch C. und O. Vogt (1941) hin: auf die starke normale Altersinvolution dieses Kernes, die sich sowohl in hochgradiger Lipofuszinisierung mit allen Zeichen der Pigmentdegeneration als auch in einem erheblichen Zellausfall äußern kann.

β) *Pars diffusa*

Auf die *Pars diffusa* des menschlichen *Basalkerns* wurde schon verschiedentlich hingewiesen. Die Zellunterschiede zur *Pars compacta* sind ähnlich wie beim Schimpansen (vgl. S. 82): Verkleinerung der Nz von geringen bis zu sehr erheblichen Graden, mehr polygonale Zellform an Stelle der ovoiden, sehr viel deutlichere Fortsatzzeichnung, gleichmäßig dunklere Färbung von Kern und Zellleib infolge geringerer randständiger Ansammlung der Nisslsubstanz (bei Beibehaltung ihrer bröckeligen Anordnung). Auch gegenüber dem Schimpansen hat dieser Teil des Kernes an Ausdehnung beim Menschen noch erheblich zugenommen. Die Hinzurechnung dieses Teiles zum eigentlichen *Basalkern* gründet sich auf zwei Befunde:

1. auf sein relativ sehr spätes Auftreten in der Phylogenese (vgl. die entsprechenden Hinweise bei Schimpanse, *Cercopithecus*, Lemur usw. Lediglich das Hundegehirn macht eine bemerkenswerte Ausnahme: auch bei ihm finden sich bis ins *Septum* hinauf verstreute B-Zellen. Da aber das Hundegehirn bei sehr starker Entwicklung des Komplexes eine außerordentlich lockere Zellagerung in allen Teilen aufweist, ist es bei ihm schwer, eine *Pars compacta* zu finden und die Gleichsetzung der verschiedenen Basalkerngruppen ist daher keine sichere).

2. auf die nirgendwo scharfe, sondern überall nur allmähliche Absetzung vom kompakten Hauptteil. Dies bezieht sich sowohl auf die Strukturänderung der Nz, wie auch auf die räumliche Grenzgestaltung (vgl. Abb. 29).

Andererseits ist aber bemerkenswert, daß in den Hasslerschen Fällen von Altersinvolution des *Basalkerns* diese bei mehreren daraufhin von mir nachuntersuchten Fällen (Fall 2, Roe, und Fall 7, C 51) sowie in einem weiteren hochgradigen Altersprozeß (Gehirn Spa 2) der Zelluntergang lediglich auf den kompakten Teil beschränkt war. Ebenso wie in den anderen Kernen des Komplexes war im *diffusen* Teil des Basalkerns eine deutliche Zellichtung in keinem Fall nachzuweisen, obwohl die Nz des letzteren — wenn auch in schwächerem Maße — die gleichen histopathologischen Veränderungen aufwiesen (Pigmentspeicherung, die stellenweise in Pigmentdegeneration übergeht). Die relativ geringe Strukturänderung des diffusen Teils erweist sich demnach schon als pathoklin. bedeutungsvoll.

Zusammenfassung

Gegenüber dem Schimpansengehirn zeigt das menschliche keine allzu weitgehenden Änderungen mehr. Die *tuberkuläre Gruppe* ist kaum stärker reduziert, bei der *diagonalen Kerngruppe* kann man dagegen im *Diagonalis angularis* und wohl auch im *ventralis* eine weitergehende Reduzierung feststellen. Der *Diagonalis septalis* ist ähnlich wie bei den Anthropomorphen entwickelt. Eine noch weitgehendere Entwicklung hat dagegen beim Menschen der eigentliche *Basalkern* erfahren, sowohl in seinem kompakten Hauptteil (medialer und lateraler Abschnitt) als auch in seinem diffusen Anteil. Dieser Kern hat in einer Weise zugenommen, daß es zu verstehen ist, wenn Untersucher, die die baulichen Verhältnisse bei niederen Tieren nicht kannten, die kleinzelligeren Gruppen entweder übersahen oder nicht richtig bewerteten und dadurch das ganze als einen „Kern“ bzw. „Ganglion“ bezeichneten. Die topische Loslösung des lateralen Abschnittes der *Pars compacta* vom *Pallidum* hat noch weitere Fortschritte gemacht. Auch die Aufspaltung dieses Teiles in mehrere, ziemlich konstante Zellgruppen ist gegenüber dem Schimpansen und *Cercopithecus* noch verstärkt.

III. Vergleichende Übersicht

Die strukturell verschiedenen Gruppen des *Basalkernkomplexes* (*diagonale, tuberkuläre* und *Basalkerngruppe*) lassen bei vergleichend-anatomischer Betrachtung eine durchaus verschiedene phylogenetische Entwicklung erkennen.

Die stärkste Reduzierung im Verlauf der Phylogenese erfährt zweifellos die *tuberkuläre Gruppe*. Sie ist bei den Makrosmatikern — noch bei *Lemur catta* — ausnahmslos stark entwickelt, ausgedehnt und zellreich. Bei den Affen ist sie dagegen, ebenso wie die Rinde des *Tuberculum olfactorium*, sowohl absolut wie relativ stark verkleinert, bei Anthropomorphen und Mensch nur noch in einigen sehr rudimentären Resten identifizierbar. Man darf aus der engen topischen Beziehung und der phylogenetischen Parallelentwicklung zur Rinde des *Tuberculum olfactorium* wohl auch auf eine enge funktionelle Beziehung dieser beiden Gebiete schließen.

Eine wesentlich geringere Reduzierung zeigt dagegen die *Kerngruppe des diagonalen Bandes*. Wenn auch diese Gruppe gegenüber den Makrosmatikern

(besonders den Nagern) an relativer Größe stark abgenommen hat (vgl. Abb. 2—6 und 19, 20, 26, 28, 29), so ist sie doch noch bei *Cercopithecus* recht beträchtlich (vgl. Abb. 13) und auch bei den Anthropomorphen und beim Menschen noch deutlich entwickelt und in ihren Unterabteilungen zu erkennen. Sie verhält sich bezüglich ihrer Entwicklung ähnlich wie die ihr topographisch naheliegenden Kerne des *Septumgraus*, die zwar beim Menschen gegenüber den Makrosmatikern ebenfalls eine deutliche (relative) Verkleinerung erfahren haben aber immer noch gut entwickelt und strukturell wohldifferenziert sind (vgl. die vorige Mitteilung). Die Reduzierung der *diagonalen* und auch der *tuberkulären* Gruppe äußert sich nicht nur in der relativ geringeren Ausdehnung und erheblichen Zellverarmung ihrer einzelnen Kerne, sondern auch in einer fortschreitenden relativen Verkleinerung der Zellen selbst (besonders im Verhältnis zu denen des Basalkerns) unter Beibehaltung ihrer charakteristischen Formmerkmale und Anordnungsart.

Diesen beiden Gruppen gegenüber steht nun die dritte Gruppe, der eigentliche *Basalkern*, der sowohl im Verhältnis zum Gesamtkomplex als auch zu anderen Grisea der näheren Umgebung bei den Mikrosmatikern und besonders beim Menschen eine wesentlich stärkere Entwicklung als bei den Makrosmatikern erfahren hat. Dabei hat dieser Kern im Laufe der Phylogenese eine bemerkenswerte Lageverschiebung durchgemacht, die vermutlich auf zwei Faktoren beruht: erstens auf einer erheblich verstärkten Entwicklung der medialen (in der *Substantia innominata* gelegenen) Gruppe, der *Pars compacta*, zweitens auf einer „Verlagerung“ der Zellen, die vor allem den ganz mediooralen Abschnitt (*Pars diffusa*) und den kaudolateralen, pallidumnahen Teil der *Pars compacta* betroffen hat. Die Zellen dieses letzten Abschnittes sind entweder infolge der starken Größenentwicklung des *Pallidum* oder aus anderen Gründen nicht mehr kaudal vom *Pallidum laterale*, sondern in immer mehr oral gelegenen Ebenen und ventral vom *Pallidum laterale* angelegt worden. Diese „Verlagerung“, die sich zunächst in der Ansammlung der Basalkernzellen in den Pallidumlamellen und weiterhin in ihrer ventralen Anhäufung äußert, läßt sich bei den einzelnen Arten schrittweise verfolgen (vgl. die diesbezüglichen Ausführungen in den Abbildungsbeschreibungen). Das Vorkommen verstreuter Basalkernzellen in den Pallidumlamellen beruht also nicht auf einer Ausdehnung des Kernes in diese hinein, sondern ist als letzte Spur einer phylogenetisch älteren Lagerung des Hauptteiles dieses Kernes anzusehen. Grünthal, der die Lagebeziehung des *N. basalis* zum *Pallidum* und auch seine „Verschiebung“ nach ventral beschrieben hat, deutet die letztere als Begleitumstand der allgemeinen Rückentwicklung, die dieser Kern bei den Primaten erfahren habe. Wie Grünthal von einer solchen sprechen kann, ist völlig unverständlich. Sowohl die Untersuchungen von Kryspin-Exner, als auch die hier mitgeteilten ergeben das genaue Gegenteil. Welche anderen Einflüsse bei der geschilderten Verschiebung des Basalkern in mediooraler Richtung — die Pallidumvergrößerung ist wohl nur eine neben anderen — wirksam gewesen sind (Neurobiotaxis im Sinne Kappers?), ist nicht zu entscheiden.

Was nun die eingangs erörterte Frage anbelangt, ob das „Meynertsche Basal-

ganglion“ nach wie vor als eine Einheit zu betrachten sei oder aber den amerikanischen Autoren zufolge in eine Reihe voneinander unabhängiger Kerne zerfalle, so ergibt sich aus unseren Untersuchungen dazu folgendes: Wir haben in dem nach Koelliker abgegrenzten Gebiet sowohl beim Menschen, den mikrosomatischen Affen und den Makrosmatikern einen Komplex von Kerngruppen vor uns. Die Verschiedenartigkeit dieser Gruppen prägt sich sowohl in ihrer Struktur als auch in ihrem verschiedenen phylogenetischen Schicksal aus. Wieweit sie aber etwa fasersystematisch eine Einheit bilden, ist nicht zu entscheiden, solange unsere Kenntnisse hierüber nicht sicherer fundiert sind als bisher (Kryspin-Exner, Roussy und Mosinger). Zum Unterschied von den Makrosmatikern deckt sich bei den höheren mikrosomatischen Affen und beim Menschen die Ausdehnung des eigentlichen *Basalkerns* mit der des ganzen Komplexes. Dadurch ist aber bei diesen der ganze Komplex zum mindesten als eine topographische Einheit zu bezeichnen. Ob diese Ausdehnung des *Basalkerns* über das Gebiet des ganzen Komplexes der Ausdruck einer tieferen funktionellen Beziehung der verschiedenen Bezirke untereinander ist — die dann natürlich auch für die Makrosmatiker zu gelten hätte — ist ebenfalls nicht zu entscheiden. Gewisse strukturelle Verwandtschaften zwischen Kernen einzelner Gruppen könnten dafür sprechen (*Pars diffusa n. basalis* — *tuberkuläre Gruppe* — *N. fasc. diagonalis angularis*).

Zusammenfassung

1. Der *Basalkernkomplex* (in der Abgrenzung des „*Meynertschen Basalganglion*“ von Koelliker) wurde bei einer Reihe von Säugern untersucht (Delfphys, Maus, Kaninchen, Hund, Lemur, Primaten, Mensch). In ihm wurden bei Makrosmatikern und Mikrosmatikern bis hinauf zum Menschen drei Gruppen unterschieden: eine mediale und orale, im *Septum* sowie in den angrenzenden ventralen Partien gelegene *Kerngruppe des diagonalen Bandes* (*N. fasc. diagonalis septalis, angularis* und *ventralis*), eine dem *Tuberculum olfactorium* topisch und wohl auch funktionell zugeordnete *tuberkuläre Gruppe* (*Tuberculum olfactorium profundum mediale* und *laterale*, *N. paratubercularis*) und der eigentliche *Basalkern* selbst (*N. basalis* = *N. substantiae innominatae* der menschlichen Anatomie).

2. Diese Gruppen ließen sich architektonisch deutlich voneinander abgrenzen, wiesen darüber hinaus aber eine weitgehend verschiedene phylogenetische Entwicklung auf: bei aufsteigender Tierreihe zeigte die *tuberkuläre Gruppe* die stärkste Reduzierung, eine wesentlich schwächere, aber immer noch deutliche zeigte auch die *diagonale Gruppe*. Der eigentliche *Basalkern* war im Gegensatz dazu bei den untersuchten höheren Arten, besonders aber beim Menschen, wesentlich stärker entwickelt. Beim letzteren und bei den Anthropomorphen wies er neben dem kompakten Hauptteil (*Pars compacta*) einen mediooralen, etwas anders strukturierten Abschnitt (*Pars diffusa*) auf. Er macht im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine bemerkenswerte Verlagerung durch: bei den niederen Makrosmatikern mit seinem Hauptteil kaudal vom *Pallidum* gelegen,

„wandert“ er allmählich oral-, ventral- und medialwärts bis zu der von der menschlichen Anatomie her gut bekannten Lage.

3. Die Frage nach der Einheitlichkeit des ganzen Komplexes wurde dahingehend beantwortet, daß der *Basalkernkomplex* keine architektonische Einheit darstellt. Die Ausdehnung des eigentlichen *Basalkerns* über das Gebiet des ganzen Komplexes, die sich bei den höheren Primaten und beim Menschen findet, gibt aber die Berechtigung, ihn bei diesen zum mindesten als topographische Einheit anzusprechen. Wie weit seine einzelnen Teile funktionell in Beziehung zueinander stehen, ist vorläufig nicht zu entscheiden, da wir weder über die Funktion des ganzen Komplexes oder einzelner Bezirke, noch über die Faserverbindungen Sicheres wissen.

Schrifttum

- Beccari, N., La sostanza perforata anteriore e i suoi rapporti col rinencefalo usw. Arch. ital. di Anat. e Embr. 9. 1910.
- Boon, A. A., Comparative anatomy and physio-pathology of the autonomic hypothalamic centres. Acta psychiatr. (Dän.) Suppl. 18, 4ff. 1938.
- Foix-Nicolesco, Les noyaux gris centraux et la région mesencéphalo-sousoptique. Paris 1925. S. 286 u. 391ff.
- Ganser, S., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morph. Jb. 7, 690. 1882.
- Grünthal, E., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Pallidum und Nucleus basalis. J. Psychol. u. Neur. 44. 1932.
- Gurdjian, E. S., The Diencephalon of the Albino Rat. J. comp. Neur. (Am.) 43. 1927.
- Hassler, R., Zur Pathologie der Paralysis agitans und des postencephalitischen Parkinsonismus. J. Psychol. u. Neur. 48. 1938.
- Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2, 456ff. Leipzig 1896.
- Kryspin-Exner, W., Vergleichend-anatomische Studien über die Substantia perforata anterior der Säugetiere. Obersteiners Arb. 23. 1922.
- Loo, Y. T., The forebrain of the Opossum, Didelphys virginiana. J. comp. Neur. (Am.) 52. 1931.
- Papez, J. W. und L. R. Aronson, Thalamic nuclei of Pithecus (Macacus) rhesus. I. Arch. Psych. Neur. 32. 1934.
- Rioch, D. Mc. K., Studies on the Diencephalon of the Carnivora. I. J. comp. Neur. (Am.) 49. 1929.
- Roussy, G. und M. Mosinger, La substance innommée de Reichert et ses connexions. Rev. neur. (Fr.) 41. II. 1934.
- Spatz, H., Über den Eisennachweis im Gehirn usw. Z. Neur. 77, 286. 1922.
- Vogt, C. und O., Morphologische Gestaltungen unter normalen und pathogenen Bedingungen. J. Psychol. u. Neur. 50. 1942.

(Anschrift: Freiburg i. Br., Psychiatrische Klinik, z. Z. im Felde)

(Eingegangen am 15. Juli 1941)