©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

# Über die Anordnung der Kerntheilungsfiguren im Centralnervensystem und der Retina bei Natternembryonen.

Von **Ludwig Merk,**
*Assistent am Institute für Histologie und Embryologie in Graz.*

(Mit 1 Tafel.)

(Aus dem Institute für Histologie und Embryologie in Graz.)

Wenn man durch Embryonen von *Tropidonotus natrix* Schnitte anfertigt und dafür gesorgt hat, dass die karyokinetischen Figuren möglichst gut erhalten blieben, so bemerkt man die auffällige Thatsache, dass die dem Centralcanale des Rückenmarkes, respective den Ventrikeln zugekehrte Fläche des Medullarrohres mit Mitosen wie besät ist, wogegen in der übrigen Partie des Rohres keine Kerntheilungsfigur zu erblicken ist. Etwas Ähnliches gilt von der Retina. Hier findet sich Mitose an Mitose in der äusseren Schichte des distalen Blattes, also an der Fläche, die genetisch dem Epithele der Hirnventrikel gleichwerthig ist.

Kurz gesagt: Das Epithel des Centralcanales und der Ventrikel sowie die äussersten Zellen des distalen Blattes der Retina sind die jüngsten Partien derselben.

Aber nur bei jungen Embryonen finden sich solche Verhältnisse. Bei älteren Embryonen verhalten sich das Hirn, Rückenmark und die Retina verschieden, wesshalb ich vorerst die Verhältnisse im Hirn, dann jene im Rückenmark und endlich die in der Retina diesbezüglich schildern will.

In Bezug auf das Alter der verwendeten Embryonen konnte ich weder Entwicklungsdauer noch Länge der Thiere benützen, da die Ringelnatter das Legen ihrer Eier nicht an einen bestimmten Ent-

wicklungsstatus der Embryonen knüpft; ja, wenn dies auch geschähe, so hängt die Entwicklung der gelegten Eier hinwieder so sehr von Witterungseinflüssen und der Art und Weise ab, wie sie denselben exponirt sind, dass so eine übereinstimmende Altersbestimmung unmöglich ist. Auch die Länge des Embryo konnte ich nicht als Massstab für das Alter verwenden, weil diese Embryonen im Ei spiralig aufgewunden liegen und ich ein Strecken derselben vermeiden wollte, um sie nicht für's Studium anderer Verhältnisse unbrauchbar zu machen — vor Allem jedoch, weil ich auf Durchschnitten durch den spiralig aufgewundenen Embryo das Rückenmark mehrere Male (oft zehnmal) zu Gesichte bekam.

Im grossen Ganzen kann ich die verwendeten Embryonen in zwei Altersclassen theilen. 1. in frühe Stadien, die in ihrer Ausbildung mit Hühnerembryonen von 3—5 Tagen übereinstimmen und 2. in ältere Stadien, die Hühnerembryonen von 10 Tagen in der Entwicklung des Centralnervensystemes und der Retina ähneln. Man wird aber — hoffe ich — eine genaue Altersangabe leicht vermissen.

## I. Die Mitosen im Hirn.

Das Hirnrohr des jüngsten[1] der von mir untersuchten Natternembryonen dürfte, was die Entwicklung anbelangt, mit dem eines 3—4 tägigen Hühnerembryo ungefähr übereinstimmen. Es zeigte sich nicht an allen Orten gleich dick. Fasst man nun eine der mittleren Stellen ins Auge, so zeigt sich dieselbe aufgebaut aus längsovalen, radiär gestellten Kernen, die in ein körniges Protoplasma eingebettet sind, an welchem man gleichfalls eine radiäre Streifung erkennen kann. Die Kerne selbst sind in vielen Schichten, deren Zahl von der Dicke der Wand abhängt, angeordnet, zeigen sämmtlich eine Zeichnung, wie man sie von ruhenden Kernen wiedergibt.

Mit Ausnahme derjenigen Schichte, die hart an die entsprechende Hirnhöhle grenzt, fehlen in der ganzen übrigen Dicke der Wandung die karyokinetischen Figuren. Gleichsam als

---

[1] Etwas älter als der von Rathke (Entwicklungsgesch. d. Natter), Taf. II, Fig. 5 gezeichnete Embryo.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ersatz für die mangelnden Mitosen in den übrigen Schichten findet sich in der innersten Schichte kaum ein Kern, der sich nicht in Theilung befände (siehe Fig. 1). Ich konnte beispielsweise auf einer Strecke von 1·3 Mm. an einem 0·04 Mm. dicken Schnitte circa 15 karyokinetische Figuren auf einen ruhenden Kern zählen. Doch ist dieses Verhältniss nicht constant. So zeigen jene Gegenden, die zeitlebens sehr dünn bleiben, wie z. B. der Ort des späteren Telae chorioideae, viel seltener solche Figuren, immer aber nur in der hart an den Ventrikel grenzenden Schichte.

Ebenso, wie es in Bezug auf die Häufigkeit Ausnahmsstellen gibt, lässt es sich auch nicht behaupten, dass nur und ausschliesslich die Centralschichte von Mitosen besetzt ist. Ab und zu findet man solche in der zweiten, seltener in der dritten oder gar vierten Schichte, so dass die oben angeführte Zahl und der Ort nur als in der Regel giltig angenommen werden müssen. Kerntheilungen in noch tieferen Regionen endlich konnte ich an diesem Embryo gar nicht finden.

Ein fernerer Umstand, der auffällt, ist der, dass die Theilungsebene radiär, also nahezu senkrecht auf die Ventrikelwand gerichtet ist, so dass die beiden neuen Kerne fast nie in radiärer Richtung hinter einander, sondern neben einander zu liegen kommen.

Bevor ich auf ältere Embryonen übergehe, will ich bemerken, dass ich auf die Mitosen in den Telae keine Rücksicht nehmen werde, da es ja klar ist, dass in einem einschichtigen Zellenbelage, wie er die innerste Partie der Telae bildet, die Mitosen nicht anders wo sein können, als an der den Ventrikeln zugewendeten Fläche und weil infolge dessen jedes weitere Interesse diesbezüglich verloren geht.

Die nächst älteren Embryonen,[1] die ich zur Untersuchung bekam, waren um ein Bedeutendes weiter entwickelt. Am besten lässt sich ihr Alter durch den Umstand schildern, dass das Kleinhirn eben in seiner Anbildung getroffen wurde.

Das mikroskopische Bild ist nun ein ganz Anderes geworden. Es würde Aufgabe einer besonderen Arbeit sein, dasselbe überall

---

[1] Ungefähr wie der Embryo auf Taf. VI, Fig. 8. in Rathke's Werk.

und vollständig zu schildern; ich will blos auf jene Verhältnisse aufmerksam machen, die mich zunächst interessirten.

Statt der früheren Gleichförmigkeit in dem Aussehen der Kerne sind zwischen den Kernen der einzelnen Partien bedeutende Differenzen aufgetreten. Sie sind fast in allen Dimensionen ums Doppelte gewachsen, haben mehr einen blasigen Charakter und statt eines Kerngerüstes findet man nur mehr ein rundliches Körperchen — ein Bild, das zur Annahme zwingt, dass man es hier mit dem Kerne einer späteren Ganglienzelle und dem Nucleolus zu thun habe.

An allen Stellen, an denen man am erwachsenen Hirn Ganglienzellengruppen zu erwarten hat, ist das Bild ein solches geworden. Während ferner früher eine Sonderung des Ventrikelepithels von der übrigen Hirnsubstanz noch nicht wahrzunehmen war, beginnt dasselbe sich immer schärfer abzutrennen, steht aber noch immer mit radiär verlaufenden Fasern, von denen je eine einer Epithelzelle anzugehören scheint, mit der übrigen Masse im Verbande. Die Zellen des Epithels selbst sind an manchen Orten (Seitenventrikel) in mehreren Schichten über einander gelagert und werden dadurch einem geschichteten Cylinderepithel nicht unähnlich, an anderen Orten (Auskleidung des dritten Ventrikels) sind die Zellen kurz und kubisch geworden und überziehen das Substrat nur in einer Lage.

Die Mitosen anlangend, fand ich nun ihre Zahl bedeutend vermindert. Wieder aber waren sie nur im Bereiche des Epithels zu finden. Zuweilen lagen sie vereinzelt, zuweilen — und dies namentlich in den Lateralventrikeln — zu Gruppen beisammen. Die ganze übrige, nun schon zu beträchtlicher Dicke angeschwollene Wand der Hirnblasen war aber entweder frei von jeglicher Kerntheilungsfigur; oder es stand zum mindesten die Zahl derselben in gar keinem Verhältnisse zu der der Mitosen im Epithele.

Um so mehr musste es mich überraschen, als ich an der rückwärts und cerebralwärts gelegenen Umrandung des vierten Ventrikels auf eine Hirnpartie stiess, die durch ihre ganze Substanz bis an die Rinde von karyokinetischen Figuren unregelmässig durchsetzt war. Es war mir durchs Studium von Schnittserien an drei auf einander senkrechten Richtungen nicht schwer zu ermitteln, dass diese Ausnahmsstelle das Kleinhirn sei.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dass die Embryonen nach Art einer konischen Schnecke aufgewunden liegen, erleichtert das Studium, weil man so an Schnitten durchs ganze Thier verschiedene Theile des Rückenmarkes zugleich ins Präparat bekommt und ebenso verschiedene Entwicklungsstufen, denn das Rückenmark im Halstheile war bei weitem mehr in seiner Entwicklung vorgeschritten, als das Mark aus der Gegend der letzten Bauchwirbel.

Wieder bei den jüngsten Embryonen beginnend, findet sich hier das Rückenmark aufgebaut aus radiär, oder besser gesagt, aus frontal gelagerten, längsovalen Kernen, die in ein körniges, in gleicher Richtung gestreiftes Plasma eingebettet sind. Wieder sind hier alle Kerne gleichförmig und im ruhenden Zustande. Fast keine Mitose ist in der peripheren Partie der Wandung zu entdecken, nur die hart an den Centralcanal grenzende Partie ist voll von karyokinetischen Figuren (siehe Fig. 2). — Auch hier gelten die gleichen Regeln wie für's Hirn. Äusserst selten lassen sie sich tiefer erblicken und die neu entstandenen Kerne legen sich nie oder höchst selten in radiärer Richtung hinter einander, sondern neben einander. Dies Bild findet sich, ob man einen Querschnitt oder Längsschnitt untersucht, ob man das Lenden- oder Halsmark studirt.

An Embryonen, die in ihrer Entwicklung bedeutend weiter vorgeschritten sind, die also den späten Stadien meiner oben gegebenen Eintheilung angehören, ist das Epithel des Centralcanales von der übrigen Marksubstanz schon mehr getrennt, eine Veränderung, die aber noch nicht bis an die Schwanzspitze gediehen ist, und zeigt, wie das Epithel der Ventrikel an gewissen Stellen grosse Ähnlichkeit mit einem geschichteten Cylinderepithel. Immer aber ziehen von seiner Basalschichte deutliche fadige Fortsätze in die umgebende graue Substanz. Die Form des Canales selbst ist an Querschnitten länglich-oval, mit seiner grossen Axe dorsal-ventralwärts gekehrt. Die Kerne an den Orten der späteren Vorderhörner sind zu Blasen geworden, in denen man eine oft sternförmig angeordnete granulirte Masse vorfinden kann, wogegen in anderen ein deutliches Kernkörperchen enthalten ist. Ähnliche Figuren jedoch, wie im Hirn gewisser Altersstufen, die sehr leicht auf den ersten Blick mit Mitosen verwechselt werden könnten, sind nicht vorhanden. Kerntheilungen finden sich wieder nur im Bereiche des Epithels des Central-

canales, mit Ausnahme einer vorderen medianen Partie, an der die Kerne in die Tiefe gerückt sind und zwischen sich und dem Centralcanale eine mehr weniger hyaline Partie lassen, die dorsal-ventralwärts gestreift ist.

Während nun aber doch mitten in der Hirnsubstanz gereifterer Embryonen schliesslich Stellen auftauchen, die unzweifelhafte Mitosen zeigen, sind dieselben im Rückenmarke älterer Objecte, wenn sie vorkommen, immer eine Seltenheit.

Bei dem Umstande, dass zu einer Zeit, wo dieselben im Hirn noch floriren, sie auch schon im Epithel des Centralcanales selten werden, und ferner, je weiter man gegen das Schwanzende vorgeht, etwas häufiger werden, muss man annehmen, dass das Mark viel eher reif wird als das Hirn, und dass diese Reife hinwieder vom Halsmarke gegen das Schwanzende vorschreitet.

Überblicken wir desswegen diese Verhältnisse im Rückenmark, so werden wir, wenigstens bei den ganz frühen Stadien, wieder zu dem gleichen mechanischen Erklärungsgrunde gedrängt, wie beim Hirn, und dessgleichen ziehe ich den Schluss, dass, vorausgesetzt, dass die Karyokinese der einzige Modus der Kerntheilung im Marke ist, die Zellen des Epithels des Centralcanales die jüngsten im Rückenmarke desselben Querschnittes sind, und dass sie die Matrix für das ganze Mark abgeben.

Aber auch aus der gemeinsamen Erwägung dieses Phänomens im wachsenden Rückenmarke und Hirne ergibt sich ein einfaches Gesetz.

Es wird offenbar durch den enormen Theilungsprocess um die gesammten Höhlen des Centralnervensystems ein Zellenmaterial geschaffen, das im vorschreitenden Wachsthume immer mehr gegen den Mesoblast gerückt wird, oder auch an Ort und Stelle liegen bleibt, und in dem Masse, als es in die Tiefe versenkt wird, eine weitere Metamorphose eingeht. Die Zellkerne werden zu den Kernen der fertigen Gebilde, während die internuclearen Gewebsbestandtheile ohne jegliche Kerntheilung eine bedeutende Massenzunahme und fortschreitende Differenzirung zeigen, woraus sich ergibt, dass im Centralnervensysteme Zelltheilung und Wachsthum keineswegs zusammenfallende Vorgänge sind. Nimmt man eine fortschreitende Metamorphose der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das Kleinhirn macht demnach schon in seiner ersten Anlage von dem sonst so deutlichen Typus des Hirnwachsthums eine Ausnahme.

In einem nur um Weniges höheren Alter zeigen jedoch die Kerne mancher Ganglienzellen mitten in der Wandschichte eine höchst eigenthümliche Zeichnung, die auf den ersten Blick mit Mitosen grosse Ähnlichkeit hat. Namentlich in der Gegend des Thalamas opticus, aber auch sonst durch die Hirnsubstanz zerstreut, finden sich diese eigenthümlichen Figuren in den Kernen. Es sind dies bläschenförmige Kerne, die in sich ein Gerüst suspendirt haben, das aus Fäden zu bestehen scheint. Dieses Gerüst ist entweder sternförmig oder wie zu einem derben Knäuel zusammengeballt, oder stellt ein ganz hyalines Körperchen dar. Sämmtliche Formen dieser Art nahmen den verwendeten Farbstoff gerne auf. Die Abwesenheit von Tonnen- und Kranzformen, die sonst an anderen Orten meist und deutlich zu sehen sind, sowie der Vergleich mit unzweifelhaften Mitosen im Ventrikelepithele oder der Retina oder anderer Organe stellt es jedoch sofort klar, dass die erwähnten Figuren nichts mit Karyokinese zu thun haben, eine Auffassung, die um so mehr Berechtigung erfahren muss, als an der inneren Körnerschicht der Retina desselben Objectes auch ähnliche Figuren vorkommen, die vielmehr auf eine Metamorphose der Kerne, als auf eine Theilung schliessen lassen.

Ein nächst älterer Embryo (ungefähre Länge 12 Ctm. vergl. Rathke Taf. II, Fig. 9.) war in seiner Entwicklung schon weit vorgeschritten, und ich glaube als Charakteristicum anführen zu können, dass in seinem Ventricularepithele schwarze Körnchen sichtbar wurden, die an allen früheren Embryonen fehlten. Es ist nicht unmöglich, dass diese Körnchen Fetttröpfchen sind, da die Objecte mit Osmiumsäure behandelt waren. Wie sich dies auch verhalten möge, bei allen jüngeren Objecten war nichts dergleichen zu bemerken. Auch an solchen, weit vorgeschrittenen Embryonen liessen sich am Ventricularepithel dieselben Beobachtungen machen. Die Zahl der Mitosen ist an manchen Stellen des Epithels grösser, an manchen kleiner, an manchen gleich Null geworden; sie hat im Allgemeinen sehr abgenommen.

Nun erst, also an späten Stadien, treten auch in der übrigen Hirnsubstanz Mitosen auf. Namentlich sind es die Grosshirn-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hemisphären und die Umgegend des Kleinhirns; ausnahmsweise auch die übrigen Hirnpartien.

Es fragt sich nun, wie man dieses in grossen Umrissen geschilderte und namentlich an frühen Stadien so auffällige Phänomen zu deuten habe.

Vor Allem scheint es einleuchtend, dass durch den eigenthümlichen Wachsthumsprocess, namentlich in den jungen Stadien, die den Ventrikeln zusehende Schichte in einem weit höheren Spannungsgrade sich befinden muss, als die an den Mesoblast grenzende. Die Folge davon ist nothwendig eine Krümmung, entweder mit der Convexität gegen die Ventrikel oder mit der Convexität gegen den Mesoblast. Eine dritte Möglichkeit existirt bei dem Umstande nicht, als ja, wie angedeutet, je zwei neue Kerne nicht hinter einander in radiärer Richtung, sondern neben einander zu liegen kommen. Von einer einfachen Auflagerung gegen die Höhlung zu kann also nicht die Rede sein; es muss in der wachsenden Zone eine tangentiale Spannung herrschen.

Es liegt also nahe, den Schluss zu ziehen, dass durch eine solche Einrichtung die Hirnblasen sich in ihrer Form von selbst erhalten, etwa so wie ein gemauertes Gewölbe nur noch fester wird, wenn man an der concaven Seite neue Steine einschiebt.

Man hätte es demnach mit einer rein mechanischen Einrichtung zu thun.

Andererseits gelangt man zu dem zweiten, viel sichereren Schlusse, dass, vorausgesetzt, dass die Karyokinese die einzige Art ist, wie sich Kerne und Zellen im Hirne theilen, das Epithel der Ventrikel die Matrix für die ganze Hirnwand, wenigstens eine beträchtliche Zeit des Embryonallebens hindurch, vorstellt.

Da das Studium der Mitosen des sich entwickelnden Rückenmarkes zu ähnlichen Folgerungen führt, so will ich weitere theoretische Bemerkungen erst nach Schilderung der Vorgänge daselbst anknüpfen.

## II. Die Mitosen im Rückenmarke.

Bei weitem leichter lassen sich diese Verhältnisse am Rückenmarke studiren, was sich eigentlich schon aus seiner grossen Gleichförmigkeit im Baue erschliessen lässt. Auch der Umstand,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kerne an, so lassen sich jene, bei Schilderung des Hirnes erwähnten, den Mitosch ähnliche Figuren vielleicht in der Weise erklären, dass bei der Umwandlung in den bleibenden Kern das Kerngerüst abermals eine Rolle spielt.

## III. Die Mitosen in der Retina.

Es sind nun wohl schon viele Analogien zwischen dem Hirne und der Retina in physiologischer und embryologischer Beziehung bekannt, wesshalb es nicht verwundern darf, im Wachsthumtypus der Retina ganz ähnliche Erscheinungen wahrzunehmen.

Die Höhlung der primären Augenblase steht bekanntlich durch den hohlen Stiel des Opticus mit den Hirnhöhlen in offener Communication. Die directe Fortsetzung der um die Ventrikel befindlichen Mitosenschichte muss demnach der Höhlung der primären Augenblase zugewendet sein. Haben sich dann in vorschreitender Entwicklung die distale und proximale Wandschicht an einander gelegt, so muss offenbar die Mitosenschichte in der vom Glaskörper abgewandten Zone des distalen Blattes der embryonalen Retina zu erwarten sein. Leider war es mir nicht vergönnt, in dieser Epoche die karyokinetischen Figuren zu studiren, denn am jüngsten Embryo, der mir zur Verfügung stand, war bereits die secundäre Augenblase fertig gebildet, und die Linse hatte sich eben vom Epiblast abgeschnürt.

In diesem Stadium stellte die Retina einen mehr als halbkugelig geformten Becher dar, dessen Wand ungefähr 0·013 Mm. dick war.

In ihrem Baue zeigte die Wand allenthalben grosse Einförmigkeit, und war einem Hirn desselben Objectes zum Verwechseln ähnlich. Überall waren längsovale, in radiärer Richtung aufgestellte Kerne in ein granulirtes, in gleichem Sinne gestreiftes Plasma eingebettet. Die Kerne selbst waren mit einem feinen Gerüst versehen, ab und zu gekörnt, nie aber vermochte ich es, auch nur eine leise Andeutung einer karyokinetischen Figur zu entdecken, mit Ausnahme der vom Glaskörper abgewandten Zone. (Siehe Fig. 3.)

Die erste Veränderung der wachsenden Retina ist nun die, dass die Kerne in der innersten Zone blasig zu werden beginnen.

Der Inhalt solcher Blasen wird nebst einer hyalinen Substanz von einem Kernkörperchen eingenommen, das fein granulirt ist und eben so beschaffene Fortsätze strahlig an die Wand des Bläschens sendet. Es sind die so veränderten Kerne die Kerne der späteren Ganglienzellenschichte, was sich aus einer Beobachtung immer älterer Augen leicht ergibt. Die Mitosen bleiben aber noch immer in der peripheren Zone der Retina, nehmen jedoch an Zahl ab und verweilen nicht mehr so hartnäckig nur an dem peripheren Zellkernstratum; ihre Zone verbreitert sich — allerdings nur um ein Geringes — etwa um die Länge eines Kernes.

Das nächst folgende Stadium gehörte einem bedeutend älteren Embryo an. Die Retina war nunmehr nicht allenthalben gleich dick, sondern nahm gegen den Ort des Corpus ciliare plötzlich ab und setzte sich in Form eines einfachen kubischen Zellenbeleges auf die Pars iridica fort. Offenbar die embryonale Ora serrata.

Man kann aber leicht die zwischen liegenden Stadien missen, ohne die mittlerweile stattgehabten Veränderungen rein deductiv erschliessen zu müssen. Es war nämlich an diesem Objecte die Retina nicht überall gleich vorgeschritten. Während im Augenhintergrunde um den Opticuseintritt bereits Opticusfasern die innerste Zone bildeten, die deutliche Ganglienzellenschichte bereits durch eine moleculare Schichte von der inneren Körnerschichte getrennt war und endlich diese letztere sogar von einer äusseren Körnerschichte sich abhob, war knapp an der deutlichen Ora serrata das alte Bild durch eine kurze Strecke nach rückwärts erhalten geblieben, so dass man sicher und ohne zu fehlen die Beschreibung der Retina in der Richtung von der Ora nach rückwärts einer solchen der sich entwickelnden Retina an einem fixen Punkte gleichwerthig setzen kann.

Während also die Retina knapp an der Ora den schon geschilderten embryonalen Bau zeigt, gewahrt man um Weniges nach rückwärts schreitend, dass sich die Ganglienzellenschichte von der übrigen nach aussen gelegenen Masse durch eine Zone molecularer Schichte trenne. Gleichzeitig oder auch vielleicht ein Geringes früher, treten schon Opticusfaserbündel auf. Die übrige Retina (also innere, äussere und Zwischenkörnerschichte) setzt sich noch immer aus leicht gekörnten Kernen zusammen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit dem dazwischen liegenden gestreiften Plasma. Den Schlussrahmen gegen das proximale Blatt bildet die Mitosenschichte.

Solchergestalt scheint der Zustand etwas längere Zeit anzudauern als der, welcher zur Anbildung der inneren Molecularis und der Opticusfasern nöthig ist; wenigstens kann man die Retina eine längere Strecke so gebaut verfolgen.

Fasst man weiter bei einer solchen Retina, in der Mitte zwischen Ora- und Opticuseintritt, eine Stelle ins Auge, so findet man als weitere Differenzirung schliesslich die innere von der äusseren Körnerschicht durch die äussere Molecularis getrennt. Diese Molecularis externa verliert sich also von dem Augenhintergrunde nach vorne zu als schwacher Streif und begrenzt nach innen die innere Körnerschichte, die nur allein mehr das Gepräge der initialen Retina an sich trägt. Sie ist es nunmehr allein, die an ihrer peripheren Zone Mitosen trägt, deren Zahl aber beträchtlich abgenommen hat, und die nun auch schon in tieferen Schichten zu sehen sind. Nie aber kommen die Figuren weiter centralwärts (gegen den Augenmittelpunkt) vor, als höchstens ein Drittel der Dicke der inneren Körnerschicht.

Ganz um den Opticuseintritt bestand also die Retina von innen nach aussen gehend, aus der Opticusfaserschichte, den Ganglienzellen, der inneren Molecularis, der die innere Körnerschichte folgte. Hierauf die Molecularis externa und äussere Körnerschichte, von Zapfen[1] jedoch sah ich an diesem Embryo noch nichts. Da ich aber nur an Schnitten studirte, so ist es möglich, dass schon ein dünner Saum von ihnen an der reifsten Stelle der Retina angebildet und unter dem Pigmente verborgen war.

An Embryonen, die um Weniges älter waren, war bereits die Molecularis externa bis nahe an die Ora serrata gediehen. Der wesentlichste Unterschied zwischen früheren Stadien bestand aber darin, dass bereits Zapfen allenthalben angebildet waren, deren Höhe am Augenhintergrunde am stärksten war, und die

---

[1] Bekanntlich geben Flesch (Verhandlungen der phys.-med. Ges. in Würzburg 1875.) und Hoffmann (Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. III) an, in der Retina der erwachsenen *Coluber natrix* nur Zäpfchen gefunden zu haben. Auch mir war es nicht möglich, in der Netzhaut eines erwachsenen Thieres Stäbchen zu sehen.

sich als immer mehr verjüngender Saum gegen die Ora verlor. Nun waren auch die Mitosen an solchen reifen Partien verschwunden. Ja ich konnte allgemein giltig den Satz vertreten finden, dass, sobald Zapfen auftreten, jegliche Zelltheilung in dieser Partie der Retina aufhört. Nur knapp an der Ora kann man am dickeren Theil der Retina noch Mitosen finden, dafür fehlen dort auch Zapfen und ist auch die Retina ihrem ersten embryonalen Baue am meisten ähnlich.

Allmählig verlieren nun an älteren Augen auch die Kerne der inneren Körnerschichte ihr bisher so treu bewahrtes Aussehen und beginnen langsam von innen her sich zu verändern. Der früher fein granulirte Kern ist stäbchenförmig, hyalin, oft einem verschrumpften rothen Blutkörperchen ähnlich geworden, hat sich mit den Färbemitteln stark tingirt, so dass man schon meinen könnte, Kerntheilungsfiguren vor sich zu haben. Allein ebenso, wie an den schon beschriebenen Ganglienzellen im Hirne des gleichen Embryo fehlt jegliche Kranz- oder Knäuelform, jegliche Tonnenform und wie sonst die charakteristischen Figuren benannt sind, so dass man es wahrscheinlich mit einer höheren Metamorphose der Kerne zu bleibenden Zwecken zu thun hat.

Fasst man daher das über die Retina Gesagte zusammen, so kommt man zu dem Schlusse, dass die Retina in ihrem Wachsthume vorerst von der äusseren Fläche ihres distalen Blattes durch Kerntheilung Kernmaterial ansammelt, das in seiner Entwicklung zuerst die Ganglienzellen ansetzt, zwischen sich die Opticusfasern und die Molecularis externa differenzirt, dass ferner von der äusseren Zone der inneren Körnerschicht die Molecularis externa, kurz die übrige Schichtung angebildet werden; dass mit dem Momente der Anbildung der Zapfen die Zelltheilung aufhört und einer weiteren Metamorphose der Zellen Platz macht; dass ferner die Retina am Augenhintergrunde früher reif wird, als an der Ora, an welchem Orte das Wachsthum der Retina am spätesten aufhört.

Aber auch das bei der Entwicklung des Hirnes vorgeführte mechanische Erklärungsprincip für dieses Phänomen findet bei der Retina seine Anwendung. Ich habe dort auseinander gesetzt, dass, wenn eine aus Zellenschichten bestehende Membran an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

irgend einer Oberfläche nur und ausschliesslich in Theilung befindliche Kerne hat, diese sich entweder nach der einen oder andern Seite krümmen muss. Entweder wird sich die Kerntheilungszone am concaven oder am convexen Theile vorfinden müssen. Nur müssen die Tochterkerne neben einander und nicht auf einander zu liegen kommen. In letzterem Falle hätte man es mit einer einfachen Auflagerung zu thun.

Die Krümmung nach der einen Seite fand sich nur im Hirn; die nach der andern in der Retina. Nun lässt es sich wohl einsehen, dass durch einen solchen Vorgang das proximale an das distale Blatt der primären Augenblase genähert werden muss. Ohne Druck von Seite des Augeninnern, allein durch diese zweckdienliche Einrichtung, bildet sich die secundäre Augenblase aus der primären, biegt sich nach aussen vor wie ein Brett, das nur auf einer Seite tüchtig nass gemacht wurde.

---

Allerdings habe ich diese, namentlich in der ersteren Zeit des Embryonallebens so deutlichen Erscheinungen nur an Schlangenembryonen beschrieben. Es ist aber kaum zu erwarten, dass in der Ausbildung des Centralnervensystemes und der Retina anderer Thiere ein anderer Typus Anwendung finde. Leider fehlte mir bis jetzt die Zeit, diese Untersuchungen auch auf andere Embryonen und Larven auszudehnen, und ich untersuchte nur wenige Schnitte durch Frosch- und Tritonlarven und war auch hier im Stande, das vom Hirn und der Retina, den Ort der Mitosen betreffend, wiederzufinden. Auch ein Kaninchenembryo von 2·5 Ctm. Länge zeigte bezüglich der Retina dasselbe; bezüglich des Hirnes schien es, als wäre die germinative Zone um die Höhlen herum breiter und auf mehr Zellenreihen ausgedehnt als bei den Schlangenembryonen.

## IV. Zur Literatur und Methodik.

Rathke war der erste, der in seinem Werke „Entwicklungsgeschichte der Natter“ (Königsberg 1839) die Embryologie dieser Thiere genauer und umfassend verfolgte.

Wenn derselbe auch nicht jede histologische Untersuchung bei Seite setzte, so sind in dem Buche doch keine histo-embryo-

logischen Bemerkungen über die in den vorigen Capiteln durchgeführten Themen vorhanden. Seinem Inhalte habe ich jene allgemein biologischen Notizen entnommen, die das Legen der Eier, sowie das Wachsthum und seine Abhängigkeit von Witterungseinflüssen betreffen. Von diesem Werke ab bis auf unsere Zeit konnte ich nirgend Erwähnung einer diesbezüglichen Bearbeitung dieses doch leicht zu beschaffenden Materiales finden.

Ich darf mich also streng genommen nicht auf eine Discussion über Resultate einlassen, die an anderen Thieren gefunden wurden. Da ich aber aus den wenigen Schnitten[1] durch andere Embryonen allerdings nur vermuthen darf, dass ähnliche Verhältnisse obwalten, da ferner andere Forscher an anderen Objecten Ähnliches angeben — so Eichhorst,[2] der im Rückenmarke von menschlichen Embryonen an den Ganglienzellen keine Theilungsbilder sehen konnte, so Würzburg,[3] dass die Pigmententwicklung (im proximalen Blatt der Retina) von rückwärts nach vorne schreitet, so Babuchin,[4] der angibt, dass die Sonderung der Schichten am hinteren Theile der Vogelretina beginne und sich nach vorne schnell fortsetze — so ferner viele Andere, von denen weiter unten die Rede sein soll — nehme ich keinen Anstand, die oben ausgesprochenen Thesen für alle Wirbelthiere zu generalisiren, behalte mir aber eine diesbezügliche Untersuchung für die nächste Zeit vor.

Wollte ich demnach mit solchem Vorbehalt die bisherigen Ansichten über das Dickenwachsthum der berührten Organe, oder über die Umwandlung des Epithels der Centralräume skizziren, so gipfeln dieselben wohl in dem von Kölliker[5] ausgesprochenen

---

[1] Gegen 300 Schnitte durch zwei Kaninchenembryonen und circa 60 durch Froschlarven. Allein wer den von Flemming angeführten Umstand zu schätzen weiss, dass man an manchen Thieren keine und andere Male viele Mitosen findet, dass also die Kerntheilung periodisch auftrete, wird einsehen, dass sehr viel Material für sichere und unantastbare Schlüsse nothwendig ist.

[2] Eichhorst, Virchow's Archiv, Bd. VI.

[3] Würzburg, Arch. f. Augen- und Ohrenheilkunde, V. Bd. 2. Abth.

[4] Babuchin, Würzburger naturwissensch. Zeitschrift, V, 1864.

[5] Entwicklungsgesch. 2. Aufl. S. 598.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Satze: „Die Zunahme der grauen Substanz geschieht in doppelter Weise, einmal dadurch, dass immer mehr vom sogenannten Epithel des Centralcanales in den Bereich desselben gezogen wird, und unmittelbar in graue Substanz sich umwandelt, und zweitens durch Vermehrung ihrer Elemente an Zahl, und zwar sind die Punkte des intensivsten Wachsthumes die Gegenden der Vorderhörner und Hinterhörner, infolge dessen eben dieselben immer mehr vorspringen" und — „die grosse Zunahme der grauen Hinterhörner an Breite gegen früher beweist, dass hier eine rasche Vermehrung der vorhandenen Zellen stattgehabt haben muss, und dass die Umwandlung der Epithelzellen des Centralcanales in graue Substanz nicht die einzige Quelle ist, aus der sich dieselbe vermehrt." Man sieht deutlich, dass der Ort der Zelltheilung an ganz anderer Stelle vermuthet wird, als ich es gesehen. Bei dem Umstande, als es sich hier um's Rückenmark handelt, bin ich sogar im Stande, positiv anzugeben, weder im Vorder- noch im Hinterhorne, obgleich ich sie bis zur deutlichen Anbildung verfolgen konnte, Mitosen gefunden zu haben, und wenn ich auch welche in der Mitte der Substanz sah, so war doch die Zahl zu gering, als dass man auch nur eine leise Rechtfertigung der oben citirten Ansicht Kölliker's suchen könnte.

Ähnliches gilt vom Hirn. Hier spricht sich Kölliker (Seite 581) dahin aus, dass „in zweiter Linie in dieser Wand eine Scheidung in zwei Lagen entsteht, von dem die äussere die Anlage der grauen Substanz enthält." Wenn hier „Anlage" gleichbedeutend mit Matrix ist, also angenommen wird, dass diese „äussere Lage" durch Zelltheilung sich in graue Substanz umwandle, so muss ich nach meinen Erfahrungen gleichfalls widersprechen, oder zum mindesten die Anwendung dieses Principes auf's Schlangenhirn verwerfen.

Eine weit grössere Bedeutung misst Herms[1] dem Epithel der Ventrikel bei, der die Entwicklung von Ganglienzellen des Acustico-facialis bei *Ammocoetes* untersuchte, indem er an diesen Thieren Epithelzellen direct in Ganglienzellen sich umwandeln und in die Tiefe rücken lässt.

---

[1] Berichte der Münchener Akademie, 1884.

Mir war es allerdings nicht möglich, an meinen Präparaten eine so deutliche Umwandlung der Epithelzellen in Ganglienzellen wahrzunehmen, ein Umstand, der durchaus nicht gegen Herms gedeutet werden soll, da ja das Schlangenhirn sicher weit höher organisirt ist, als das von *Ammocoetes* (resp. *Petromyzon Planeri*) und weil desshalb ein einfacher Umbildungsprocess der Epithelzellen für letzteres Thier leicht angenommen werden kann.[1]

Selbstverständlich kann ich bei der Fülle der heutigen Literatur nicht über alle einschlägigen Arbeiten referiren; nur zur Charakterisirung der bisherigen mir bekannten Ansichten hob ich dies oder jenes heraus, so weit es sich vorläufig nicht auf Mitosen bezieht.

Eine Durchsicht der neuesten Literatur lehrt nun weiters, dass man bemüht war, vorstehende Fragen mit Rücksicht auf Kerntheilungsfiguren zu lösen.

So führt Vignal[2] an, in der grauen Substanz des embryonalen Rückenmarkes von Säugethieren niemals Kerntheilungen gesehen zu haben, wohl aber im Epithel des embryonalen Centralcanales, er scheint aber nicht viel Gewicht auf diese Beobachtung zu legen und sich jeder Schlussfolgerung zu enthalten.

Am aufmerksamsten, und wie es scheint, in jeder Beziehung gründlich, hat Altmann diesen Gegenstand behandelt.[3] Er untersuchte den Ort der Mitosen am Hühnchen während der ersten acht Tage und fand, „dass alle Ausstülpungen des Ektoderms und Entoderms, sowie diese selbst, wo sie eine mehr als ein-

---

[1] Übrigens führe ich nebenbei an, dass ich an Froschlarven die Epithelzellen der Lateralventrikel sehr ähnlich den bereits in die Tiefe gerückten Pyramidenzellen fand, so dass man hier an eine directe Umwandlung der angebildeten Epithelzellen in Ganglienzellen ohne weiteres denken darf.

[2] Vignal, Gazette des Hospitaux, Nr. 67, 10 Juin 1882.

Diese Arbeit ist mir nur aus den Virchow-Hirsch'schen Jahresberichten bekannt.

[3] Ich konnte trotz eifrigsten Suchens nicht finden, wo seine Mittheilung erschien und kenne den Inhalt nur aus den Jahresberichten von Hoffmann-Schwalbe, X. Bd., 1. Abth., S. 24 und aus einem gegen diese polemisirenden Vortrag von Rauber (siehe weiter unten).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

fache Zellenlage haben, fast ausschliesslich nur in derjenigen Schichte Kerntheilungen zeigen, welche der Aussenseite des ehemaligen Ektoderms und Entoderms entspricht, d. h. in derjenigen Schichte, welche vom Mesoderm am weitesten abliegt." An den Schlangenembryonen[1] überzeugte ich mich bald, dass sich diese Angaben im Grossen und Ganzen bestätigen lassen, dass aber dennoch nur das Medullarrohr und die Retina mit exquisiter Prägnanz „Praedilectionsstellen der Mitosen" an den beschriebenen Stellen sehen lassen: Die Retina an der dem Mesoderm zusehenden Fläche des distalen Blattes, und das Medullarrohr allein an der abgewandten Fläche.

Als weitere Thatsache fand er, dass die Theilungsrichtungen fast ausschliesslich parallel der Grenzoberfläche gerichtet seien, und ich konnte dies wieder, allerdings nur für's Medullarrohr und die Retina bestätigt finden.

Auf's Mesoderm, das Altmann auch diesbezüglich untersuchte, habe ich kein besonderes Augenmerk gerichtet.

In Rauber's Aufsatze[2] findet sich über die Ergebnisse Altmann's noch überdies die Bemerkung, wie sich derselbe das Dickenwachsthum vorstelle: „Es müsse in Form von Schub- und Abscheerung von Zellen vor sich gehen." Mir fehlte bis zur Kenntniss dieser Worte eine genaue Vorstellung über das Dickenwachsthum der berührten Organe, und ich schliesse mich der ganz plausibel scheinenden Ansicht Altmann's an.

In nicht geringe Verlegenheit setzte mich daher der vorher citirte Vortrag Rauber's. Derselbe gelangte durch Untersuchung von Vögeln und Säugethieren, hauptsächlich aber vom Hirntheile einiger Froschlarven zu den Sätzen: „dass das Dickenwachsthum der Hirnwand nicht von deren Flächenwachsthum abzuleiten sei, dass ferner auf Querschnitten durch's Hirn zahlreiche Kernspindeln zur Beobachtung kämen, die mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Oberfläche stünden; sie fänden sich weiters zerstreut in sämmtlichen Schichten der Gehirn-

---

[1] Auch am Kaninchen und Frosch.

[2] Rauber, Über das Dickenwachsthum des Gehirns. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Leipzig. IX. Jahrg.

wand; eine Prädilectionschicht fehle; liesse sich überhaupt ein Vorwiegen von karyokinetischen Figuren erkennen, so nähmen sie im Allgemeinen gegen die mesodermale Oberfläche hin zu."

Diese Sätze widersprechen meinen Erfahrungen so direct, dass man allein sich mit dem Gedanken beruhigen könnte, es sei dies bei den Fröschen „anders". Allerdings machte Rauber aufmerksam, „dass aus der erwähnten Eigenthümlichkeit ungleichzeitiger Kerntheilung sich wohl auch die Möglichkeit verschiedener Ergebnisse von Seite verschiedener Beobachter auf einfache Weise erkläre: denn zeitweiliger Mangel könne leicht als Exclusion einerseits, als Prädilection andererseits gedeutet werden."

Ich weiss diesen Satz zu würdigen und erlaube mir aus meinen wenigen Präparaten anderer Thiere keinen Schluss. Umgekehrt habe ich so viele Schlangenembryonen untersucht und so viele Schnitte gemacht, dass doch an einer Stelle andere Prädilectionsorte der Kerntheilung mir nicht entgangen sein können. Ausserdem hat neben Altmann und mir auch Koganei[1] allerdings nur für die Retina dieses Princip wieder gefunden, und sowie ihm die Mittheilung von Altmann und der Aufsatz von Rauber entgangen zu sein scheint, so kam auch ich erst nach Abschluss der ersten drei Capitel dieser Arbeit zur Kenntniss der Abhandlungen Koganei's, Altmann's und Rauber's.

Koganei hat mehrere Wirbelthiere untersucht (Huhn, Kaninchen, ferner einige Stadien von Schwein-, Lamm- und Katzenembryonen) und gleichfalls eine einzellige „Proliferationszellenlage" — wie er's nennt — gefunden. Zwar nimmt er dort auf Kerntheilungsebenen keine Rücksicht und seine Zeichnung (Fig. 1) liesse eher eine andere Ebene erkennen, als Altmann und ich sie postuliren, wenn die Mitosen nicht zu schematisch gehalten wären. Wohl differiren seine und meine Angaben ein wenig, indem er den „regen Vermehrungsprocess in der Proliferationszellenlage" schon mit dem Auftreten der Zwischenkörnerschichte aufhören lässt, während ich — wenigstens für die Schlangenembryonen — darauf bestehen muss, dass auch

[1] Koganei, „Untersuchungen über die Histiogenese der Retina" im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nach Differenzirung der Zwischenkörnerschichte noch immer Mitosen vorkommen. Aber das allmählige Reiferwerden der Retina von rückwärts nach vorne, den Beginn der Differenzierung der Schichten an der distalen Seite und das Vorschreiten gegen das proximale Blatt, ohne auch nur eine Schichte zu überspringen — kann ich zu meiner Befriedigung nur bestätigen.

Da ich es mir nicht zur Aufgabe gestellt, die Histiogenese der Retina zu behandeln, habe ich auf die detaillirtere Entwicklung von Zapfen etc. nicht Rücksicht genommen und verweise ich diesbezüglich sowohl, als auch der Retinaliteratur wegen auf Koganei's Arbeit.

---

Als Härtungsmittel verwendete ich das von Flemming[1] angegebene Gemisch. Wohl zum grössten Theile habe ich die gewonnenen Resultate diesem vortrefflichen Härtungsmittel zu verdanken. Dessgleichen wendete ich die an selbem Orte angegebene Färbung mit Saffranin (weniger Gentianaviolett) an und wiederhole die dort gegebene Behauptung, dass „die Mitosen sich förmlich dem Auge aufdrängen". Die entwässerten Objecte wurden schliesslich in Celloidin eingebettet, und zwar beobachtete ich hiebei nicht das von Schiefferdecker[2] angegebene Verfahren, sondern wendete die von Czermak[3] (und Birnbacher) vorgezeichnete Methode an. Erst die Schnitte wurden gefärbt. Um einen Anhaltspunkt über das von mir untersuchte Material und seine Beweiskraft zu geben, führe ich an, dass ich ungefähr 12 Embryonen verwendete, die Mehrzahl vollständig mit dem Mikrotome zerlegte und so meist (wenn auch ungeordnete) Serien erhielt, und dass ferners fast jedes Präparat das Rückenmark durchschnittlich mindestens sechsmal quergetroffen hatte. Gleichzeitig war in solchen Schnitten das Hirn und eventuell auch die Retina zu sehen.

---

[1] Flemming, Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie u. mikr. Technik, 1884, Bd. I.

[2] Schiefferdecker, Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1872.

Czermak in v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. XXXI., I., S. 84—89.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

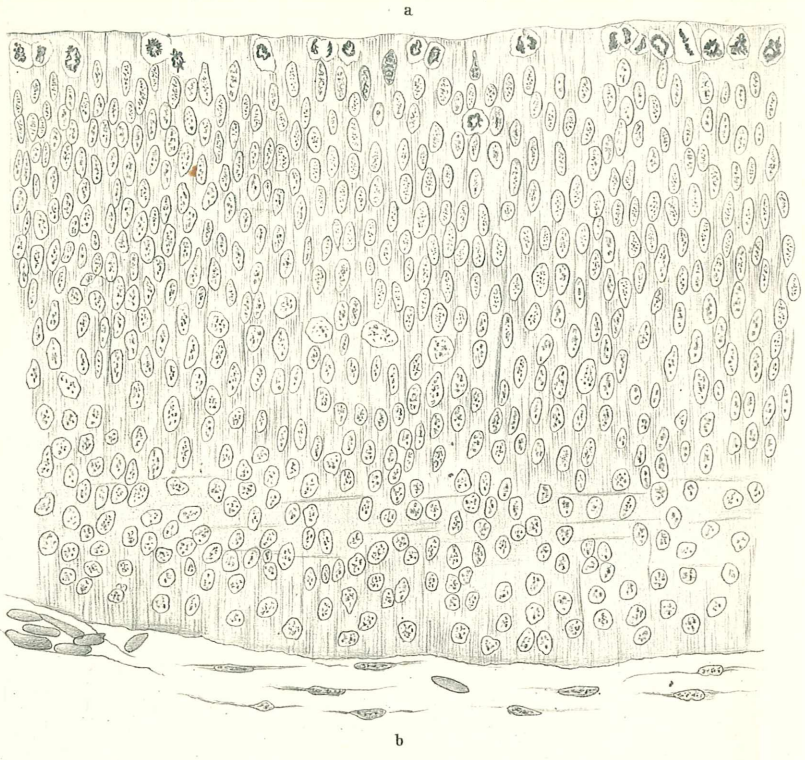



Fig. 1.

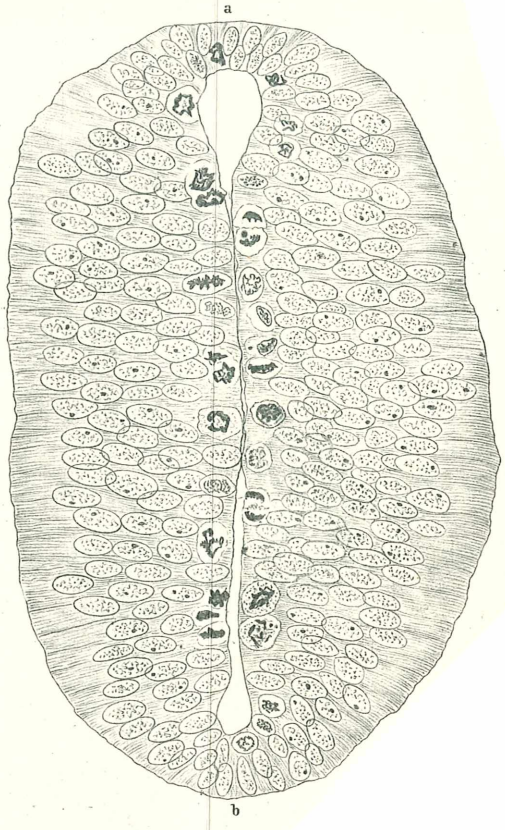



Fig. 2.

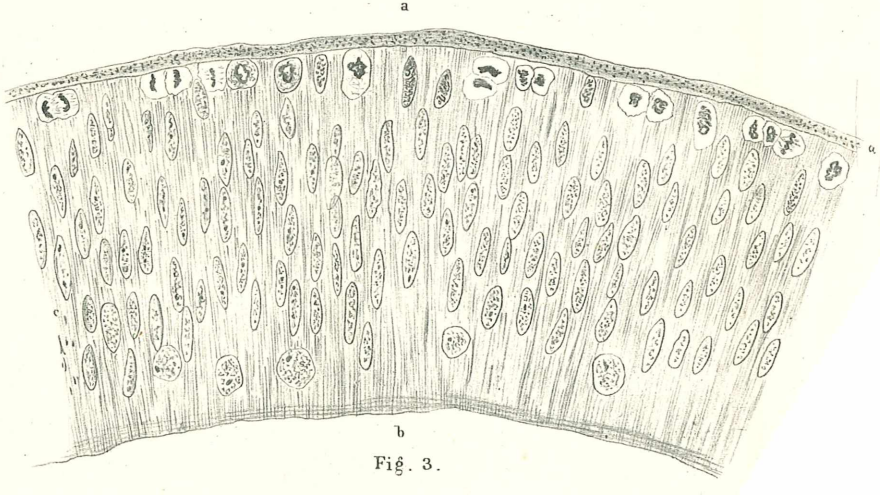
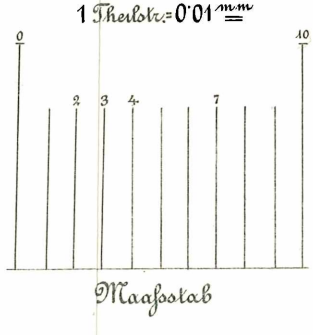



Fig. 3.




Autor del. lith. v. Dr J. Heitzmann.

K. k. Hof u. Staatsdruckerei

Sitzungsb. d. k. Akad. d. W. math. naturw. Classe XCII. Bd. III. Abth. 1885.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Bilder stammen vom jüngsten der von mir untersuchten Embryonen.

Fig. 1. Wand der Vorderhirnblase.
*a* gegen den Ventrikel,
*b* gegen das Mesoderm gekehrte Fläche.

2. Rückenmark (Brustgegend).
*a* dorsalwärts,
*b* ventralwärts gelegene Seite.

3. Retina.
*a* gegen das Mesoderm,
*b* gegen den Augenmittelpunkt stehende Fläche des distalen Blattes.
*α* das proximale Blatt.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: 92_3

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: Über die Anordnung der Kerntheilungsfiguren im Gentrainervensystem und der Retina bei Natternembryonen. 356-375