

sollten, bemerkt Bedot (1896), dass das von den genannten Autoren als Organ des Cephalopoden beschriebene Gebilde nichts andres als ein Medusententakelstück wäre, welches der *Tremoctopus* festhält und vielleicht als Waffe benützt.

(2. Stück folgt.)

Ueber die Histogenese der Kleinhirnrinde.

Von Dr. S. Popoff.

Einleitung.

Als wir im Jahre 1892 zur Untersuchung über die Histogenese der Kleinhirnrinde schritten, hatten wir in der Litteratur über diese Frage noch sehr dürftige Daten; im größten Teile der Fälle begegneten wir detaillierten Beobachtungen über die morphologische Entwicklung des Kleinhirns; die Histogenese aber nahm bei einigen Autoren, so zu sagen, nur eine untergeordnete Stellung ein. Lahousse war der Erste, der in seiner großen und umfangreichen Arbeit wie der Morphologie so auch der histogenetischen Entwicklung des Kleinhirns die nötige Aufmerksamkeit schenkte. In dem Maße, wie unsere Untersuchungen vorschritten, erschienen über diese Frage einige sehr wertvolle Arbeiten, unter denen nur die aus dem anatomischen Institute in Zürich erschienene Arbeit Alfred Schaper's ein abgerundetes Ganze vorstellte; man kann noch hierher die weniger ausführliche Arbeit Stefani's und Bellogni's über die Histogenese der Kleinhirnrinde der Vögel rechnen. Die anderen Arbeiten, wie Ramon y Cajal's, Ernst Lugaro's, Retzius, van Gehuchten's u. A. berührten gewöhnlich histogenetische Erscheinungen des einen oder des anderen Teiles der Rinde, in einem oder zwei nacheinanderfolgenden Perioden, in den Grenzen vom Momente der Geburt und 1—2 Wochen nach der Geburt der Frucht.

In letzter Zeit wurde allmählich, Dank den kapitalen Arbeiten His', immer mehr und mehr klarer die Lehre von der primären Nervenzelle (Neuroblast), von der primären Nervenfasern u. s. w. Es ist selbstverständlich, dass das Interesse für embryologische Untersuchungen besonders wuchs, als eine ganze Reihe wundervoller Arbeiten auf eine glänzende Weise die Grundsätze der neuen Lehre His' bestätigten.

Andererseits bereicherten sich unsere Kenntnisse bedeutend, Dank der Methode Golgi's, und in einigen Fällen änderten sich unsere Ansichten über die anatomische Form der erwachsenen Nervenzelle und ihrer Adnexa, über den Bau ganzer Abschnitte des centralen Nervensystems; die Lehre von der gegenseitigen Beziehung der Zellen zu einander fasste immer mehr und mehr festen Fuß, — mit einem Worte die Erfindungen, die durch diese Methode, wie z. B. von Ramon y

Cajal gemacht wurden, waren derart vielseitig, unerwartet und neu, dass sie anfangs mit großem Misstrauen aufgenommen wurden, bis Kölliker, wie van Gehuchten berichtet, durch seine Autorität diesem Misstrauen ein Ende machte, indem er die Untersuchungen des oben genannten Gelehrten völlig bestätigte. Ramon y Cajal, van Gehuchten, Kölliker, Lenhossek, Retzius, Golgi, Fusari und viele andere bereicherten derart die Litteratur mit neuen und interessanten Beobachtungen über die histologische Anatomie des Centralnervensystems, dass man geradezu über diese fieberhafte und gleichzeitig produktive Thätigkeit dieser Gelehrten staunen muss. Bei diesem großen Interesse für die verschiedenen histogenetischen und anatomischen Fragen, ist es ganz selbstverständlich, dass man auch der Kleinhirnrinde die nötige Aufmerksamkeit schenkte, welche sie wohl in der That wegen der außerordentlichen Kompliziertheit ihrer Struktur verdient.

Da ja nach der Methode Golgi's die markhaltigen Fasern sich nicht imprägnieren lassen sondern bloß die marklosen, so mussten die Forscher, insbesondere Ramon y Cajal, zum vollständigen Studium der Rindenstruktur sich des Kleinhirns neugeborner Tiere oder auch sehr junger (ein bis zwei Wochen nach der Geburt) bedienen: dabei stießen sie auf verschiedene Erscheinungen des embryonalen Lebens der jungen Nerven- oder Neurogliazelle, was sie auch zugleich mit den anatomischen Daten beschrieben.

Auf diese Weise stoßen wir zum ersten Male auf histologische Andeutungen, die durch die Methode Golgi's gefunden wurden. Wie kurz jedoch dieselben auch sind, so sind sie dennoch sehr wertvoll, da sie uns zweifelsohne zur besseren Erklärung dieser oder jener Erscheinung verhelfen.

In den letzten 4—5 Jahren erschienen so viele Arbeiten über die Histogenese des Rückenmarks, dass wir in der Gegenwart dieses Studium für beendet erklären können. In unseren Untersuchungen begegneten wir häufig völlig identischen Fakten, die von Anderen im Rückenmark beschrieben wurden. Eine solche Identität der Erscheinungen bezog sich hauptsächlich auf die Anfangsbildung der Nerven- oder Neurogliaelemente, auf die Verteilungen der Schichten u. s. w. Wir halten es für nötig, ein jedes Mal auf diese Fakta hinzuweisen, da sie unbedingt von großem embryologischen Interesse sind. Es giebt in der Litteratur nach der Methode Golgi's noch keine Arbeiten, die sich auf die histogenetischen Erscheinungen in der Kleinhirnrinde bei Embryonen während ihres intrauterinen Lebens beziehen, daher ist's ganz natürlich, dass Untersuchungen nach dieser Richtung hin (nach der Methode Golgi's) völlig zeitgemäß erscheinen.

Alfred Schaper, der bei seinen Untersuchungen sich anderer Färbemethoden bediente, kommt zu sehr interessanten und positiven

Daten; wir können jedoch nicht unerwähnt lassen, dass häufig seine Schlüsse einen mehr allgemeinen Charakter tragen und Details der Frage nicht umfassen. Die Methode Golgi's hat vor anderen den Vorzug, dass sie einerseits die durch andere Methoden gewonnenen Daten bestätigt und ergänzt, andererseits viele neue Erscheinungen offenbart, die wir durch andere Färbebedingungen nicht erreichen können. Wie wir weiter ersehen, so machen wir uns mit Hilfe dieser Methode mit den wahren Formen der jungen Zelle bekannt, wir verfolgen die Veränderungen ihrer Konturen nach Maß ihrer Differenzierung, verfolgen das Wachstum der photoplasmatischen — und Nervenfortsätze, beobachten die Lage der jungen Zelle in Bezug auf die Umgebung und das Entstehen neuer Elemente etc. Wir ließen uns jedoch von den Verdiensten dieser Methode nicht hinreißen und erachteten es für notwendig, unsere Objekte auch nach anderen Methoden zu färben, damit unsere Schlüsse basierend auf parallele Beobachtungen, in ihrer Beweiskraft wo möglich viel gewinnen sollen. Zu diesem Zwecke gleichfalls nahmen wir für unsere Untersuchungen Embryonen verschiedener Tiere: Katzen, Hunde, Meerschweinchen, Schafe, Vögel u. andere.

Ein eigentümliches und sonderbares Faktum, auf welches wir im Laufe unserer Arbeit stießen, mögen wir noch erwähnen: so bald wir nämlich nach der Methode Golgi's das Kleinhirn mit seinen anliegenden Teilen, wie das verlängerte Mark, Vierhügel mit Silber imprägnierten, so überzeugten wir uns öfter, dass die letzteren sehr leicht die Farbe aufnehmen; das Kleinhirn aber bleibt unimprägniert. Wir schrieben dieses irgend welchen Zufälligkeiten, die unserer Aufmerksamkeit entgingen, zu, bis Alfred Schaper in seiner Abhandlung auf dieselbe Erscheinung hinwies: „die Elemente des Kleinhirns reagieren sonderbarerweise nicht in derselben Art, wie die des Rückenmarks“ und in Folge dessen, sagt er, wird die Untersuchung, wegen der großen Kompliziertheit der embryonalen Erscheinungen im Kleinhirn, bedeutend erschwert. Es ist sehr schwierig, eine befriedigende Erklärung für dieses Faktum zu finden; wenn das Eindringen eines Farbstoffes in ein gewisses Gewebe abhängig von dem Chemismus des letzteren ist, so muss man, was wenig wahrscheinlich ist, annehmen, dass der Chemismus des Gehirngewebes in seinen verschiedenen Teilen verschieden ist. Wie dem auch sei, dieses Faktum bleibt bestehen; wir müssen noch hinzufügen, dass eine solche ungleichmäßige Empfänglichkeit der verschiedenen Teile des Centralnervensystems nicht nur im embryonalen Zustande beobachtet wird, sondern auch bei Erwachsenen, so z. B. erhielten wir fast immer beim Frosche prachtvolle Abbildungen der Histologie des Vierhügels, bestimmter Abschnitte des verlängerten Markes, befriedigende Präparate aber der Kleinhirnrinde beim Frosche zu erhalten, kostete uns viel Mühe. Dasselbe

beobachteten wir auch nur in geringerem Grade bei Fischen und Vögeln.

Vorliegende Untersuchung ist im histologischen Laboratorium der Moskauer Universität unter der Leitung des hochverehrten Professors J. F. Ogniew ausgeführt. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen sowohl für das Thema als auch für die bereitwilligst erteilten Ratschläge bei Ausführung meiner Arbeit.

Litteratur.

Die Litteratur über die Histogenese der Kleinhirnrinde ist ziemlich arm. Die Arbeiten, die in den siebziger und achtziger Jahren erschienen, sind keine Spezialarbeiten, die ausschließlich dieser Frage gewidmet sind. Die Untersuchungen Vignal's beschränken sich auf zwei oder drei Perioden der Entwicklung der Kleinhirnrinde beim Mensch-Embryo, wobei ihm als jüngstes Objekt ein 5 Monate alter Embryo diente. Was Loewe [32] betrifft, so erwähnt er in seiner umfangreichen Arbeit nur beiläufig die Histogenese des Kleinhirns und richtet seine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die morphologische Entwicklung dieses Organs. Die Beobachtungen Lübmoff's [27] sind umfassender und interessanter für uns; er beschreibt nämlich genau die histologische Struktur der Rinde der Embryonen, verfolgt die Entstehung einer jeden Rindenschicht, doch wie die Entstehung der Schichten vor sich geht, wie die Nervenzelle entsteht, wie sie wächst — dabei hält er sich wenig auf. Mehr ausführliche Beobachtungen über diese Frage hat, wie wir auch in der Einleitung erwähnten, Lahousse angestellt, der seine Arbeit im Jahre 1888 publizierte. Er verfolgte in streng aufeinanderfolgender Ordnung sehr aufmerksam die allmählichen morphologischen Veränderungen des Organs und gleichzeitig auch die Histogenese der Kleinhirnrinde, wobei er mit den frühesten Perioden begann und mit dem vollständig entwickelten Kleinhirn endete.

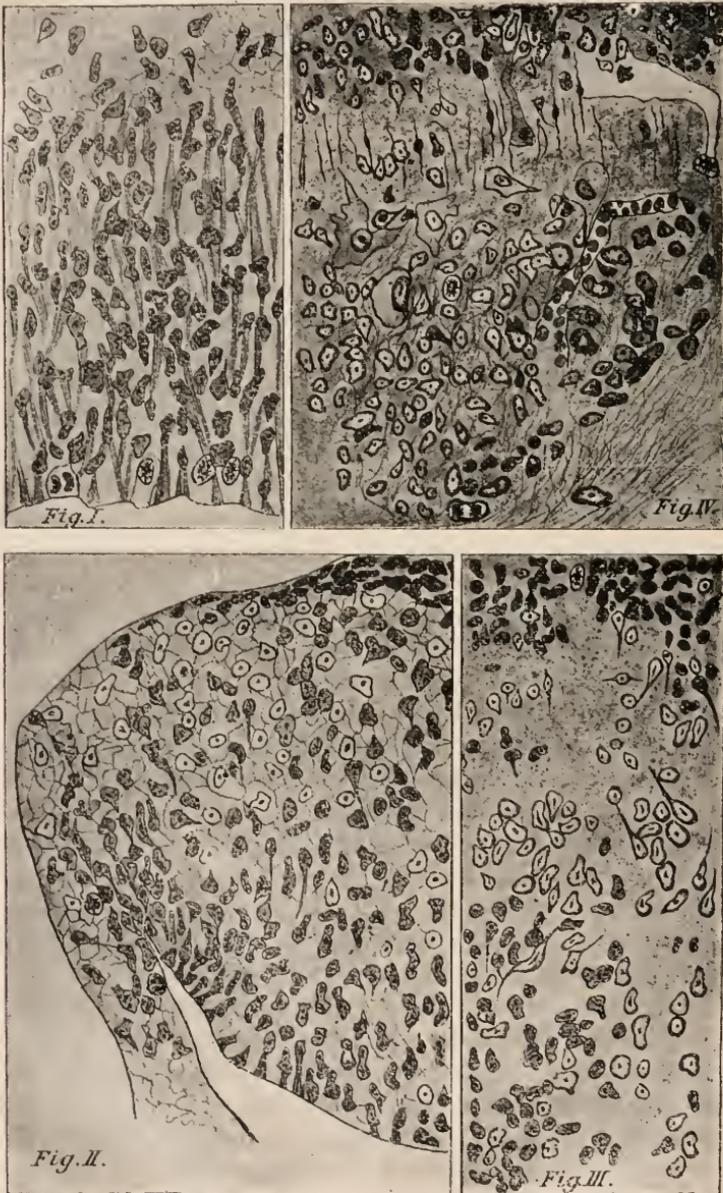
Die Arbeiten, die in den letzten 3—4 Jahren erschienen und ausschließlich der Histogenese der Kleinhirnrinde gewidmet sind, haben ein großes wissenschaftliches Interesse. Von diesem ist die Alf. Schaper's [55] die inhaltreichste, da sie die Histogenese der Kleinhirnrinde im Verlaufe des ganzen uterinen Lebens des Embryo beobachtet; die Arbeiten Bellogni's und Stefani's [2] besprechen dasselbe bei Vögeln. Darauf folgt noch eine ganze Reihe von Arbeiten nach der Methode Golgi's: Ramon y Cajal [40, 44, 42], van Gehuchten [2], Kölliker [25], Retzius [51] trugen in vieler Beziehung zum Verständnis des anatomischen Baues der Kleinhirnrinde und einiger histogenetischer Erscheinungen, die die Perioden von der Geburt der Frucht betreffen, bei. Die Arbeiten Ernst Lugaro's [30] sind ausschließlich der Histogenese der Körnerseicht der Kleinhirnrinde gewidmet.

Katzen-Embryo von $1-1\frac{1}{4}$ cm Länge.

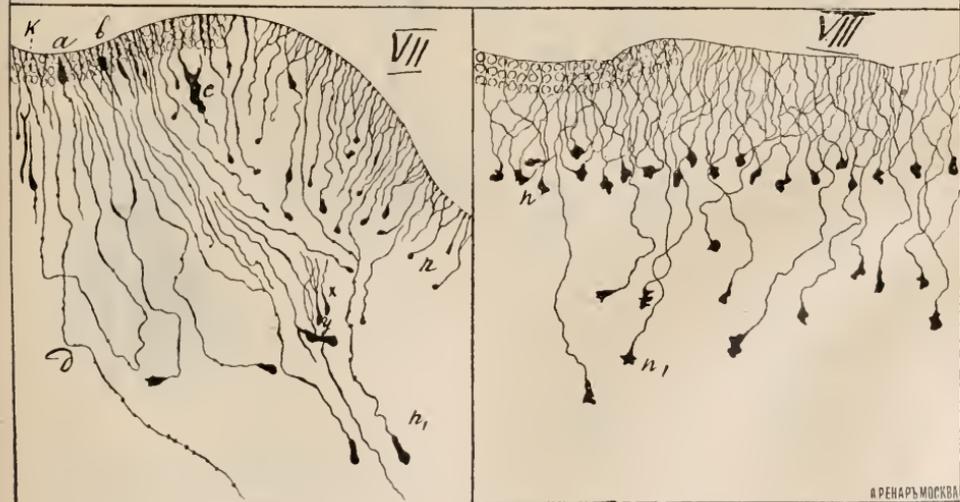
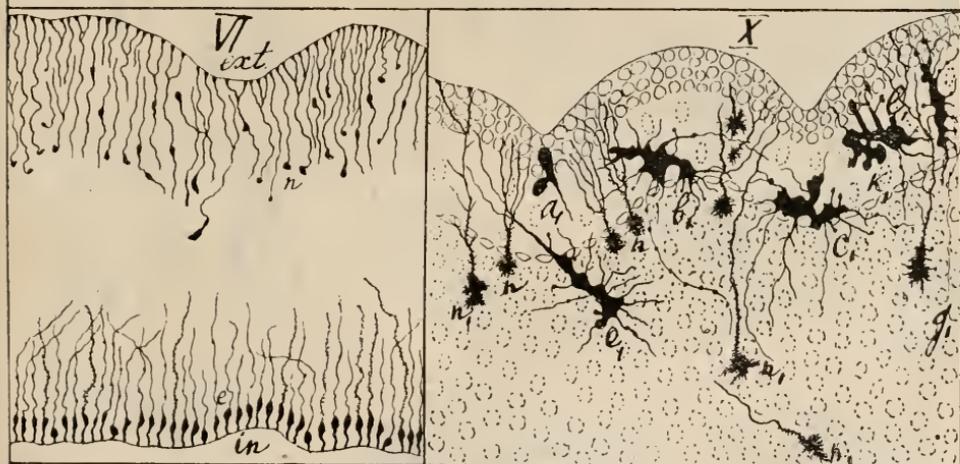
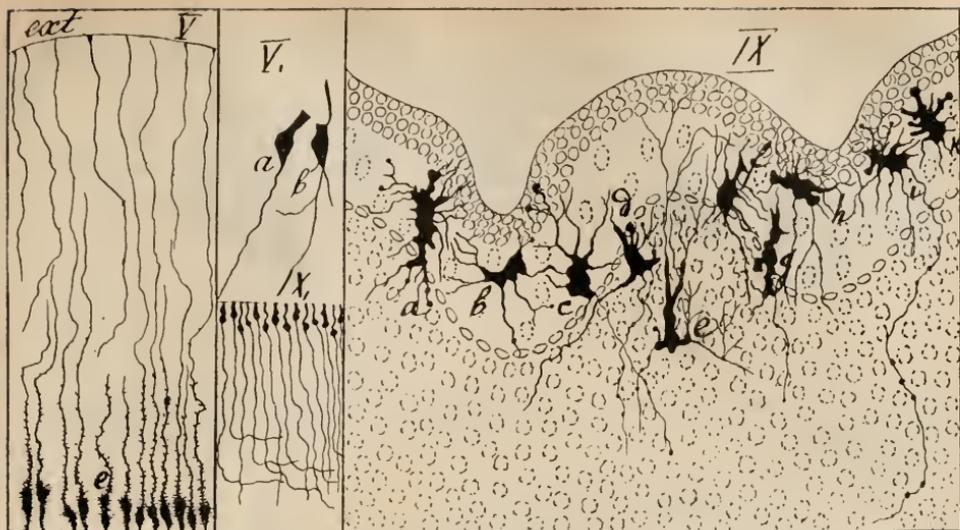
Zum klaren Verständnis der histogenetischen Prozesse der Kleinhirnrinde in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung, müssen wir unser Augenmerk auf unsere in Herman'scher Flüssigkeit fixierten und mit Safranin gefärbten Objekte richten, da die Methode Golgi's für dieses Alter wenig tauglich ist. — Die früheste Periode der Entwicklung, welche wir schildern konnten, gehört dem Katzen-Embryo von $1-1\frac{1}{4}$ cm; er entspricht der ersten Periode in den Untersuchungen Alf. Schaper's (Forrellen-Embryo) wie auch in den Untersuchungen von Lahousse (Huhn-Embryo zwischen 3—4 Bebrütungstage). Das Kleinhirn hat das Aussehen einer dünnen bogenförmigen Platte (Lamelle cerebellense Lahousse, Kleinhirnlamelle — Michalkowicz), die sich durch Verdickung des dorsalen Teiles der vierten Hirnblase gebildet hat. Bei der mikroskopischen Untersuchung des Sagittaldurchschnittes der Kleinhirnplatte unterscheiden wir drei Schichten¹⁾: eine innere, mittlere und äußere (Siehe Abbild. I). Die innere Schicht (couche mère Lahousse; Keimschicht His) besteht aus einer Reihe nebeneinander gelegener Zellen, mit großen ovalen oder unregelmäßig geformten Kernen, die sich im Zustande thätiger Mitose befinden; an ihnen sehen wir verschiedene Phasen karyokinetischer Figuren: Kerne teils geteilt, teils auf dem Wege der Teilung. Die Flächen der Zellteilung liegen in verschiedenen Richtungen, was wir auch auf Transversal- und Sagittaldurchschnitten von Huhn-Embryonen beobachteten. Die Form der Zellen ist eine ovale oder runde; das Protoplasma besteht aus einer homogenen, sehr blassen Substanz, in Folge dessen treten die deutlich gefärbten karyokinetischen Figuren der Kerne auf dem hellen Fond sehr en relief hervor. In den Zwischenräumen dieser Zellen ist eine Menge längsgelegener Streifen sichtbar, die eine Fortsetzung der Zellenfortsätze der mittleren Schicht bilden und am inneren Rande der Kleinhirnplatte mit konischen Erweiterungen endigen. Eine ununterbrochene Reihe solcher, sehr häufig mit einander verklebter Endigungen bildet die innere Grenzmembran (Membrana limitans interna). Wir müssen auch auf ein von Lahousse schon erwähntes Factum hinweisen: bei den Huhn-Embryonen nämlich ist die ganze innere, ventriculäre Oberfläche der Kleinhirnplatte mit zarten und dünnen, sehr nahe aneinander gelegenen Härchen besät, einige von diesen sind leicht gekrümmt. Lahousse beobachtete sie bei Embryonen in der frühesten Periode, wir — in der folgenden Periode, d. h. zwischen dem 4.—5. Tage bei Huhn-Embryonen. Bei dem Katzen-

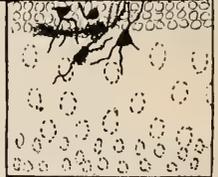
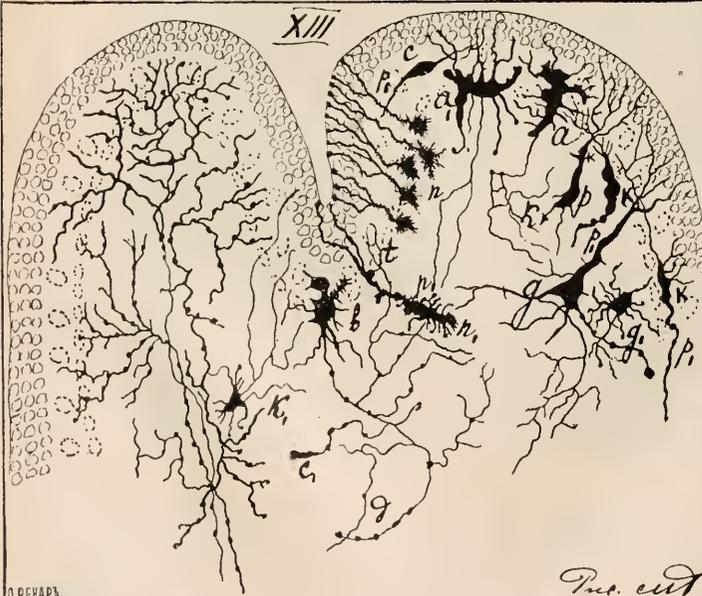
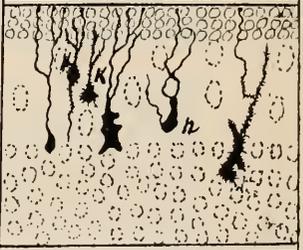
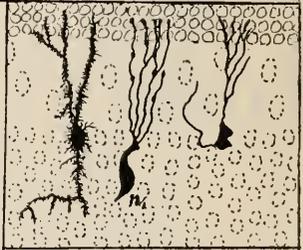
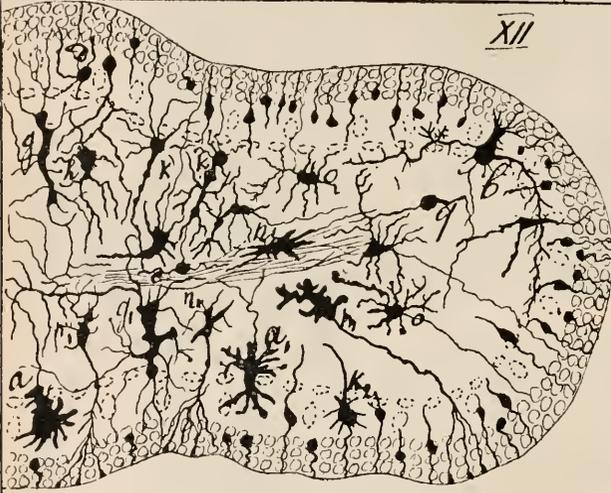
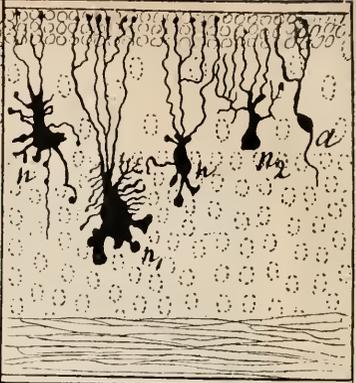
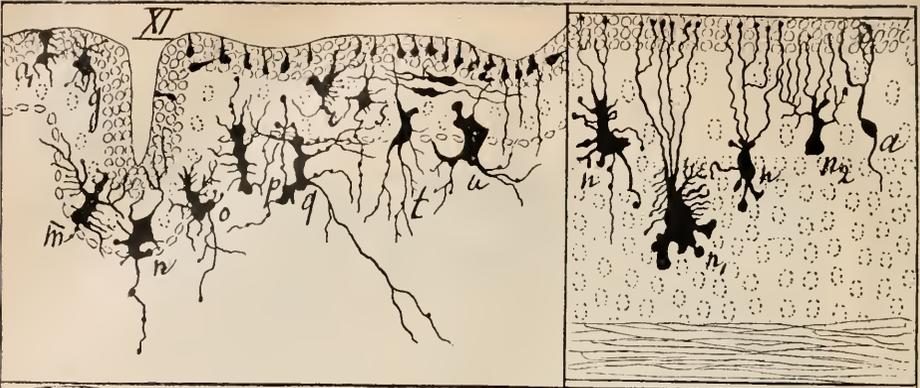
1) Es ist selbstverständlich, dass wir uns einer solchen Unterabteilung in Schichten der bequemerem Beschreibung wegen bedienen; thatsächlich nehmen die Elemente einer jeden Schicht Anteil in der Bildung auch der beiden anderen Schichten.

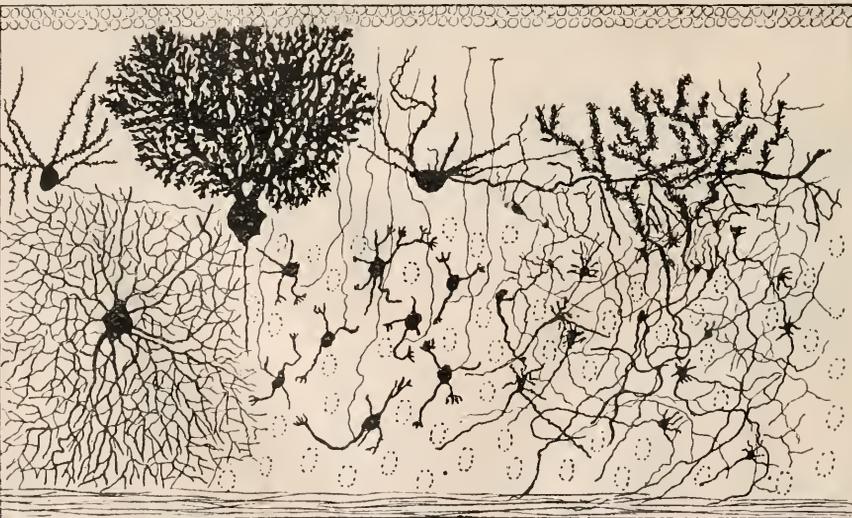
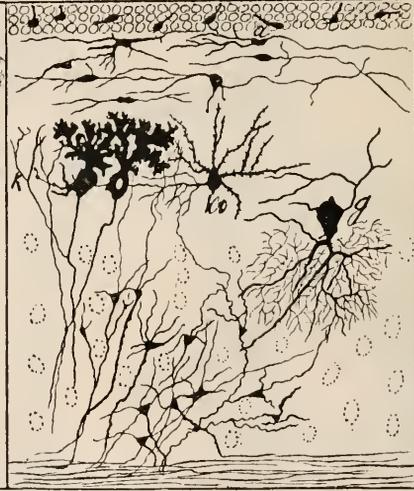
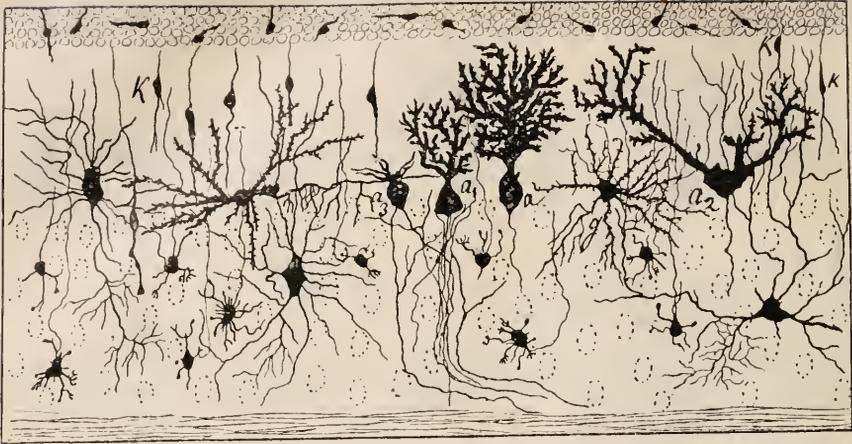
Embryo beobachteten wir sehr deutlich diese Schicht (cuticula interna LaHousse) ebenfalls in der folgenden Periode auf den nach der Methode Golgi's ausgeführten Präparaten.

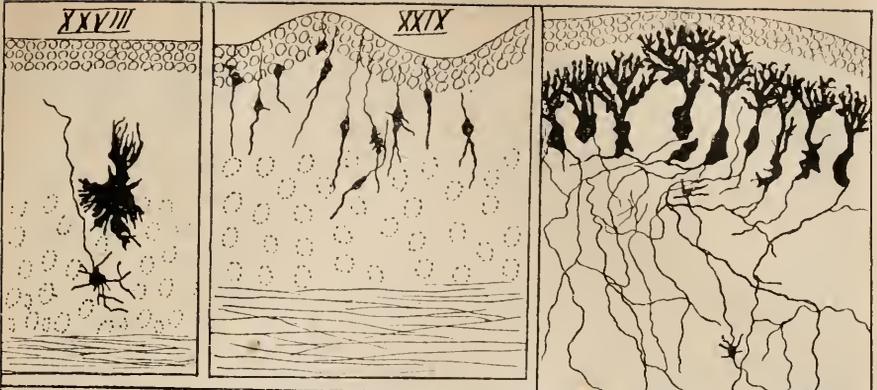


Die folgende mittlere Schicht (Kerzone His), die breiteste von allen drei Schichten — wird von einigen Reihen spindelförmiger Zellen gebildet, die mit ihrem Längsdurchmesser hauptsächlich in radiärer

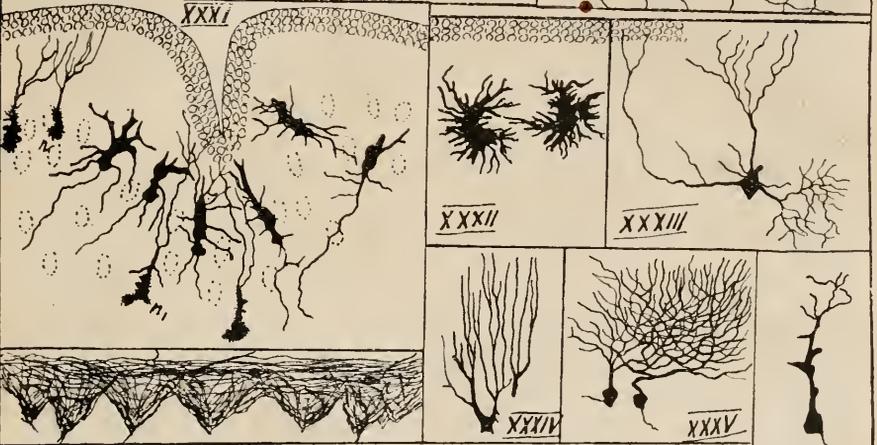




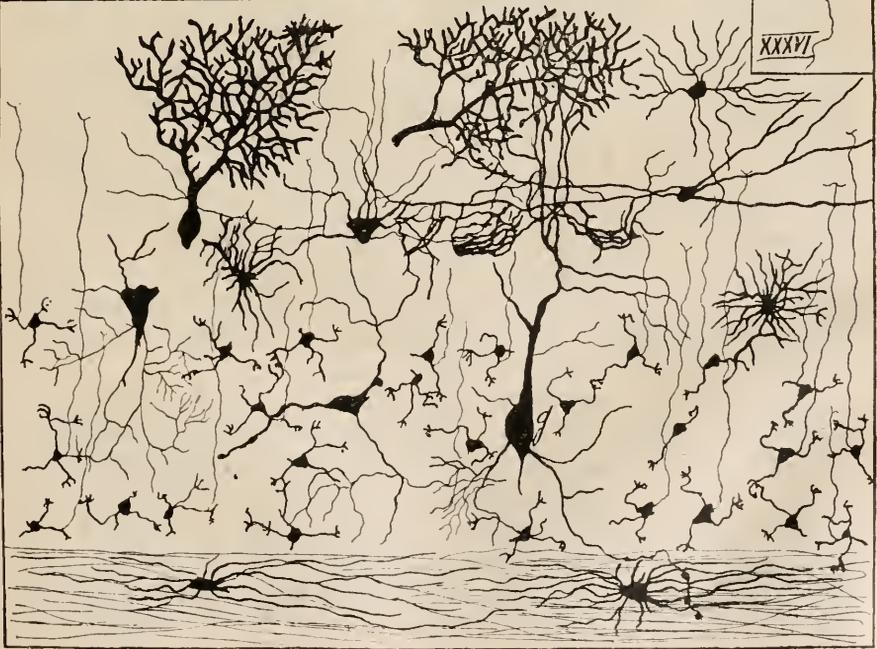




XXX



XXXIV



XXXV

Richtung gelegen sind. Die vorherrschende Form ihrer Kerne ist die länglich-ovale, man begegnet auch unregelmäßigen Formen; sie unterscheiden sich von den Kernen der vorhergehenden Schicht dadurch, dass sie keine karyokinetischen Figuren enthalten, schwächer Farbe aufnehmen und sehr reich an Chromatinsubstanz sind. In einigen Kernen sind ein oder mehrere runde oder stäbchenförmige Kerne sichtbar. An beiden Polen der vertikalen Durchmesser des Kernes verlängert sich das Protoplasma in lange Fortsätze, von denen die der inneren Schicht am nächsten gelegene, nachdem sie zwischen den Zellen der Keimschicht verlaufen sind, an der Bildung der *M. limitans interna* teilnehmen. Wie aus der Abbild. I ersichtlich, breiten sich viele Fortsätze, sobald sie bis zur inneren Peripherie kommen, fächerförmig aus und, indem sie sich mit denselben Endigungen der Nachbarfortsätze vereinigen, bilden sie häufig bogenförmige Räume, in welchen die Keimzellen gelegen sind.

Was das Protoplasma anbelangt, so bezeichnet es Loewe als homogen, Schaper als körnig, Lachoussé als fibrillär; das Protoplasma analoger Elemente (Spongioblasten) in dem sich entwickelnden Rückenmarke hat nach His ebenfalls eine fibrilläre Streifung. Von den Seiten des Kernes ist das Protoplasma bis zum Minimum verdünnt. Auf unseren in Herman'scher Flüssigkeit fixierten und mit Safranin gefärbten Objekten hat das Protoplasma das Aussehen einer homogenen, sehr blassen Substanz; in den Stellen, wo sie sich zur Bildung der *M. limitans interna* erweitert, kann man bei aufmerksamer Beobachtung eine sehr zarte Streifung in der Längsrichtung bemerken. Auf den Zupfpräparaten hat das Protoplasma ebenfalls das Aussehen einer homogenen Substanz, in welcher hier und da feinste Körnchen eingelagert sind. Seitenfortsätze senden diese Zellen nicht aus. Lachoussé behauptet aber, dass es ihm stets gelang, in den in Chromsäurelösung oder in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Schnitten diese Seitenfortsätze zu sehen, die sich mit denselben Fortsätzen der Nachbarzellen vereinigten, und da er in diesen Zellen (*Neuroglie embryonnaire*) die zukünftigen Nerven- und Neurogliazellen sieht, so zieht er daraus den Schluss, dass die Nervenzelle mit ihren Fortsätzen und die Neurogliazelle in dem erwachsenen Organismus ein unzertrennbares Ganze vorstellen müssen.

Wir können uns keineswegs mit den Schlüssen des Autors einverstanden erklären, da das Studium der mit Silber imprägnierten Präparate uns zeigt, dass die jungen Neurogliazellen überhaupt keine Seitenfortsätze aussenden, sondern nur ein oder zwei Fortsätze in die Richtung des Verticaldurchmessers des Kernes haben; außerdem dass die Fortsätze der Nachbarzellen sich untereinander verflechten, aber nicht ineinander übergehen. Die größte Breite dieser Schicht entspricht den vorderen Teilen der Kleinhirnplatte; nach hinten verkleinert sie

sich, so dass in der Nähe des Velum medullare posterius diese Schicht bloß aus 1—2 Zellenreihen besteht.

Die dritte — äußere Schicht ist viel enger als die vorhergehende, sie nimmt den ganzen Raum bis zur äußeren Oberfläche des Kleinhirns ein; die sie bildenden Zellen haben völlig dieselbe innere Struktur, wie die soeben angeführten — der mittleren Schicht; sie sind nur im Umfange ein wenig kleiner und leicht verlängert. Sie liegen weiter von einander entfernt als die Zellen der mittleren Schicht, und wenn man ordentlich die Abbildung betrachtet, so sieht man, dass der größte Teil der Zellen aus einen oder beiden Polen mehr oder weniger lange Fortsätze absendete. Eine völlig analoge Schicht beobachtete His in den Anfangsperioden des sich entwickelnden Rückenmarks und nannte sie „Randschleier“; Minot [36] nennt sie ebenfalls äußere Neuroglia-schicht.

His ist der Meinung, dass die Zellenfortsätze in der Nähe der äußeren Oberfläche Seitenzweige aussenden; einige von den Fortsätzen vereinigen sich nach der Ansicht desselben Autors miteinander und bilden ein zartes Netz, ähnlich dem auf unserer Abbildung. Die Bedeutung dieser Schicht im Rückenmark besteht nach His in der Bildung des lokalen Stützgewebes der zukünftigen weißen Substanz. Interessant ist die Meinung Lahousse's über die Entstehung dieser Schicht: wir wissen nämlich, dass die Kleinhirnplatte die Form eines Bogens hat, mit der Konvexität nach außen, und es ist daher verständlich, dass in Folge dieser Form die äußeren Schichten bei weitem umfangreicher als die inneren sein müssen. Die sich in den letzteren aus der Keimschicht (*couche-mère*) auf dem Wege der indirekten Teilung bildenden Zellen, drängen sich nach außen, wo sie einen größeren Raum finden, lagern sich freier, d. h. nicht so dicht; ihre Fortsätze aber verzweigen sich und bilden ein zartes Fasernetz. Diese Zellen sind nach der Meinung Lahousse's völlig analog denen der mittleren Schicht (*Neuroglie embryonnaire*), nur unterwarfen sie sich einer leichten Differenzierung in dem Sinne, dass ihre von den Fortsätzen gebildeten Schlingen breiter und offener sind (*se sont ouvertes et élargies*). Diese Schicht ist auch in der folgenden Periode, in welcher es uns gelang, sie nach der Methode Golgi's zu färben. Auf diesen Präparaten ist sehr deutlich die gegenseitigen Beziehungen sowohl der Zellen als auch ihrer Fortsätze unter einander zu sehen und daher werden wir unser Urteil über diese Schicht dann äußern, wenn wir parallele, sowohl nach der Methode Golgi's als auch mit Herman'scher Flüssigkeit bearbeiteten Objekte vergleichen werden.

Entsprechende frühe Perioden beobachteten wir auch bei Schaf- ($1\frac{1}{2}$ —2 cm) und Huhn-Embryonen. Die die Schichten bildenden Zellen sind in ihrem äußeren Aussehen, in ihrer Lage, in ihrer gegenseitigen Beziehung zu einander, in der Richtung ihrer Fortsätze — mit einem

Worte in allen Beziehungen völlig analog dem soeben von uns über den Katzen-Embryo Gesagten. Beim Vergleich unserer Beobachtungen mit denen His's, müssen wir zu dem Schlusse kommen, dass in den frühen Perioden die Entwicklung des Kleinhirns und die des Rückenmarks sehr ähnlich ist.

Katzen-Embryo von 3 cm Länge.

Mit der weiteren Entwicklung des Kleinhirns ändert sich auch merklich das histologische Bild. Wir sehen nämlich bei dem Katzen-Embryo von 3 cm längs der inneren Peripherie der Kleinhirnplatte in einer Reihe gelegene, den von uns früher in der mittleren Schicht beschriebenen völlig analoge Zellen; das Protoplasma ist ebenfalls an beiden Polen in konische Fortsätze verlängert. Das äußere Aussehen der Zellen, die Form ihrer Kerne wie auch die Anwesenheit stäbchenförmiger Kernchen — spricht für die Identität dieser Zellen mit denen der mittleren Schicht. Eine Keimschicht — als eine Reihe großer Zellen im Zustande der Teilung — existiert in dieser Periode nicht, sondern hier und da begegnen wir an der inneren Peripherie zerstreuten Kernen mit karyokinetischen Figuren als Ueberreste der verschwindenden Keimschicht¹⁾.

Gehen wir weiter nach außen, so sehen wir die radiäre Lagerung der Zellen der mittleren Schicht, welche wir der vorhergehenden Periode beobachteten, nur in der Nähe des Velum medullare posterius auf einem beschränkten Raume ausgesprochen; in den anderen Teilen aber sind die Zellen ohne jede bestimmte Ordnung mitten in einem zarten Fasernetze, ähnlich dem von uns in der äußeren Schicht beim Katzen-Embryo von 1—1 $\frac{1}{4}$ cm beobachteten, zerstreut. Die geringen Veränderungen, die in diesen Zellen vorgingen, bestehen darin, dass sie sich schwächer als früher färben und die Körnigkeit im Kerne weniger und zarter angedeutet ist. Das Netz, in welchem diese Zellen eingelagert sind, wird, wie uns die entsprechenden, mit Silber imprägnierten Präparate lehren, auf Kosten der zahlreichen und stark verwickelten Fortsätze dieser Zellen gebildet.

Außer dem von uns soeben Beschriebenen sehen wir mitten in den Zellen der mittleren Schicht zerstreute neue Elemente, die wir bisher nicht beobachtet haben. Es sind rundlich-ovale Kerne, mit einem runden, nicht großen, im Centrum des Kernes gelegenen Kernchen; die sehr feinen Chromatinkörner sind mehr an die Peripherie gerückt, so dass der Kern im Centrum heller als außen erscheint. — Protoplasma um den Kern konnten wir nicht bemerken. Diesen Elementen begegnen wir überall, von den inneren bis zu den mehr äußeren Teilen, in der Kleinhirnplatte.

1) Die Stelle des Präparates, welche wir für unsere Abbildungen wählten, besaß keine karyokinetischen Figuren.

Beim Schaf-Embryo von 3 cm und beim Huhn-Embryo zwischen dem 4.—6. Bebrütungstage (III. Stadium nach Lahousse) [26] beobachteten wir in der Kleinhirnplatte völlig dieselben Elemente, die wir beim Katzen-Embryo von 3 cm beschrieben haben. Auf einen Umstand müssen wir eben hinweisen: die Elemente der Keimschicht mit karyokinetischen Figuren begegnen wir nämlich häufiger beim Schaf- als Katzen-Embryo und am häufigsten beim Huhn-Embryo.

Bevor wir in unserer Auseinandersetzung weiter gehen, wollen wir das wesentliche der histogenetischen Prozesse, die wir in den beiden von uns beschriebenen Perioden der Kleinhirnentwicklung beobachteten, zu erklären suchen.

Das von uns bisher beschriebene histologische Bild stimmt in Vielem mit den Beobachtungen Alfred Schaper's [55] und Lahousse's über das Kleinhirn, auch mit denen His's über die Anfangsperioden der Rückenmarksentwicklung überein; doch jeder der Autoren erklärt seine Beobachtungen nach seiner Art. Wie wir bereits früher erwähnten leitet His von der Keimschicht nur eine Art von Zellen, die sogenannten Neuroblasten ab, die allmählich, seiner Meinung nach, sich nur in Nervenzellen differenzieren. Ueber das äußere Aussehen dieser Umbildungen, über den Uebergang der Keimzellen in diese Zellen haben wir bereits früher gesprochen und wollen nicht mehr darauf zurückkommen; Eines jedoch können wir zweifelsohne bestätigen, ähnliche Neuroblasten in unserer ersten Periode nicht beobachtet zu haben. Allem Anscheine nach geht die Entwicklung des Rückenmarks viel schneller vor sich als die des Kleinhirns und daher fällt das erste Auftreten der Neuroblasten auch der Zeit nach in diesen beiden Organen nicht zusammen; dieses wurde durch die Beobachtungen Alfred Schaper's konstatiert. Wir überzeugten uns nicht ein Mal, dass im Vergleich mit den Nachbarorganen, mit dem verlängerten Mark, Vierhügel — sich das Kleinhirn viel langsamer entwickelt. Es scheint uns daher verständlich, dass man im Rückenmarke von den frühesten Stadien an die Anwesenheit der Neuroblasten konstatiert, im Kleinhirn aber diese Elemente noch abwesend sind. Die Beobachtungen Alf. Schaper's stimmen mit den unserigen in dieser Beziehung völlig überein. Wir wollen uns bemühen, diesen Umstand mehr ausführlich zu erläutern.

Auf unseren Objekten liegen dicht an den Zellen der Bildungsschicht die Zellen der mittleren Schicht, die sogenannten Spongioblasten His's oder die Alf. Schaper'schen Stützelemente, an; von Neuroblasten giebt's, wie wir soeben mitteilten, keinen einzigen. Um dasselbe bei anderen Embryonen zu prüfen, untersuchten wir besonders sorgfältig die Hühner-Embryonen in nacheinander folgender Reihe ihrer Entwicklung und überzeugten uns völlig von der Analogie des soeben von uns bei den Katzen-Embryo beschriebenen histologischen

Bildes. Außerdem konnten wir ohne allen Zweifel das Faktum konstatieren, dass mit dem Wuchse des Embryos die Zahl der Zellreihen der mittleren Schicht sich allmählich vergrößert und der Prozess der Zellteilung in der Keimschicht damit Hand in Hand geht. Es ist ganz natürlich, dass wir diese beiden Erscheinungen, d. h. die Karyokinese und die Vermehrung der Reihen der mittleren Schicht untereinander verknüpfen müssen, um so mehr, als wir nirgends in der Kleinhirnplatte außer der Keimschicht mitotischen Prozessen begegnen. Wir sind daher mehr geneigt, uns der Meinung Alf. Schaper's anzuschließen, dass in den Anfangsperioden der Kleinhirnentwicklung die Keimschicht die Elemente der mittleren Schicht, die zur Stütze des Gehirngewebes dienen, erzeugt. Wir können auch nicht behaupten, dass die Zellen der mittleren Schicht durch direkte Zellteilung sich vermehrten, da wir dieses niemals beobachteten. Neuroblasten fehlten ebenfalls in den Anfangsperioden der Hühner-Embryonen. Die Zellen der Keimschicht begnügen sich nicht allein mit der Bildung der Zellen der mittleren Schicht. Wie wir bereits erwähnten, treten beim Katzen-Embryo von 3 cm zuerst besondere Elemente auf, die sich durch ihr äußeres Aussehen, durch die Verteilung der Chromatinsubstanz, durch ihre Form von den Zellen der mittleren Schicht sehr unterscheiden. Ebensolchen Zellen begegneten wir von einem gewissen Momente an auch bei Schaf- u. Hühner-Embryonen. Beobachtungen weiterer Perioden der Entwicklung zeigen uns, dass diese Zellen sich allmählich differenzieren und in Nervenzellen der Rinde verwandeln; folglich können wir auf dieselben wie auf Elemente sehen, die den His'schen Neuroblasten analog sind.

Betrachten wir aufmerksam ein Präparat dieser Periode, so bemerken wir, dass die Zellen der mittleren Schicht nicht mehr so nahe aneinander liegen wie in der vorhergehenden Periode; Reste der radiären Verteilung und Zellenanhäufungen sehen wir nur an einer Stelle. Daraus ist zu ersehen, dass die neue Generation dieser Zellen, wenn nicht sistiert, so doch wenigstens merklich schwächer geworden ist. Der Prozess der Zellteilung in der Keimschicht setzt sich unterdessen mit größerer oder geringerer Intensivität fort (auf den Präparaten der Hühner-Embryonen sehen wir neben dem soeben beschriebenen Bilde mehr karyokinetische Figuren als auf dem des Katzen-Embryo). Daneben bemerken wir die Bildung neuer Elemente und wir können daraus den Schluss ziehen, dass die neu aufgetretenen Elemente (Neuroblasten) Produkte der mitotischen Zellteilung der Keimschicht sind. — Auf Grund dieses oben Angeführten können wir uns die Histogenese des Kleinhirns in den Anfangsstadien derartig vorstellen: anfangs bilden sich den His'schen Spongioblasten analoge Zellen der mittleren Schicht aus der Keimschicht; je nach Anhäufung dieser Elemente rücken sie allmählich durch neue Zellgeneration immer mehr und mehr aus den

inneren Schichten nach außen, legen sich in der mittleren Schicht nebeneinander und bilden undeutliche Reihen. Mit dem Wuchse des Embryo vergrößert sich die Reihenzahl, so z. B. sehen wir beim Huhn-Embryo am 4. Bebrütungstage nur 3—4, am 5—6 Bebrütungstage gegen 10—12 Reihen; eine so schnelle Zellenvermehrung wird auch durch die Beobachtungen La houses bestätigt. Es ist selbstverständlich, dass die mehr nach außen gelegenen Zellen an der Bildung des Randschleiers Teil nehmen und als, sozusagen, alte Zellen sich allmählich differenzieren, solange die neue Generation sich fortsetzt. Ihre Fortsätze beginnen sich zu verzweigen und da die Zellenzahl in dem Randschleier sich immer mehr und mehr vergrößert, so bildet sich das dichte, dieser Schicht charakteristisches Faserngeflecht. Mit der Zeit dringt diese Zellendifferenzierung in mehr tiefere, innere Schichten und erreicht schließlich die innere Peripherie der Platte. So verstehen wir das soeben beim Katzen-Embryo von 3 cm beschriebene histologische Bild, wo die Zellen nicht in Reihen, sondern in einiger Entfernung von einander liegen und zwischen denselben sich ein dichtes Faserngeflecht befindet.

Die Neuroblasten bilden sich später als die Spongioblasten; sie treten ebenfalls in ganzen Massen aus der Keimschicht hervor, dringen durch die Spongioblasten allmählich, bis zum Randschleier nach außen und verbleiben daselbst. Es ist natürlich, dass die früher gebildeten Zellen, durch einen neuen Zellenstrom hervorgedrängt, weiter nach außen vordringen müssen als die später entstehenden; viele von den letzteren bleiben, möglicherweise, in den tiefen Teilen der Rinde.

Bei der Beschreibung der nach der Golgi'schen Methode bearbeiteten Präparate, werden wir auf die Gründe hinweisen, welche uns veranlassen, den histologischen Prozess der Rindenentwicklung in den verschiedenen Perioden so zu verstehen.

Wie wir bereits erwähnten, ist die Keimschicht beim Katzen-Embryo von 3 cm auf dem Wege des Schwindens. Hier und da sehen wir noch zerstreute karyokinetische Figuren; augenscheinlich hat diese Schicht ihre Bestimmung vollbracht, nachdem sie eine gewisse Zahl Neuroblasten und Zellen der mittleren Schicht (Spongioblasten) erzeugt hatte. An ihrer Stelle sehen wir jetzt eine Reihe von Zellen, die dieselbe Struktur wie die Spongioblasten haben und die ganze innere Peripherie der Kleinhirnplatte umgeben. Diese Zellen müssen als Keime der Ependymzellen betrachtet werden; in der Abbildung V sind sie nach der Golgi'schen Methode gelungen imprägniert.

Sobald die Bildungsschicht schwindet, so kommt unwillkürlich der Gedanke, woher denn eigentlich neues Material zur weiteren Entwicklung des Kleinhirns sich hernimmt. Auf der Abbildung II bemerken wir nämlich, dass die ganze äußere Peripherie von neu aufgetretenen Zellen eingenommen ist, deren Zahl in der Richtung von hinten vom

velum medullare posterius nach vorn allmählich zunimmt. Diese Zellschicht können wir, wie unsere weiteren Beobachtungen zeigen, als zweite oder späte Keimschicht bezeichnen, da sie Ergänzungsmaterial für das wachsende Organ liefert. Zuerst wurde sie bei Neugeborenen beobachtet und von Obersteiner [37] beschrieben und daher hat sie auch bei vielen die Benennung („couche d'Obersteiner“). Lahousse gab ihr, in Anbetracht der histogenetischen Bedeutung, die sehr präzise Benennung „couche de renfort“ (Hilfsschicht). Ihre anatomische Benennung ist — äußere Körnerschicht zum Gegensatz von der inneren.

Sie wurde nachher von Besser, Boll [4], Denissenko [5], Lubimoff [27] und noch von vielen anderen beschrieben.

Ueber die Bildungsquellen der Zellen dieser Schicht sind die Ansichten fast aller Gelehrten dieselben. —

Nach Loewe [32], Bellogni und Stefani [2] treten diese Zellen aus den Ependymzellen des hinteren Gehirnsegels hervor. In sehr naher Beziehung zu demselben steht auch die Meinung Herrick's¹⁾, dass der hintere Teil der ventikulären Oberfläche des Kleinhirns als Quelle der Zellenproliferation für diese Schicht dient. Diese Ansicht bestätigt Alf. Schaper und auch wir schließen uns auf Grund unserer Beobachtungen derselben an. Wir sehen auf der Abbildung II, dass die Spongioblasten, während sie auf der inneren Kleinhirnoberfläche und im Kleinhirn selbst sich einer leichten Differenzierung unterzogen, in der Nähe des velum medullare posterius ihr embryonales Aussehen, sowohl der inneren Struktur als auch der radiären Verteilung nach mit den aus beiden Polen der Zelle ausgehenden langen Fortsätzen, beibehielten. Augenscheinlich sind diese Zellen junger Herkunft, umso mehr, als wir an dieser Stelle karyokinetischen Figuren begegnen. Diese Figuren der Kernteilung wie auch die Anwesenheit der Spongioblasten zeigen uns, dass an dieser Stelle sich dasselbe wiederholt, was wir in der ersten Periode beim Katzenembryo in der ganzen Kleinhirnplatte beobachteten. Diese neugebildeten Zellen drängen sich allmählich nach außen, verteilen sich als besondere Schicht längs der äußeren Kleinhirnoberfläche und nehmen den äußeren Teil des Randschleiers ein. Die Zellen dieser Schicht haben eine sehr unregelmäßige, öfter nach irgend einer Richtung verlängerte Form, ihre Kerne sind an Chromatinsubstanz sehr reich und enthalten einige stäbchenförmige Körnchen; sie färben sich intensiver als die Spongioblasten, das Protoplasma der Zelle ist undeutlich. Bei den mehr erwachsenen Embryonen ist auf den Frontalschnitten, respektive zu den Furchen auf den longitudinalen, besonders deutlich zu sehen, wie aus der inneren Peripherie jenes Teiles der Kleinhirnplatte, die den recessus lateralis umgibt, eine große Menge nach oben sich richtender Zellen herauskommt und indem sie längs

1) L. L. Herrick, The evolution of the cerebellum. Science 1891. Citiert aus den Abb. Alf. Schaper's, Nr. 55.

der äußeren Oberfläche der Kleinhirnrinde sich verteilt, bildet sie eine besondere — äußere Kernschicht. Wir sehen also, dass diese Schicht ihre Entstehung zweien Quellen verdankt: einerseits dem Teile der Kleinhirnplatte, das an das *velum medullare posterius*, andererseits dem Teile, welcher an den *recessus lateralis* grenzt: die ganze äußere Oberfläche der Rinde ist also mit einer Zellschicht bedeckt, die von Hinten und den Seiten nach der Richtung zur Mittellinie verlaufen.

Die Beobachtung dieser beiden beschriebenen Perioden hat unserer Meinung nach ein großes prinzipielles Interesse; abgesehen davon, dass die Arten der primären Entstehung der Nerven- und Neurogliazelle (Neuroblasten und Spongioblasten) für alle von uns untersuchten Tiere dieselbe sind, so sind sie auch dieselben für die anderen Teilen des Centralnervensystems, die eine verschiedene anatomische Struktur haben. In dieser Beziehung können wir uns auf die His'schen Arbeiten über Histogenese des Rückenmarkes beziehen.

Wir überzeugten uns leider häufig, dass die Golgi'sche Methode für Embryonen in den frühen Perioden wenig tauglich ist. Es gelang uns nämlich, abgesehen von anhaltenden und hartnäckigen Versuchen die jungen Elemente zu färben, nur in seltenen Fällen mehr oder weniger befriedigende Resultate zu erhalten; so z. B. gelang es uns nie die Zellen der Keimschicht zu färben. Unsere Beobachtungen über die Golgi'sche Methode zeigten: je jünger die Zelle, je weniger differenziert sie ist, desto schwerer lässt sie sich mit Silber imprägnieren, d. h. die Zellen imprägnieren sich nur dann leichter, wenn sie den deutlichen Charakter einer Nerven- oder Neurogliazelle angenommen haben; vom extrauterinen Leben des Embryo an imprägnieren sich also die Elemente leichter. Dadurch erklärt sich diese Fülle der in letzter Zeit über die normale Histologie des Centralnervensystems erschienenen Arbeiten, die nach der Golgi'schen Methode über Objekte von neugeborenen Tieren ausgeführt wurden. Zur Bestätigung des Gesagten können wir noch hinzufügen, dass die Hühner-Embryonen sich bei uns nur vom 10. Bebrütungstage färbten. Der Umstand, dass das Rückenmark des Huhn-Embryos sich vom 4. Tage imprägnieren lässt, kann für das eben Gesagte nicht als Widerspruch gelten; denn wir wiederholten es bereits öfter, dass das Rückenmarck sich schneller entwickelt und auch die Differenzierung der Zellen im Kleinhirn und im Rückenmarke zur verschiedenen Zeit vor sich geht; andererseits erwähnten wir schon in der Einleitung von der eigentümlichen, individuellen Beziehung des Kleinhirns zu dieser Methode. Wir könnten uns noch auf Ramon y Cajal [40] beziehen, der bei seinen Untersuchungen über den *Lobus opticus* der Vögel, bei den Hühner-Embryonen, nur vom 10. Bebrütungstage eine befriedigende Imprägnation erhielt; im Rückenmarke aber imprägnierte er die Zellen bereits vom 3.—5. Bebrütungstage.

In diesen beiden soeben besprochenen Perioden sind noch die nach dieser Methode erhaltenen Daten dürftig, in den weiteren Perioden aber, wo die Zellen auf dem Wege zur höchsten Evolution ihre Form schnell ändern, gewinnt diese Methode eine hervorragende Bedeutung. Die sorgfältigen Erforschungen und die tiefdurchdachte Beschreibung der von Alf. Schaper nach anderen Methoden bearbeiteten Objekte der Fisch-Embryonen lassen jedoch noch viele Fragen offen, worüber der Autor selbst öfter erwähnt. Das Färben mit Safranin, Hämatoxylin giebt wohl sehr wenig Stützpunkte zur Beurteilung über die Arten der Zelldifferenzierung, über die Herkunft einer gewissen Faser, über ihre Zweige und ihre Beziehung zu der oder jener Zelle u. s. w., andererseits aber geben diese Methoden sehr wertvolle Andeutungen über die allgemeine Charakteristik der Entwicklung eines gewissen Organs, der sehr feinen Struktur des Protoplasmas und Kernes und dienen überhaupt als mächtiges Hilfsmittel zu der Golgi'schen Methode für das Verständnis der histogenetischen Prozesse. Wir werden uns daher in unserer weiteren Auseinandersetzung zur Aufklärung von gewissen Fragen, auf die uns die Golgi'sche Methode keine Antwort giebt, öfter auch nach anderen Methoden bearbeiteter Präparate bedienen.

Katzen-Embryo von 5 cm Länge.

Bei unserer weiteren Auseinandersetzung der mit Safranin gefärbten Präparate beim Katzen- und Schaf-Embryo von 5 cm können wir bemerken, dass im Allgemeinen das histologische Bild der Rinde dasselbe ist wie das auf der Abbildung III vom Katzen-Embryo von 5 cm¹⁾; der Unterschied besteht eben nur darin, daß die Zellen der Mantelschicht, über die gleich ausführlicher die Rede sein wird, noch nicht in zwei Schichten (große und kleine Zellen) gesondert sind und nicht so nahe aneinander liegen, wie man das auf der Abbildung sieht.

Die Kleinhirnoberfläche ist bereits in dieser Periode von einer bedeutenden Zahl mehr oder weniger tiefer Furchen durchschnitten; die äußere Kernschicht, die wir bereits im Keimzustande beobachteten, umgiebt jetzt als breiter, selbständiger Zone die äußere Gehirnoberfläche. Die Veränderungen, die in den Zellen dieser Schicht vorgehen, bestehen darin, dass sie im Umfange ein wenig kleiner wurden und sich mit Safranin dunkler färben als früher; ihre Form ist eine vorwiegend ovale; karyokinetischen Figuren begegnen wir nur als seltenen Erscheinungen. Wie sonderbar das auch erscheint, dass die Zellen dieser Schicht, trotz der progressiven Entwicklung des Organs, sich in ihrem Umfange verkleinern, so ist es dennoch im embryonalen

1) Aus diesem Grunde stellten wir nicht Abbildungen über die Präparate dieser Periode her.

Leben keine sehr ungewöhnliche Erscheinung. Auf diese Frage werden wir noch zurückkommen. Die nur seltene Anwesenheit der karyokinetischen Figuren weist uns darauf hin, dass diese Schicht neue, für die Rindenstruktur notwendige Elemente bereits zu produzieren begonnen hat. Weiter im Innern des Organs bemerken wir eine besondere, von uns bis jetzt nicht beobachtete Zellschicht. Während wir in der vorhergehenden Periode die Zellenelemente ohne jegliche Ordnung auf der ganzen Kleinhirnplatte zertrent sahen, sind sie hier in eine separate Gruppe der Struktur nach gleichartiger Zellen geordnet. Die Zellen, die wir „Neuroblasten“ nannten, sind hier nebeneinander gelegen und bilden eine Zone. Eine ähnliche Absonderung der Neuroblasten in eine separate Zone bemerkte und beschrieb zuerst His; er nannte sie ja auch „Mantelschicht“. Im Rückenmarke liegt diese Schicht da, wo der Randschleier beginnt und das zarte Netz desselben dient nach der Meinung His's als Filter, durch welchen die Neuroblasten in die äußere Teile des Rückenmarks, wo sich die weiße Substanz bildet, nicht durchdringen können. Wie weit diese Erklärung über die Rolle des Randschleiers richtig ist, ist sehr schwer zu sagen, obgleich His gleich hier folgende Einwendung macht: auf welche Weise lässt der Randschleier Keime der Gefäße durch, wenn er Neuroblasten nicht durchlässt? Seiner Meinung nach bilden sich erstens die Gefäße spät, wenn die Schlingen dieser Schicht so weit breit sind, dass sie für ihren Durchgang nicht hinderlich sein können und zweitens sind die Gefäßelemente mehr geeignet, als die Neuroblasten mit ihren großen Kernen, durch die Schlingen durchzuschlüpfen. Wie dem auch sei, wir können dieses Factum als richtig bezeichnen, welches sich auch in der Kleinhirnrinde wiederholt: eine Menge Neuroblasten nämlich bewegen sich allmählich nach Austritt aus der Keimschicht nach außen und bilden, indem sie in einiger Entfernung von der äußeren Rindenoberfläche stehen bleiben, eine besondere Schicht, die man nach Analogie mit der im Rückenmarke als „Mantelschicht“ bezeichnen kann. Einige Neuroblasten fürwahr dringen weiter nach aussen; die Zahl derselben ist aber eine so minimale, dass sie völlig unberücksichtigt bleiben kann. Nach His dringen diese Bildungen in geringerer Zahl auch in dem Randschleier (im Rückenmarke). Zwischen der Mantel- und äußeren Körnerschicht bleibt auf diese Weise ein Raum, in welchem wir einer kleinen Zahl zelliger Elemente begegnen, die im Basalgewebe, ähnlich dem in den frühen Stadien in dem Randschleier beschriebenen, gelegen sind. Die nach der Golgi'schen Methode bearbeiteten Präparate lehren uns, dass das Basalgewebe sich auf Kosten der Neurogliazellen und ihrer zahlreichen Fortsätze gebildet hat. Nach innen von der Mantelschicht liegen Neurogliazellen in großer Anzahl und zwischen ihnen zerstreut — Neuroblasten. Gehen wir jetzt zur Beschreibung der nach der Golgi'schen Methode bearbeiteten Präparate über.

Wie wir bereits früher erwähnten, gelang es uns nicht, Präparate der ersten Periode nur einigermaßen befriedigend nach dieser Methode zu imprägnieren.

Das jüngste mit Silber imprägnierte Objekt entspricht etwa dem Kleinhirn eines Katzen- (Abbild. V) von 3 cm und Schaf-Embryos von 2 cm (Abbild. VI). Da diese beiden Objekte fast auf gleicher Stufe der Entwicklung stehen, so werden wir sie zusammen beschreiben. Längs der inneren Oberfläche (in der Abbild. VI) der Kleinhirnplatte sehen wir nämlich eine ununterbrochene Reihe mehr oder weniger einander ähnlicher Zellen von runder oder länglich-ovaler Form; bei aufmerksamer Betrachtung bemerken wir, dass einige ganz schwarz gefärbt sind, andere nur an der Peripherie schwarz, das Centrum der Zelle bräunlich gefärbt ist. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser centrale Teil der Zelle dem Kerne, der sehr häufig sowohl in den Neuroglia- als auch Nervenzellen sich nicht ganz schwarz färbt¹⁾, entspricht. Nicht alle diese Zellen liegen auf einer und derselben Höhe; einige — näher dem inneren Rande der Platte, andere — ein wenig weiter; im Allgemeinen jedoch sind die Schwankungen in der Höhelagerung sehr unbedeutende. Aus beiden Polen der Zelle geht je ein Fortsatz aus: der kürzere und zugleich dicke verläuft entweder gerade nach innen oder schlängelt sich leicht. Der äußere Fortsatz ist länger und dünner als der innere. Beim Schaf-Embryo gelang es uns, sehr lange Fortsätze in der Nähe des Velum medullare posterius zu sehen, wo sie die äußere Peripherie der Kleinhirnplatte erreichten; je mehr sie sich aber von dieser Stelle nach der Mitte der Kleinhirnplatte entfernten, werden sie kürzer oder imprägnieren sich nur teilweise. Obgleich wir analoge, aus der Tiefe kommende und die äußere Kleinhirnoberfläche erreichende Fasern beobachteten, konnten wir uns nicht entschließen, dieselben für Fortsetzungen der so eben erwähnten Fortsätze zu halten, bis wir uns auf einem vom Katzen-Embryo von 3 cm (Abbild. V) gelungenem Präparate davon überzeugten; auf diesem ist deutlich zu sehen, dass der äußere Fortsatz der Zellen durch die ganze Dicke der Kleinhirnplatte geht und an ihrer äußeren Peripherie endet. Der äußere Fortsatz ist ungefähr um das Doppelte dünner als der innere. Viele Fortsätze sind auf ihrem Wege mit rosenkranzförmigen Verdickungen verschiedener Größen versehen, die von einander in ungleichmäßiger Entfernung gelegen sind. Die Ränder der einen Fortsätze sind im Gegensatz zu den anderen, die mit einem moosartigen Niederschlag bedeckt sind, gleich und scharf markiert. Ihre Richtung ist nicht immer eine vertikale, häufig durchkreuzen sie unter einem Winkel die Nachbarfasern und gehen schräg nach außen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Zellen Ependymzellen sind

1) Häufig färbt sich die dem Kerne entsprechende Stelle der Zelle absolut gar nicht und bleibt hell (siehe Abbild, XXVI).

und völlig analog den von vielen Autoren (Ramon y Cajal [44 und 45], Kölliker [23] und andere) im embryonalen Rückenmarke beschrieben sind.

Längs der äußeren Peripherie (ext. Ab. VI) der Kleinhirnplatte sehen wir eine ganze Reihe junger Neurogliazellen mit nicht großem Zellkörper sehr verschiedener Form; zwei Formen jedoch sind die vorherrschenden: die länglich-ovale, mit breiter Basis und die mehr oder weniger runden. Diese Zellen sind in verschiedener Höhe gelegen; die einen sehr nahe der äußeren Oberfläche, die anderen ein wenig weiter.

Eine jede Zelle ohne Ausnahme sendet nach außen einen dicken Fortsatz aus, der in seinem Verlaufe sich krümmt und an der Peripherie mit einer kugelförmigen Verdickung endet. Alle diese Fortsätze teilen sich auf ihrem Wege unter einem scharfen Winkel entweder dichotomisch oder in eine große Zahl von Zweigen, die die Richtung des Hauptstammes verfolgen und ebenfalls mit kugelförmiger Verdickung endigen. Einige Zellen senden auch Fortsätze nach innen aus; es gelang uns aber nicht, sie sehr weit zu verfolgen. Die Membrana limitans externa bildet sich durch Verklebung dieser kugelförmigen Verdickungen.

In den äußeren Teilen der Kleinhirnplatte vom Katzen-Embryo von 3 cm gelang es uns, zwei junge Nervenzellen (*a.* u. *b.* Abbild. V) zu imprägnieren; die Konturen der Zellen sind scharf markiert; der Zellkörper hat die Form einer Birne mit Fortsätzen, die aus beiden Polen der Vertikalachse ausgehen. Der nach außen (oben) gehende Fortsatz ist sehr kurz und dick; der untere aber geht aus dem scharfen Ende des birnförmigen Körpers der Zelle aus und verläuft in großer Ausdehnung nach innen; er ist sehr dünn. In der Zelle *b* verzweigt sich der dünne Fortsatz. Es ist sehr wahrscheinlich, dass im äußeren dicken Fortsatze der Keim des protoplasmatischen Fortsatzes sich befindet, der untere dünne ist der Achsenfortsatz.

Wir gehen jetzt zur Beschreibung der folgenden Periode über, zu den Embryonen von 5 cm. Auch hier können wir, wie in der vorhergehenden Periode, eine Aehnlichkeit im histologischen Bilde bei Katzen- und Schaf-Embryonen von 5 cm konstatieren. Die Aehnlichkeit betrifft hauptsächlich die Neurogliazellen, ihre Form und Verteilung im Kleinhirn. Beim Schaf-Embryo von 2 cm sahen wir längs der äußeren Peripherie die in einer Reihe gelegenen Neurogliazellen; in dieser Periode (Abbild. VII) haben diese Zellen weder ihr Aussehen, Lage noch Charakter ihrer Fortsätze geändert. Eines jedoch können wir nun konstatieren, dass die Zahl der letzteren wie auch der Zellen ein wenig zunahm; die Zellen liegen hier näher nebeneinander und ihre Fortsätze bilden, indem sie sich häufig durchkreuzen, ein ziemlich dichtes Geflecht. Die Vermehrung der Faserzahl hängt auch davon

ab, dass ein jeder aus dem Zellkörper ausgehende Fortsatz sich nur selten, wie wir früher beobachteten, in zwei Fortsätze teilt, sondern größtenteils in 4—6. Außer dieser oberflächlichen Schicht von Neurogliazellen, begegnen wir auf der ganzen Kleinhirnplatte zerstreut Neurogliazellen, die ihrer Form nach völlig den soeben beschriebenen analog sind. Wie tief auch diese Zellen liegen, sie erreichen mit ihren Fortsätzen die äußere Kleinhirnoberfläche und bilden, indem sie mit Verdickungen endigen, die *Membrana limitans externa*. Einige Zellen liegen sehr nahe der inneren Kleinhirnperipherie und es ist daher verständlich, dass ihre Fortsätze sehr lang sein müssen. Der Fortsatz verläuft gewöhnlich eine große Strecke, ehe er sich verzweigt; zuweilen verläuft er fast auf der ganzen Kleinhirnplatte als ein Stamm, macht auf seinem Wege eine Menge Windungen und nur ganz in der Nähe der äußeren Oberfläche teilt er sich in zwei Teile. Die Zellen *x* und *y* haben sehr kurze Fortsätze. Bezüglich der letzteren Zellen können wir zwei Vermutungen aufstellen: entweder senden einige Neurogliazellen nicht lange Fortsätze aus sondern nur kurze, oder sie sind nur deshalb kurz, weil ihre Fortsetzungen sich nicht mit Silber imprägnierten. Zellen mit ähnlichen kurzen Fortsätzen in den tiefen Schichten der Kleinhirnplatte begegnen wir mehr weder hier noch beim Katzen-Embryo von 5 cm. Die in der Tiefe liegenden Neurogliazellen sind ein wenig größer als die oberflächlich gelegenen. Auf ein Faktum wollen wir noch hinweisen: die Fortsätze der Neurogliazellen nämlich haben gleich den Nervenfasern keinen gleichen Durchmesser; bald werden sie auf ihrem Wege dicker, bald dünner. Auf der ganzen Strecke solcher Fortsätze sehen wir außerdem zerstreut rosenkranzförmige Verdickungen.

Das histologische Bild des Kleinhirns beim Katzen-Embryo von 5 cm (Abbild. VIII) ist völlig analog dem soeben von uns beim Schaf-Embryo beschriebenen. Auch hier sehen wir eine Reihe oberflächlich gelegener Neurogliazellen und tief gelegene Zellen.

Wie wir auf der Abbild. (VII) sehen, hat sich die äußere Körnerschicht bereits gebildet; in ihr bemerken wir aber zwei Zellenbildungen, die sich von den soeben beschriebenen Neurogliazellen durch die Größe, Form, Lage und regelmäßige Konfiguration der Konturen unterscheiden. Die Zelle *a* hat die Birnform, mit dem scharfen Ende nach oben, mit dem stumpfen nach innen gerichtet; aus dem letzteren läuft ein sehr dünner, mit kleinen Verdickungen versehener Fortsatz aus. Diese Zelle erinnert ihrer Form nach an die junge Nervenzelle (Neuroblast His's), der dünne Fortsatz ist wahrscheinlich ein Nervenfortsatz. In dieser Schicht sehen wir ebenfalls eine andere bipolare, leicht ovale Zelle von geringerem Durchmesser. Aus ihrem Zellkörper laufen zwei Fortsätze aus; der obere ist mehr dünn und kurz, der untere mehr lang und dick, allmählich sich verjüngend. Aehnliche

bipolare Zellen sind, wie wir weiter sehen werden, gewöhnliche Formen der jungen Nervenzellen der Kleinhirnrinde. Gleich unter der äußeren Körnerschicht sehen wir eine junge, bereits ein wenig differenzierte Nervenzelle (*c*); sie hat eine sehr unregelmäßige Form und endet, indem sie sich nach unten verjüngt, mit einer nicht großen runden Verdickung, aus welcher ein dünner Nervenfortsatz ausläuft. Nach oben laufen vom Zellkörper ziemlich dicke, wahrscheinlich protoplasmatische Fortsätze aus.

Nach dem Vergleich der von uns beschriebenen Objekte können wir zu folgenden Schlüssen gelangen: a) Mit Silber imprägnieren sich nur die jungen Elemente, die sich bis zu einem gewissen Grade differenziert haben. Zur Bestätigung dieses weisen wir auf die Objekte der ersten Periode hin, die nach der Golgi'schen Methode sich gänzlich nicht imprägnieren ließen. b) Am frühesten beginnen sich die Zellen der mittleren Schicht, die sogenannten Spongioblasten His's oder embryonale Stützapparat Alfred Schaper's zu differenzieren und bilden die embryonalen Neurogliazellen. Die Abbildungen V und VI bestätigen dieses vollkommen. a) das Faktum, dass die Neurogliazellen sich nur längs der äußeren Peripherie der Kleinhirnplatte (ext. Abbildung VI) imprägnierten), beweist uns, dass an dieser Stelle (Randschleier) sich die Zellen früher als in den tiefer gelegenen Teilen des Organs differenzieren. Ein solcher Gang der Differenzierung wird uns verständlich, wenn wir uns erinnern, daß die sehr jungen Zellen nach Generation von neuen Elementen aus der Keimschicht sich allmählich nach außen zum Randschleier hervordrängten. Mit der Zeit geht die Differenzierung auch auf die tiefer nach innen gelegenen Zelle über (Abbild. VII).

Im embryonalen Rückenmarke beschreiben die Autoren, die nach der Golgi'schen Methode gearbeitet haben, dasselbe Bild wie im Kleinhirne; die Entstehung der Neurogliazellen aber erklären sie ein wenig anders. Ihrer Meinung nach rücken die Ependymzellen nach und nach nach außen vor und verwandeln sich in Neurogliazellen, dabei werden die langen Fortsätze der Ependymzellen, jemehr sich die letzteren zur äußeren Peripherie entfernen, kürzer. Mit der Zeit bleibt längs der inneren Peripherie eine Reihe von Zellen nach.

Die in Herman'scher Flüssigkeit fixirten Objekte zeigten uns deutlich, dass die mittlere Schicht eine völlig selbständige ist und ihre Entstehung der Zellen der Keimschicht, keineswegs aber den Ependymzellen, die eigentlich dieselben Spongioblasten, nur dank ihrer anatomischen Lage anders benannt sind, verdankte. Ja auch die Ependymzellen bilden sich, wie wir sahen, später als die Zellen der mittleren Schicht. Daraus können wir nur das Eine feststellen, dass die differenzierten Spongioblasten mit der Zeit der äußeren Peripherie näher rückten und ihre Fortsätze sich verkürzten. Darauf weist uns

einerseits der Umstand hin, dass wir in den Neurogliazellen solchen langen Fortsätzen selten begegnen; andererseits ist die Verkürzung der Fortsätze der jungen Neurogliazellen zweifelsohne in dem sich entwickelnden Rückenmarke konstatiert worden. d) der Körper der Neurogliazellen weist keine regelmäßigen Konturen auf, ihre Fortsätze wollen immer nach außen, wo sie mit Verdickungen endigen. Die beiden letzten Eigenheiten wiederholen sich während des ganzen embryonalen Lebens. e) Die Ependymzellen sind (wie soeben erwähnt) dieselben Neurogliazellen, die nur eine bestimmte Lage eingenommen haben. f) Trotz der Menge der von uns auf Abbild. II beim Katzen-Embryo (3 cm) beobachteten Neuroblasten, färben sich mit Silber jedoch nur die wenigsten von ihnen. In den Zellen *a* und *b* (Abbild. V) haben wir junge Nervenzellen, die vom Typus des Neuroblasten durch den Besitz eines protoplasmatischen Fortsatzes ein wenig abweichen, in der Zelle *b* begann sich bereits der Achsencylinder zu verzweigen. Die Körperform dieser Zellen ist birnartig, obgleich die protoplasmatischen Adnexa sie ein wenig verändern. Eine solche Form von Neuroblasten beschrieb auch His im embryonalen Rückenmarke. g) Sowohl beim Katzen- wie auch beim Schaf-Embryo übertrifft die Zahl der Neurogliazellen die der Nervenzellen. Durch eine solche schnelle Differenzierung füllen die Neurogliazellen die Rolle des embryonalen Stützgewebes aus, in welchem später Zellen höchster Organisation — Nervenzellen — Platz finden müssen. h) Die Elemente der äußeren Körnerschicht (*k* Abbild. VII) beginnen das Material für die Bildung der Rinde auszuarbeiten. In der Zelle *a* haben wir einen Neuroblasten von Birnform, in der Zelle *b* — eine bipolare Zelle, die wir ebenfalls als Prototyp der Nervenzellen ansehen nach Analogie mit ebensolehen Bildungen in der Kleinhirnrinde in den spätesten Perioden des embryonalen Lebens.

(Zweites Stück folgt.)

Bemerkungen zur „Planktonmethodik“.

Von V. Hensen.

In Bd. XVII Nr. 10 bespricht Hr. Frenzel den Gebrauch der Seidengaze. Ich glaube dazu einige Ergänzungen geben zu sollen.

Die erste Veröffentlichung über deren Verwendung zum Fischen hat Hr. Fol gelegentlich seiner Arbeit über Tiutinnen gemacht. Bei deren Erscheinen war meine bezügliche Arbeit schon gedruckt. Wir beide haben diese Art Weberei nicht erfunden, die Brauchbarkeit für quantitative Fischerei nachgewiesen zu haben scheint mir etwas weniger unwesentlich.

Die Undurchlässigkeit der trocknen Gaze für Wasser ist in der That sehr groß. Ich habe früher gefunden, dass Heidegger Nr. 20

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Popoff S.

Artikel/Article: [Ueber die Histogenese der Kleinhirnrinde 485-510](#)