

machen zu dürfen, „unsre Kenntniss von der Wirkungsweise der Nesselzellen ist jetzt eine befriedigende“ — und nun, nach zehn Jahren, da wir so viel mehr über den Gegenstand wissen als damals, muss ich leider gestehen, dass mir unsre Kenntniss von diesem Gegenstande nicht mehr befriedigend erscheint. Das ist natürlich genug, denn je tiefer man in einen Gegenstand eindringt und je schärfer die Kritik ist die man übt, um so schwerer wird es, diesen in „befriedigender“ Weise zu erklären. [54]

Ueber die Histogenese der Kleinhirnrinde.

Von Dr. S. Popoff.

(Zweites Stück.)

Katzen-Embryo von 8 cm Länge.

Wir wollen uns vorläufig mit diesen Schlüssen, die wir noch späterhin durch weitere Untersuchungen erweitern werden, begnügen und wenden uns jetzt zum folgenden Studium, d. h. Katzen-Embryo von 8 cm. Auf der Abbild. III sehen wir deutlich, dass die Kleinhirnrinde in diesem Alter aus vier, nicht scharf abgegrenzten Schichten oder richtiger gesagt — Zonen besteht. Ganz nach außen haben wir die sogenannte äußere Körnerschicht, nach ihr folgt die embryonale Molekulärschicht, als dritte — die Schicht der Purkinje'schen und Golgi'schen embryonalen Zellen und endlich als vierte — die sich bildende innere Körnerschicht. Beim Vergleich dieses mit dem beim Katzen-Embryo von 5 cm Beschriebenen, können wir hier einige neue Facta konstatieren.

Auf jenem Objekte beschrieben wir die Mantelschicht als eine, aus gleichen Elementen bestehende Schicht; hier aber hat sie sich scharf durch die schnellere Differenzierung der mehr nach außen gelegenen Zellen als die inneren, in zwei Schichten gesondert. Die Zellen wurden bedeutend größer und ihr Protoplasma ist deutlich ausgesprochen als kegelförmige, mit der Spitze zur molekulären Schicht gerichtete Anhängsel. Zuweilen liegen seine Anhängsel oder Fortsätze nicht vertikal sondern ein wenig schief zur Kleinhirnoberfläche; nicht alle Zellen jedoch haben solche ähnliche Fortsätze. Weiter ein wenig nach innen von dieser Zellengruppe, liegt eine große, in beiden Polen mit mehr oder weniger langen Fortsätzen versehene Zelle. Sowohl nach der Größe und Lage dieser Zellen, wie auch auf Grund der nach der Golgi'schen Methode parallelen Beobachtungen dieser Periode, ist es kein Zweifel, dass diese großen Zellen — die sich entwickelnden Purkinje'schen und Golgi'schen Zellen sind. Wir bringen absichtlich auf einer Zone diese zwei Zellenformen zusammen, da unsere Beobachtungen unbedingt beweisen, dass im Anfange die Golgi'schen Zellen zusammen mit den Purkinje'schen sich differenzieren.

Der nächste Unterschied zwischen diesem Alter und dem Katzen-Embryo von 5 cm ist das Auftreten der molekulären Schicht. In letzter Zeit ist die Bedeutung der molekulären Schicht, dank den neuen Untersuchungen nach der Golgi'schen Methode über die histologische Anatomie der Kleinhirnrinde, fast völlig klar. Diese Schicht beherbergt einerseits eine unzählige Menge protoplasmatischer Fortsätze der Purkinje'schen, Golgi'schen, Korb- und Neurogliazellen, andererseits vertikale und horizontale Axenzylinder der Zellen der inneren Körnerschicht und sogenannte Kletterfasern. Auf den nach der Golgi'schen Methode bearbeiteten gelungenen Präparaten dringen diese Bildungen so dicht in die ganze Schicht ein, dass es geradezu unmöglich ist, näher in die anatomischen Details einzugehen. Es erhellt daraus, dass wir die molekuläre Schicht nicht als eine selbstständige, der gewisse, sie bildende Elemente eigen sind, ansehen können. Sie ist selbständig nur insoweit, als sie, den Fortsätzen der den anderen Rindenteilen gehörigen Zellen einen Platz einräumt. Freilich sind in der molekulären Schicht auch spezielle Elemente, die sogenannten „kleinen Zellen der molekulären Schicht“ da, sie sind aber in so geringer Anzahl, dass sie nicht eine besondere Schicht vorstellen können.

Die Lehre der früheren Autoren, dass die molekuläre Schicht aus einer Zwischensubstanz, in welcher hier und da kleine Zellen eingelagert sind, oder aus einer Basalsubstanz, die sich in ein sehr feines Netz umgewandelt hat, besteht, ist in der Gegenwart bedeutend verändert und erweitert worden. Außer dieser Zwischensubstanz bilden die Fortsätze der oben erwähnten Zellen einen der Hauptbestandteile dieser Schicht. Da wir uns auf eine solche Weise die Bedeutung der molekulären Schicht vorstellen, so ist unsere Annahme ganz natürlich, dass ihre Bildung mit der Entwicklung und dem Wuchse der protoplasmatischen Fortsätze der großen Rindenzellen eng verknüpft ist.

Bei der Betrachtung der Abbild. III u. XI vom Katzen-Embryo einer und derselben Periode, überzeugen wir uns, dass das Auftreten der molekulären Schicht mit dem Auftreten der großen Zahl der protoplasmatischen Fortsätze der großen Rindenzellen zusammenfällt. Dieses Faktum bestätigt bis zu einem gewissen Grade die Richtigkeit der von uns über die Bedeutung der molekulären Schicht ausgesprochenen Meinung.

Bei der Betrachtung der späteren Perioden, werden wir uns zweifelsohne überzeugen, dass, je größer die Fortsätze der Purkinje'schen und Golgi'schen Zellen werden, auch die molekuläre Schicht breiter wird.

Beim Katzen-Embryo (12 cm) dringen zuerst in diese Schicht die sogenannten Kletterfasern und zahlreiche Axenzylinder der Zellen der inneren Körnerschicht ein. Was die sogenannten kleinen Zellen der molekulären Schicht betrifft, so entwickeln sie sich viel später, wenn

die Dicke dieser Schicht bereits bedeutende Dimensionen angenommen hat. Der Wuchs der molekulären Schicht aber steht auch in enger Beziehung mit einem anderen Faktum und zwar — mit den histogenetischen Erscheinungen der inneren Körnerschicht.

Bereits von früheren Forschern (Obersteiner [37]) wurde das Faktum erwähnt, dass mit dem Wuchse des Embryos sich die äußere Körnerschicht allmählich verkleinert und dem parallel die Breite der molekulären Schicht zunimmt; schließlich schwindet bei der vollkommenen Entwicklung des Embryos die Körnerschicht völlig. Ein solches Zusammenfallen von Erscheinungen in zwei verschiedenen Schichten wird auch von den neuesten Forschern (Bellogni, A. Stefani, Alfr. Schaper u. a.) beobachtet. Später werden wir ausführlich, wie diese Schicht verschwindet, beschreiben, vorläufig begnügen wir uns nur mit dem Hinweise, dass die molekuläre Schicht sozusagen die Stelle der schwindenden äußeren Körnerschicht einnimmt — d. h. die Fortsätze der Purkinje'schen Zellen, die nur die inneren Grenzen der äußeren Schicht erreichten — wachsen jetzt bis zur äußeren Rindenoberfläche heran.

In der von uns besprochenen Periode haben die Elemente der äußeren Körnerschicht ein wenig im Umfange im Verhältnis mit dem, was wir beim Katzen-Embryo (3 cm) sahen, abgenommen. Die Kerne einiger von ihnen sind von einer zarten Protoplasmasehicht umgeben. Karyokinetische Figuren herrschen in den mehr äußeren Teilen der Schicht vor. In den inneren Teilen begegnen wir bedeutend differenzierten Zellen; so z. B. erinnern die Zellen *a. b.* (Abbild. III) uns völlig an die Neuroblasten, einige von ihnen sind mit mehr oder wenig langen Fortsätzen versehen. Wie wir unten sehen werden, hat dieses Faktum der Zellendifferenzierung in den inneren Teilen der von uns beobachteten Schicht eine große Bedeutung bei der Auffassung der histogenetischen Prozesse der Rindenentwicklung. Auf diesen Umstand richtete bereits seine Aufmerksamkeit Ramon y Cajal [40], der diese Schicht, indem er sie bei neugeborenen Tieren an den nach der Golgi'schen Methode angefertigten Präparaten beobachtete, in zwei Teile schied: in einen äußeren, aus epitheloiden Elementen bestehenden und in einen inneren — aus differenzierten Zellen mit Fortsätzen (*éléments bipolaires horizontaux*).

Nach unseren Beobachtungen vollziehen sich in der äußeren Körnerschicht von dieser Periode bis zu ihrem völligen Schwunde folgende Prozesse: die Zellen der mehr inneren Teile der Schicht gehen nach einem gewissen Differenzierungsgrade durch die molekuläre Schicht in die inneren Schichten der Kleinhirnrinde über. Auf der Abbild. III treffen wir ähnliche Elemente in der molekulären Schicht auf dem Wege zur Gruppe der großen Zellen an; einige von ihnen sind größer, andere kleiner als die Zellen, welche noch in der äußeren Körner-

schicht liegen. Augenscheinlich dauert bei diesem Uebergange der Prozess der Differenzierung an; der größte Teil von ihnen hat zum Centrum der Rinde gerichtete Fortsätze. Wir begegnen unter ihnen, wenn auch selten, Zellen, die durch ihre Größe an die Purkinje'schen Zellen erinnern.

Neben dieser soeben beschriebenen Wanderungsercheinung der Zellen, sehen wir in den peripheren Teilen der äußeren Körnerschicht karyokinetische Figuren, die auf die Kernteilung und Vermehrung der Elemente hinweisen. In dem Verhältnis also wie die inneren Zellen ihre Stellen verlassen, arbeiten die äußeren Schichten neue, diesen Verlust kompensierende Elemente aus. Diese Kompensation ist jedoch keine vollständige, mit der Zeit nämlich wird diese Schicht allmählich enger und schwindet schließlich gänzlich. In unserer weiteren Auseinandersetzung werden wir uns mit dem Vorgange der Differenzierung der Elemente in der betreffenden Schicht ausführlich beschäftigen und die Bedeutung der letzteren für die Histogenese der Kleinhirnrinde überhaupt erklären.

Ein solcher Uebergang von Zellen aus einer in die andere Schicht ist eine gewöhnliche Erscheinung im embryonalen Leben der verschiedenen Teile des Centralnervensystems. Zuerst berichtet darüber His bei seinen Untersuchungen des embryonalen Rückenmarks; Alf. Schaper, Ramon y Cajal, Ernst Lugaro beobachteten diese Erscheinung in der äußeren Körnerschicht der sich entwickelnden Kleinhirnrinde. His und Ramon y Cajal erklären eine solche Wanderung der embryonalen Zellen als amöboide Bewegungen, Alfr. Schaper und Ernst Lugaro bezeichnen sie mit den Worten: „Auswanderung“, „Durchwanderung“; erklären aber dabei nicht, wie sie diese Erscheinung — ob als eine aktive oder passive auffassen. Unserer Meinung nach haben wir nicht das Recht, hier von einer aktiven Bewegung der embryonalen Zellen zu sprechen, solange wir eine solche Bewegung nicht beobachtet haben.

Bei der Beschreibung der folgenden Periode, werden wir darauf hinweisen, wie wir die Wanderung der Zellen verstehen.

Bezüglich der vierten Schicht — der inneren Körnerschicht, so sind ihre Zellen in der Differenzierung noch nicht merklich vorgedrückt, das Protoplasma ist undeutlich, hier und da sind nur Spuren von protoplasmatischen Fortsätzen bemerkbar. Unter diesen Zellen begegnen wir mehr dunklen — Neurogliazellen.

Wenden wir uns jetzt zu den nach der Golgi'schen Methode (Abb. XI) bearbeiteten Objekten vom Katzen-Embryo dieses Alters.

Parallel dieser Periode werden wir die Kleinhirnrinde des Schaf-Embryos (14 cm) (Abb. IX u. X) beschreiben, da sowohl jenes als auch dieses Objekt, nach dem histologischen Bilde zu urteilen, fast einer und derselben Entwicklungsphase der Rinde gehört. Der Unter-

schied besteht nur darin, dass wir bei dem Schaf-Embryo neben den jungen Zellen auch bedeutend differenzierte beobachten.

Die Nervenlemente, die wir auf diesen Objekten beobachten, sind hauptsächlich in den äußeren Teilen der Mantelschicht, entsprechend der Lage der großen Rindenzellen, verteilt. Eine nicht kleine Zahl der letzteren beobachten wir auch in der molekulären Schicht und endlich begegnen wir Zellelementen in der äußeren Körnerschicht. An der Stelle, wo sich später die innere Körnerschicht entwickelt, begegnen wir bedeutend differenzierten Neurogliazellen, von denen später die Rede sein wird.

Wir stoßen nämlich, beim Versuche die Nervenzellen dieser Periode zu beschreiben, auf große Schwierigkeiten. Die Form der Zellenkörper ist in der That so vielartig — bald die eines unregelmäßigen Vierecks, bald eine länglich-ovale, bald stark ausgezogen und an den Seiten abgeplattet und die Verteilung der Fortsätze so verschiedenartig, dass es beim ersten Anblicke sehr schwierig ist, irgend welche typische Eigenschaften in der Form der jungen Zelle anzugeben. Bei aufmerksamer Betrachtung jedoch, der Abbild. IX, X, XI, können wir irgend welche allgemeine charakteristische Züge in diesen Zellen auffangen. Ein ausführliches Studium der allgemeinen Eigenschaften der jungen Zelle scheint uns hier besonders an Stelle, weil aller Wahrscheinlichkeit nach diese Eigenschaften mehr oder weniger auch den anderen jungen Nervenzellen eigen sind.

Auf der Abbild. XI sehen wir, dass der Körper der Zelle q , o nach oben oder unten sich in ein dickes, stumpfendes Anhängsel verlängert. Solche missgestaltete Anhängsel stellen eine gewöhnliche Erscheinung in den embryonalen Nervenzellen vor. Zuweilen hat eine Zelle einige solcher Anhängsel, z. B. Abbild. X b_1 , c_1 . In den Zellen b u. c haben sich diese Anhängsel an den Seiten ausgedehnt und bedingen dadurch ihre missgestaltete Form. Häufig sendet dieses oder jenes Anhängsel aus seinem Ende eine Menge dünner und kurzer Fortsätze aus. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir auf diese Anhängsel als wie auf Keime der protoplasmatischen Fortsätze sehen müssen. Die Beobachtung der einfachsten Formen der Nervenzellen (Abbild. X a_1) bestätigt unsere Voraussetzung.

Lenhossek [29], der verschiedene Formen der embryonalen Zellen in dem sich entwickelnden Rückenmarke beschreibt, erwähnt ebenfalls ähnliche protoplasmatische Anhängsel und sieht auf sie wie auf Keime protoplasmatischer Fortsätze.

Bei der Betrachtung sehr vieler Zellen in den Abbild. IX, X u. XI sehen wir, dass in der Verteilung dieser Anhängsel oder Fortsätze nicht die geringste Regelmäßigkeit existierte. Bei dem einen gehen sie vorwiegend nach oben, bei den anderen Zellen nach unten ab oder sie verteilen sich an den Seiten des Zellenkörpers. Bald werden sie

dünn, bald nehmen sie an Dicke allmählich zu, bald reißen sie mit einem Male ab, bald endigen sie mit feinen Zweigen — sie geben mit einem Worte dem Zellenkörper, indem sie auf verschiedene Weise ihre Stellung zu ihm variieren, ein eigentümliches Aussehen. Ein Faktum, welches ebenfalls keine seltene Erscheinung im embryonalen Leben vorstellt, müssen wir noch erwähnen: viele von den vorwiegend mehr differenzierten Zellen nämlich (Abbild. IX *b*, *c*) senden zarte, protoplasmatische, mit kugelförmigen Verdickungen endigende Fortsätze ab. Zuweilen endigen auch die protoplasmatischen Fortsätze, die den Charakter dicker Anhängsel tragen, mit solchen Verdickungen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die auf den Abbild. IX, X und XI dargestellten Zellen ihrer Lage und Größe nach zu den embryonalen Formen der Purkinje'schen und Golgi'schen Zellen gerechnet werden müssen, obgleich sie ihrem äußeren Aussehen nach nicht im Geringsten an erwachsene Zellen erinnern. Eine solche völlige Unähnlichkeit zwischen junger und erwachsener Zelle müssen wir nur für die Kleinhirnrinde bemerken, da nach den Untersuchungen Ramon y Cajal's [45] im Rückenmarke der Hühner-Embryonen die jungen, ja sogar sehr einfachen Formen mit den erwachsenen Zellen¹⁾ Aehnlichkeit haben. Fürwahr haben die letzteren im Rückenmarke nicht jenes komplizierte histologische Aussehen, die man in den großen Zellen der Kleinhirnrinde bemerkt.

Beim Nachdenken über die Gründe ähnlicher Erscheinung vermögen wir auf Grund littererischer Daten und eigener Beobachtungen zu dem folgenden wahrscheinlichen Schlusse zu kommen: je einfacher die junge Zelle (im Sinne ihrer anatomischen Form) ist, desto schneller differenziert sie sich in eine erwachsene und desto unbedeutender ist die Schwankung ihrer Formen. Mit anderen Worten: es ist die für die völlige Differenzierung der Zelle notwendige Zeit direkt proportional der Kompliziertheit ihrer anatomischen Struktur. Wir haben das Recht auf Grund unserer und anderer Beobachtungen einen solchen Satz aufzustellen. Ramon y Cajal zum Beispiel beschreibt, wie er sich ausdrückt, völlig embryonale Zellen, als bipolare Körperchen, im Rückenmarke der Hühner-Embryonen am 3. Bebrütungstage, am 4.—5. Tage bekommen bereits diese Körperchen seinen Beobachtungen nach deutlich ausgesprochene protoplasmatische Fortsätze und einen langen Axenzylinder, wobei ihre Form sich dermaßen verändert, dass sie in Vielen an eine erwachsene Zelle erinnert. Dieses Faktum der schnellen Differenzierung können wir nicht nur dem Umstande, dass die Hühner-Embryo sich bedeutend schneller als das Katzen-Embryo (ungefähr 3 Mal so schnell) entwickelt, zuschreiben. Wir werden jetzt unsere

1) Wir urteilen darüber nach den Abbildungen, die der Autor seiner Abhandlung beifügte.

Ansicht an Beispielen erläutern: nach den Untersuchungen Ramon y Cajal's sind für die Bildung der Zellen der vorderen Wurzel bei den Hühner-Embryonen (des éléments nerveux des racines antérieures) ein oder zwei Tage erforderlich [am 4.—5. Bebrütungstage¹⁾]. Nach unseren Beobachtungen tritt die junge Purkinje'sche Zelle, die den Zellen vom Katzen-Embryo (12 cm) völlig analog ist, bei dem Huhn-Embryo am 12. Bebrütungstage auf. Mit anderen Worten also entwickelt sich die verhältnismäßig mehr einfache Form (die Zelle des Rückenmarks) in 1—2 Tagen, die mehr komplizierte (Purkinje'sche Zelle) in 10 Tagen. Die Zeit des Auftretens der Neuroblasten in diesem oder jenem Organ schwankt höchstens zwischen 1—2 Tagen. Wir können noch ein anderes Beispiel aus unseren Beobachtungen anführen: wir begegnen nämlich beim Katzen-Embryo von 12 cm auf einem und demselben Objekte, wie sehr einfachen, so auch bedeutend differenzierten bipolaren Zellen und auch kleinen Zellen der inneren Körnerschicht, die sich aus bipolaren Zellen gebildet haben. Weder in der vorhergehenden noch in der nächstfolgenden Periode begegnen wir in einer solchen Fülle bipolaren Neubildungen und neben ihnen embryonale kleine Zellen der Körnerschicht (die letzteren bilden sich aus den bipolaren Zellen). Dieser Umstand spricht eben dafür, dass für die Entwicklung dieser Zellen eine verhältnismäßig kurze Zeit erforderlich ist. Fügen wir diese Erscheinung dem oben ausgesprochenen Satze bei, so können wir bemerken, dass die kleine Zelle der Körnerschicht, die nicht kompliziert gebaut ist, sich schneller entwickelt als die mehr komplizierte Purkinje'sche Zelle, die sich beim Kätzchen erst 2 Wochen nach der Geburt völlig ausbildet.

Die Abbild. IX, X u. XI klären uns, wie wir bereits erwähnten, über die jungen, mehr weniger in der Entwicklung vorgertückten Nervenzellen auf. Von den sehr einfachen Formen, aus welchen sich diese Zellen bilden, gelang es uns, trotz wiederholter und zahlreicher Versuche, nicht sehr viele mit Silber zu imprägnieren.

In der äußeren Körnerschicht vom Schaf-Embryo (14 cm) begegnen wir einer charakteristischen unipolaren Zelle (Abb. X_{a1}), die ihrem Aussehen nach völlig an einem Neuroblasten (His) erinnert. Eine solche Bildung sahen wir auch in der vorhergehenden Periode; ihre Größe ist fast dieselbe, wie dort. Die Anwesenheit solcher Zellen in der äußeren Körnerschicht beweist, dass diese Schicht Nervenzellen produziert, außerdem bemerken wir an der Seite der Zelle a₁ eine große Verdickung, die durch eine dünne Verbindung mit dem Zellkörper sich vereinigt. Das sind die höckerförmigen, die Lenhossek [28], indem er von dem Typus der sehr einfachen Formen der Nervenzellen spricht, beschreibt, demgemäß müssen wir auf dieses Anhängsel wie

1) Wir lassen die ersten 2 Tage aus, wo die Kleinhirnplatte noch nicht entwickelt ist.

auf sich bildende Dendrite sehen. Beim Katzen-Embryo von 8 cm (s. Abb. XI_{a1}) begegnen wir in der äußeren Körnerschicht einer birnförmigen Zelle, die anstatt eines Axenzylinders ein protoplasmatisches Anhängsel mit Fortsätzen hat; der Zellkörper selbst sendet ebenfalls protoplasmatische Fortsätze nach den Seiten aus.

Wie wir später sehen werden, differenzieren sich die jungen Zellen von einem gewissen Momente nach einem bestimmten Plane; Abweichungen kommen vor, doch sehr unbedeutender Art. Bestimmte Merkmale für ein gewisses Stadium z. B. in der kleinen Zelle der inneren Körnerschicht, in der sich entwickelnde Korbzellen, zu finden, ist bei aufmerksamer Betrachtung absolut nicht schwierig. Diese Merkmale sind dermaßen bei den verschiedenen Embryonen (Hunden, Katzen, Hühnern) beständig und identisch, dass man nach dem äußeren Aussehen einer solchen jungen Zelle über das Alter des Embryos, dem diese Zelle angehört, urteilen kann.

Eine solche Regelmäßigkeit der Formveränderung bemerkt man auch in der Purkinje'schen Zelle, von den letzten Tagen des intrauterinen Lebens der Embryonen. Wie wir aus der Abb. IX, X, XV ersehen, kann man dasselbe von den frühen Perioden nicht sagen; hier sehen wir nicht ein Zellenpaar, welches mehr weniger einander ähnlich wäre. Falls die Körper zweier Zellen ihrem Aussehen nach nur ein wenig ähnlich sind, so verteilen sich ihre Fortsätze derart eigenartig, dass die äußere Aehnlichkeit völlig schwindet. Es wäre sehr interessant zu wissen, ob diese Mannigfaltigkeit der Formen der jungen Zellen einer und derselben Kategorie nur eine zufällige Erscheinung ist oder ob eine gewisse Zelle in dem entsprechenden Alter nur so und nicht anders gebaut sein muss. Leider verfügen wir nicht über objektive Daten, die diese Frage entscheiden könnten.

Mit dieser Absicht untersuchten wir entsprechende Altersstufen der Embryonen von Hunden und Meerschweinchen und überzeugten uns, dass eine jede junge Nervenzelle ihr spezielles Aussehen hat (s. Abb. XXXI). In der Voraussetzung, dass diese embryonalen Formen sich bei den erwachsenen Tieren niederer Ordnung wiederholen können, imprägnierten wir mit Silber das Kleinhirn der Vögel, Fische, Frösche, doch auch hier haben die Purkinje'schen Zellen fast dieselbe anatomische Form, wie bei den höchst entwickelten Tieren und Menschen (s. Abbild. XXIV, XXV u. XXXVI).

Um diese Frage völlig zum Abschluss zu bringen, wollen wir noch eine mögliche Erklärung der verschiedenartigen Formschwankungen einiger junger Nervenzellen ausschließen.

Wie wir bereits erwähnten, wird die Zerteilung der wachsenden Faser nach der Meinung His's durch die Hindernisse in den Geweben bedingt, welchen Hindernissen sie auf ihrem Wege begegnet. Es ist sehr möglich, dass in der moosartigen Faser (s. Abb. XXII, XXVI

u. XXVII) z. B. die Menge der sehr feinen Zweige, die als Rosette um den Stamm gelegen sind (disposition en rosette Ramon y Cajal's [41]) durch lokale Hindernisse, welchen die Faser begegnet, bedingt wird. Andererseits ist z. B. eine solche Regelmäßigkeit und Beständigkeit in der Verteilung der Axenzylinderfortsätze der Zellen im lobus opticus der Vögel sehr sonderbar, wie auch sonderbar dieselbe Beständigkeit in der Figur der Verzweigung des Axenzylinders der Golgi'schen Zellen in den verschiedenen Teilen des Centralnervensystems ist. Uns ist ebenfalls unverständlich, wie in den zwei sehr nahe aneinandergeliegenden Zellen, z. B. in der Golgi'schen- und der jungen Zelle der inneren Körnerschicht des Kleinhirns — in der einen Zelle sieht der Nervenfortsatz absolut nicht verzweigt, in der anderen aber sich in eine Menge sehr feiner Zweige teilt. Allein durch äußere mechanische Hindernisse diese Erscheinung zu erklären, ist sehr schwer. Es folgt daraus, dass ähnliche Vermutungen hypothetisch sind, da wir thatsächlich in dem vorausgesetzten Hindernis den wahren Grund der Zerfaserung nicht konstatieren können. Die Voraussetzung, dass die wachsende Faser, sobald sie einem Hindernis begegnet, von ihrer anfänglichen Richtung nach der Seite des kleinsten Widerstandes abweicht, scheint uns ebenso möglich. Auf der Abbild. VII sehen wir wirklich eine ähnliche Faser, die auf ihrem Wege eine Kniebiegung bildet; Fortsätze aber sehen wir an ihr nicht. Wenn auch für die wachsende Faser eine solche Hypothese möglich wäre, so wäre sie zur Erklärung einer solchen Formverschiedenheit der jungen Nervenzellen kaum anwendbar, d. h. man könnte kaum zugeben, dass eine Nervenzelle ihre Form unter dem Einflusse der sie umgebenden Gewebesubstanz ändern könnte. Wenn dem so wäre, wie kann man sich das Faktum erklären, dass die Purkinje'sche Zelle von dem Alter des Katzen-Embryos von 12 em die bestimmten Konturen annimmt und sich weiter in gleicher Weise entwickelt. Weshalb würde die mehr erwachsene Zelle nicht den Hindernissen begegnen, welche ihre Form verändern könnten, wenn einmal dieselben Hindernisse auf die junge Zelle wohl Einfluss haben? Weshalb eigentlich offenbaren sich nicht diese Bedingungen für die kleinen Zellen der inneren Körnerschicht und Korbzellen? Auf eine solche Weise muss die Frage über die Ursachen der Herkunft dieser oder jener Form der jungen Zellen vorläufig noch eine offene bleiben. Wie verschiedenartig jedoch diese Formen auch sein mögen, wir sind trotzdem im Stande in ihnen die jüngeren von den älteren Zellen zu unterscheiden. Außer unseren eigenen Beobachtungen, können dafür auch als Kriterium die Ramon y Cajal's, Lenhossek u. a. dienen, die über die Histogenese des Rückenmarks gearbeitet haben. Wie aus dem obengesagten zu ersehen ist, haben wir das Recht auf die kurzen dicken, protoplasmatischen Fortsätze wie auf ein Attribut der sehr jungen Zelle zu sehen.

Aus dem Grunde nämlich könnten wir sagen, dass z. B. die Zellen b_1 , c_1 , k_1 , l_1 , der Abb. X weniger differenziert als e_1 derselben Abbildung seien. In den ersteren Zellen sind die protoplasmatischen Fortsätze kurz und dick und öfter am Ende mit kugelförmigen Verdickungen versehen. —

Nach der Meinung Ramon y Cajal's ist die Zelle desto differenzierter, je länger ihr Axenzylinder ist.

Wie wir bereits erwähnten, senden die jungen Zellen sehr häufig nach allen Seiten eine Menge protoplasmatischer Fortsätze aus. Wir werden uns künftig öfter davon überzeugen können, dass dieses Merkmal d. h. diese Fülle der protoplasmatischen Fortsätze für die junge Zelle sehr beständig ist. Die überflüssigen Fortsätze atrophieren allmählich mit der Zeit, einige aber von ihnen verbleiben sehr lange. Beim neugeborenen Kätzchen z. B. ist die untere Peripherie der Purkinje'schen Zellen, obgleich die letzteren sich fast völlig gebildet haben, mit feinen Ausbuchtungen, Ueberresten der embryonalen Fortsätze, versehen.

Wenn wir nach der Länge des Axenzylinders über das Alter der Zelle zu urteilen das Recht hätten, so müssten wir z. B. die Zellen i , b , e der Abb. IX und q , t der Abb. XI für mehr erwachsen als die anderen Nachbarzellen ansehen. Das Fehlen der groben, protoplasmatischen Anhängsel, die größere Ordnung in der Verteilung der Fortsätze, die mehr regelmäßigen Konturen des Zellkörpers (z. B. b , c) sprechen ebenfalls dafür. Die Zelle a der Abb. IX ist der Form der Purkinje'schen Zelle, die wir für ein bestimmtes Alter als charakteristisch halten, sehr ähnlich. Wie wir weiter sehen, ist sie fast dieselbe bei dem Katzen-, Hunde- und sogar Huhn-Embryo. Diese Zelle erinnert ein wenig an die Zelle a , u , k , der Abbild. XII vom Katzen-Embryo (12 cm). Von dem Augenblicke, wo die Purkinje'sche Zelle diese Form annimmt, geht ihre weitere Veränderung nach einem bestimmten Plane, der zu beobachten nicht schwierig ist, weiter.

Bis jetzt sprachen wir von den jungen Purkinje'schen Zellen. Wir wollen noch auf 2 Zellenformen, die einige Unterscheidungsmerkmale haben, hinweisen. Zur ersteren gehören die Zellen g u. g_1 der Abb. IX u. X und S. 492 der Abb. XI, zur zweiten — e u. e_1 , der Abb. IX u. X. Ihr allgemeines Merkmal besteht darin, dass ihr Zellkörper in vertikaler Richtung gedehnt ist. Die Zellen g , g , p , q haben keine regelmäßige Form und sind an den Seiten und oben bald mit langen, bald mit kurzen protoplasmatischen Fortsätzen versehen. Bei der einen ist der Axenzylinder — lang, bei der anderen — kurz. In der Zelle q ist an der Seite ein großes protoplasmatisches Anhängsel bemerkbar. Der größte Teil der Fortsätze besitzt entweder in ihrem Verlaufe oder am Ende Verdickungen. Die Zellen e u. e_1 sind von dreieckiger Form und senden zarte, sich verzweigende protoplasma-

tische, nach oben gehende Fortsätze und eine Menge Seitenfortsätze aus. Ihre Axenzylinder verzweigen sich noch nicht. Wir teilten diese Zellen (e u. e_1) in eine besondere Gruppe, weil sie 1. niedriger als die anderen Zellen in der inneren Körnerschicht liegen und weil sie 2. durch ihre eigenartigen Konturen und ihre ausgedehnte Form sich scharf von den Nachbarzellen unterscheiden. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir in den Zellen e u. e_1 die embryonalen Formen der Golgi'schen Zellen haben. Dafür spricht auch ihre Größe, Lage und Ähnlichkeit mit den mehr erwachsenen Zellen desselben Typus beim Katzen-Embryo von 12 cm (g Abb. XIII). Etwas Bestimmtes über die Bedeutung der Zellen g u. g_1 auszusagen, wäre vorläufig ziemlich schwierig, da sie noch sehr jung sind und durch nichts an die erwachsenen Zellen der Kleinhirnrinde erinnern. Wir begegnen aber ihnen sehr ähnliche Zellen beim Katzen-Embryo von 12 cm, die, ihrer Lage nach in der Tiefe der Rinde und dem Reichtum der Verzweigungen des Axenzylinders, als junge Golgi'sche Zelle angesehen werden können und wir glauben nicht fehl zu gehen, wenn wir auch diese Zellen zu demselben Typus rechnen.

Außer den soeben beschriebenen Zellen müssen die anderen ihrer Lage nach zu den embryonalen Purkinje'schen Zellen gezählt werden. Beim Katzen-Embryo von 8 cm begegnen wir noch außerdem Zellen von länglich-ovaler Form, die mit ihrem langen Durchmesser parallel der Sagittalaxe des Kleinhirns liegen (k Abb. XI). Sie senden aus beiden Polen ziemlich lange, perpendikulär zur Richtung der Windungen gehende Fortsätze aus. Einer von diesen Fortsätzen verzweigt sich. Der Dickenunterschied der letzteren ist so unbedeutend, dass es schwer zu bestimmen ist, welcher von ihnen ein Nerven- und welcher ein protoplasmatischer Fortsatz ist.

Die weiteren Untersuchungen werden uns darauf hinweisen, dass diese Zellen sehr einfache Formen von Korbzellen sind.

Bei der Beschreibung der Abbild. III wiesen wir in den verschiedenen Höhen der molekulären Schicht auf die Anwesenheit von Nervenzellen derselben Struktur wie die Zellen der Mantelschicht hin, sie unterschieden sich aber von den letzteren durch ihre verhältnismäßig geringere Größe. Damals bereits bemerkten wir in der äußeren Körnerschicht zwischen ihren charakteristischen Elementen Zellen, die ihrer Struktur nach sehr nahe den jungen Nervenzellen standen (a u. b Abb. III). Auf Grund solcher Daten hatten wir das Recht, die Vermutung auszusprechen, dass die auf der Abb. III in der molekulären Schicht abgebildeten Zellen ihre Herkunft den Elementen der äußeren Körnerschicht zu verdanken haben.

Ernst Lugaro [30] konnte sich im Jahre 1894 auf den nach der Golgi'schen Methode bearbeiteten Objekten überzeugen, dass die kleinen Zellen der inneren Körnerschicht sich aus den Elementen der

äußeren Körnerschicht bilden. Dieser Meinung schloss sich auch Alfr. Schaper [54] an und erweiterte noch die Bedeutung dieser Schicht, indem er in der letzteren nicht nur die Bildungsquelle der Nerven sondern auch der Neurogliazellen sah. Alf. Schaper geht in dieser Abhandlung noch weiter in seinen Voraussetzungen, er sagt nämlich, dass aller Wahrscheinlichkeit nach alle Typen von den Nervenzellen der Kleinhirnrinde sich aus dieser Schicht bilden können, fügt aber jedoch gleichzeitig hinzu, dass dieses noch der Bestätigung bedarf.

Es ist selbstverständlich, dass wir, bei einem solchen Stand der Frage über die Rolle der äußeren Körnerschicht, aufmerksam ihre histogenetischen Erscheinungen verfolgten. Die Zelle a_1 der Abb. X ist für uns von besonders wichtiger Bedeutung, weil sie 1. deutlich die Beobachtung His's über die Birnform der ursprünglichen Nervenzelle bestätigt und 2. durch ihre Anwesenheit in dieser Schicht die Hypothese Alf. Schapers von der Möglichkeit der Bildung der Nervenzellen aus der äußeren Körnerschicht beleuchtet. Die Zelle a_1 der Abb. XI hat unserer Ansicht nach dieselbe Bedeutung wie die Zelle a_1 der Abb. X oder — a, b der Abb. VII nur mit dem Unterschiede, dass sie, als mehr erwachsene, ihre Form ein wenig bereits verändert hat. Der Größe nach können wir diese Zellen als junge Purkinje'sche oder Golgi'sche Zellen betrachten. Es ist schwer anzunehmen, dass sie sich in andere Zellen, wie z. B. in kleine Zellen der Körnerschicht oder Korbzellen verwandeln könnten; 1. schon deshalb nicht, weil es uns gelang, den Entwicklungsgang dieser Zellen fast in allen seinen Details zu beobachten und 2. weil die Größe der Zellen a_1 der Abb. X u. XI mit den soeben besprochenen in großem Missverhältnisse steht. Wir werden noch auf dieses Faktum hinweisen, dass der Körper der embryonalen Zelle zuweilen in seinen Dimensionen die erwachsene Zelle desselben Typus übertrifft, der Unterschied aber in diesen Fällen ist nicht so bedeutend, wie in den soeben besprochenen Zellen.

Wie wir auf den Abb. IX, X u. XI sehen, liegen die Zellen in den verschiedenen Höhen der molekulären Schicht. Die der äußeren Körnerschicht näher gelegenen tragen größtenteils mehr den embryonalen Charakter als die tiefer gelegenen. Die von dem Präparate des Katzen-Embryos desselben Alters (8 cm) entnommene Abb. III gibt uns ebenfalls die Möglichkeit in der molekulären Schicht zwei Zellkategorien zu unterscheiden. Die einen liegen in der Nähe der inneren Peripherie der äußeren Körnerschicht und die anderen — in der Nähe der großen Zellen der Rinde. Bezüglich solchen Zusammenfallens könnten wir die Vermutung aufstellen, dass die der äußeren Körnerschicht näher gelegenen Zellen ihre Herkunft aller Wahrscheinlichkeit nach der Rinde und die mehr tiefer gelegenen — den Zellen der Mantelschicht zu verdanken haben.

Aus all dem Gesagten können wir zu diesem allgemeinen Schlusse kommen, dass die großen Zellen der Kleinhirnrinde sich teils auf Kosten der Zellen der Mantelschicht, teils auf Kosten der Elemente der äußeren Körnerschicht bilden.

Die Körperehen mit den Fortsätzen, die in der äußeren Körnerschicht sichtbar sind, werden wir in der folgenden Periode zusammen mit den bipolaren Zellen besprechen.

(Drittes Stück folgt.)

Einiges über die Häutungshaare der Insekten nach ihrem Funktionswechsel.

Von Dr. med. et phil. **K. Escherich.**

Die kleinen haarförmigen, kutikularen Fortsätze, die hauptsächlich den zarteren, häutigen Partien des Insektenskelettes sehr häufig eigen sind, werden, da sie bei der Häutung eine wichtige Rolle spielen, als „Häutungshaare“ bezeichnet.

In vielen Fällen übernehmen diese kutikularen Gebilde, nachdem sie ihre ursprüngliche Aufgabe, die alte Haut mechanisch zu lockern, erfüllt haben, beim ausgebildeten Insekt eine neue Funktion, worauf man schon vor längerer Zeit bei anderen Tieren, die sich häuten, z. B. bei den Reptilien, aufmerksam machte¹⁾.

Bei Insekten ist meines Wissens auf diesen Funktionswechsel noch nicht ausdrücklich hingewiesen, und so sei es mir denn gestattet, hier wenigstens 2 derartige Vorkommnisse mitzuteilen.

Der 1. Fall, den ich nur streifen möchte, betrifft den erweiterten Endabschnitt des eingestülpten Ductus ejaculatorius, den Verhoeff mit dem Namen Praeputium belegte. Dieser Teil des ektodermalen Ausführungsganges ist, wie den verschiedenen Mitteilungen von Verhoeff, Beauregard, Escherich etc. bekannt ist, sehr häufig dicht besetzt mit feinen Dornen, Borsten, Haken, gabel-, krönchen- oder schuppenförmigen Fortsätzen u. s. w.; davon können einige eine ansehnliche Größe erreichen, so dass sie die anderen um das hundertfache und noch mehr überragen und mit bloßem Auge sichtbar sind.

Die Funktion dieser Stachelstruktur besteht zweifellos darin, einen festeren Zusammenhalt der kopulierenden Tiere zu bewirken. Die Stacheln etc. richten nämlich im ruhenden Praeputium die Spitzen nach hinten; bei der Copula aber wird das Praeputium umgestülpt und damit ändern natürlich auch die Stacheln ihre Richtung und wirken nun als Widerhaken.

Ist nun in diesem Fall die Haar- oder Borstennatur der Häutungshaare noch mehr oder minder deutlich erkennbar, so hat im 2. Fall, der, da in mehreren Beziehungen interessant, etwas eingehender geschildert werden soll, die neue Funktion eine vollkommene Umwandlung jener erheischt.

1) C. Semper, Die nat. Existenzbedingungen der Tiere, I. S. 23 ff.

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. 530-542](#)