

# S. Ramon y Cajals neuere Beiträge zur Histologie der Retina.

Von

Dr. R. GREEFF,

Dirigierender Arzt der Augenabtheilung in dem kgl. Charité-Krankenhaus zu Berlin.

(Mit 1 Tafel.)

In dem *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* von M. DUVAL<sup>1</sup> finden sich einige Aufsätze von dem bekannten spanischen Forscher R. Y CAJAL über den Bau der Retina, welche eine Fortsetzung seiner bedeutenden Erforschungen auf diesem Gebiete bilden, die er vor zwei Jahren in einer Monographie niedergelegt hat<sup>2</sup>. Es dürfte wohl der Mühe lohnen auch seine neuen sehr geistvollen Entdeckungen in deutscher Sprache wiederzugeben, wozu der Verfasser die Erlaubniss in lebenswürdiger Weise gegeben hat. Leider war es nicht möglich eine Uebersetzung in extenso zu bringen, und so habe ich mich denn bemüht in ausführlicher Weise das Wesentliche und für die Leser dieser Zeitschrift besonders Interessante wiederzugeben. Für eingehendere Studien muss auf das Original verwiesen werden, dem ausserdem vier Tafeln beigelegt sind.

---

<sup>1</sup> CAJAL: Nouvelles contributions à l'étude histologique de la retina. *Journal de l'Anat. et de la Phys.* Sept.—Oct. 1896.

<sup>2</sup> CAJAL: Die Retina der Wirbelthiere. Uebersetzt von A. GREEFF. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1894.

In vorliegender Arbeit finden sich neue Beobachtungen über folgende Gegenstände, welche die Befunde in der früheren Monographie ergänzen:

- I. Die Entwicklung einiger retinaler Zellen.
- II. Ueber besondere Zellen in der Retina der Vögel (Assoziations-Spongioblasten).
- III. Die zentrifugalen Fasern in der Retina der Vögel.
- IV. Ueber einige sternförmige Zellen in der Schicht der bipolaren Zellen.
- V. Ueber versprengte Spongioblasten.
- VI. Die Stäbchen und Zapfen der Vögel.
- VII. Ueber die Anastomosen der protoplasmatischen Verzweigungen.

---

## I. Die Entwicklung einiger retinaler Zellen.

A. Die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen. — Man betrachtet im Allgemeinen die Stäbchen und Zapfen als differenzirte epitheliale Zellen und nicht als nervöse Zellen. In der That scheinen eine ganze Anzahl von Charakteren sie von nervösen Zellen zu unterscheiden: das epitheloide Aussehen ihres Aussentheiles, ihre Lage als Begrenzungszellen in der Höhlung der primitiven Augenblase etc. — Um jedoch diese Frage zu entscheiden, musste man auf ihre Entwicklungsgeschichte eingehen und feststellen, ob die Stäbchen und Zapfen in irgend einem Stadium ihrer Entwicklung die Form der Neuroblasten annehmen, das heisst, ob ihr cellulifuger oder absteigender Fortsatz, der eine gewisse Analogie mit den Axenzylindern zeigt, sich zuerst ausbildet, oder ob die Sehzellen eine ganz besondere embryonale Morphologie besitzen.

Wenn man von dem extra-limitanten Theil der Stäbchen und Zapfen (Innen- und Aussenglieder) absieht, der bei vielen Säugthieren sich erst sehr spät entwickelt, so findet man in der Literatur sehr wenig über die morphologische Entwicklung dieser Zellen in den verschiedenen embryonalen Perioden; selbst die

jüngsten Forscher, wie z. B. MOLL,<sup>1</sup> dessen Untersuchungen sich auf die Embryonen von *Amblystoma* und *Necturus* erstrecken, beschäftigen sich mit diesem Punkt fast gar nicht. Vielleicht liegt dies an der grossen Schwierigkeit, die Körper der Sehzellen von denjenigen anderer Zellen zu unterscheiden, wenn man Schnitte mit Hämatoxilin, Karmin oder mit verschiedenen Anilinfarben färbt.

Bei der GOLGI'schen Methode, besonders wenn man die doppelte Imprägnation und die Aufrollung anwendet und geeignete Thiere auswählt, gelingt es oft die embryonalen Sehzellen darzustellen und zwar in allen ihren Entwicklungsphasen. Bisher erhielt R. Y CAJAL die besten Resultate bei dem Hund und der Katze, entweder dem Neugeborenen oder im Alter von wenigen Tagen. Das erste Bad zur Härtung muss zwei bis drei Tage dauern, je nach der Dicke des Blockes, der durch die Aufrollung der Retina entstanden ist; das zweite Bad nur einen Tag, um eine zu grosse Brüchigkeit zu vermeiden.

Die Untersuchung eines gut imprägnirten Schnittes, der z. B. aus der Retina der neugeborenen Katze stammt (s. Tafel I Fig. I d, e, g, f) zeigt in den äusseren zwei Drittel dieser Membran eine grosse Anzahl kleiner Zellen mit wenig Protoplasma, die einen unipolar, die anderen bipolar, aber alle parallel der Richtung der MÜLLER'schen Fasern. Wenn man solche Präparate von der Retina neugeborener Hunde oder Katzen, mit gleichen Präparaten von 8 Tage alten Thieren vergleicht, einer Zeit, in welcher die äusseren Körner schon vollständig gebildet sind, so bleibt kein Zweifel, dass die uni- oder bipolaren Zellen aus dem äusseren Theil der Retina mit den Körnern der Sehzellen identisch sind. Dieselbe vergleichende Studie ergiebt, dass die unipolaren Zellen die primordiales oder primitiven Formen sind, einmal, weil sie die einfachsten sind und dann weil sie sehr zahlreich in der embryonalen Retina sind und um so seltener werden, je älter das Thier ist. Schwierig ist es jedoch zu unterscheiden, welche Zellen unter den verschiedenen Formen, die man unter den embryonalen Sehzellen findet, den Zapfen und welche den Stäbchen entsprechen. Der extra-limitante Theil dieser Zellen kann nicht als Kriterium dienen, denn dieser fehlt zu dieser

---

<sup>1</sup> MOLL: Histogenesis of the Retina, *Journ. of Morphology*. Vol. VIII, Nr. 2, 1893.

Zeit noch vollständig. Desshalb hat R. Y CAJAL in seinen früheren Arbeiten diese Frage noch offen gelassen.

Neuere Untersuchungen haben ihn jetzt jedoch in den Stand gesetzt auf den ersten Blick in der embryonalen Periode einen Zapfen von einem Stäbchen zu unterscheiden. Der Körper eines Zapfens färbt sich nämlich, abgesehen von einer etwas beträchtlicheren Dicke, schwarz, wahrscheinlich in Folge dessen, dass der Kern von einer relativ dickeren Schicht von Protoplasma umgeben ist, während der Körper eines Stäbchens hell bleibt, röthlich oder kastanienbraun, da sein Kern nur von einer dünnen Hülle von Protoplasma eingehüllt ist. Dieser Unterschied wird sehr deutlich, wenn man etwas weiter entwickelte Retinae untersucht (Katze von 4 Tagen) und solche, welche in Bezug auf die Morphologie der äusseren Körner als vollständig oder fast ausgewachsen betrachtet werden können (Katze von 8 oder 10 Tagen). Es sei hier daran erinnert, dass übrigens die helle Färbung der Stäbchenkörner durch das Chromsilber nicht nur in der embryonalen Retina sich findet, sondern ebenso in der ausgewachsenen Retina fast aller Säugethiere und der Fische und Nachtvögel.

Auf Grund der angeführten Details kann man leicht die Entwicklung der Sehzellen in den verschiedenen Phasen verfolgen.

Folgende hauptsächlichste Phasen sind den Stäbchen und Zapfen gemein:

1. Das Keimstadium. — Es entspricht dem Stadium der Keimkörper von HIS und in diesem Stadium finden sich, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend die Mitosenformen, welche von den Autoren in dem äusseren Theil der embryonalen Retina beschrieben worden sind (proliferirende Zellen von KOGANEY und CHIEVITZ).

Die Form der Sehzellen ist in dieser Periode unregelmässig rundlich. Bei der neugeborenen Katze, dem Kaninchen und dem Hund scheinen diese Zellen alle schon das Keimstadium hinter sich zu haben, wenigstens ist es nicht mehr möglich Mitosen zu finden, wenn man mit Kernfärbungsmitteln gefärbt hat.

2. Das unipolare Stadium. — Die Zelle, welche zuerst in der Nachbarschaft der Membrana limitans externa gelegen ist, streckt sich aus und giebt damit den Anlass zur Entstehung eines langen Fusstückes, an dessen Ende sich der Zellkörper

aufgehängt findet, welcher so mehr oder weniger tief hinabsteigt, je nach dem Platz, den er im ausgewachsenen Zustand einnehmen soll. Der Körper hat eine ellipsoide Form, dessen grosse Axe vertikal steht. Das Fussstück oder der einzige Fortsatz geht nach der Peripherie zu und erreicht stets die Membrana limitans externa, mit welcher er innige Beziehungen zu haben scheint; er ist sehr zierlich und in seinem Verlauf etwas gewunden. Die Zapfen und die Stäbchen sehen gleich aus und haben dieselbe Lage; ihr einziger Unterschied besteht wie oben gesagt, darin, dass die embryonalen Zapfen eine grössere Masse von Protoplasma besitzen.

Das Vorkommen der Sehzellen ist nicht auf die Nachbarschaft der äusseren Grenzschrift begrenzt, es erstreckt sich bis in die Nähe der inneren plexiformen Schicht (Taf. I Fig. 1 *k*). Es ist deshalb unmöglich die beiden Körnerschichten zu unterscheiden. Man kann in der That von der inneren plexiformen Schicht bis zu der Membrana limitans externa in dieser Periode nur eine dichte Anhäufung von Körnern unterscheiden, aus denen sich später, ausser den Kernen der MÜLLER'schen Fasern und der Sehzellen die horizontalen Zellen und die bipolaren Zellen entwickeln.

3. Das bipolare Stadium. — Das untere Ende des Zapfens oder des Stäbchenkornes sondert einen absteigenden Fortsatz aus, der sehr fein ist, oft mit einem Kügelchen oder mit einer unregelmässigen membranösen Ausbreitung endet. Dieser Fortsatz endet nicht immer in derselben Höhe.

4. Das ausgewachsene Stadium. — Man studirt am besten die beschriebenen Formen in einem fast definitiven Stadium, wenn man die Retina der Katze oder des Hundes vom vierten Tage ab untersucht und besonders sein Augenmerk auf die Gegend an der Papille richtet, an der die Entwicklung rapider vor sich geht und weiter fortgeschritten ist.

Die äusseren Körner, welche mit ihrem Körper oder ihrem Fortsatz die Grenze der äusseren plexiformen Schicht überschritten hatten, ziehen sich zusammen und häufen sich ausserhalb dieser Linie an; zur selben Zeit beginnt sich eine fein granulirte unregelmässige und leicht gewellte Zone abzuzeichnen, in welcher die bipolaren Zellen ihre aufsteigenden Fortsätze vereinigen. Die absteigenden Fäden der Stäbchen und Zapfen behalten noch dieselbe Zartheit, aber sie endigen nicht mehr auf dieselbe

Weise. Derjenige des Stäbchens endet mit einem feinen Kügelchen, während derjenige des Zapfens als Endigung eine konische Verdickung hat, jedoch noch ohne basiläre Fortsätze. Diese Fortsätze bilden sich überaus spät, R. Y CAJAL hat sie noch in Netzhäuten von Katzen vom 10. oder 11. Tag vermisst.

Es findet sich in der embryonalen Entwicklung der Zapfen von Thieren vom 8. oder 10. Tag noch ein besonderes Detail. Die Körner der Zapfen liegen nicht der Membrana limitans hart an, wie dies in der Retina der Erwachsenen stets der Fall ist, sondern sie sind durch die ganze äussere Körnerschicht zerstreut. Später wird der absteigende Fortsatz der Zapfen kürzer und dicker (vielleicht ist die Verdickung eine Folge der Verkürzung) und der Kern gelangt so allmählich in seine definitive Lage.

Aus den eben geschriebenen Beobachtungen lassen sich zwei Schlüsse von einiger Bedeutung ziehen:

1. Die Zapfen und die Stäbchen sind besondere Zellen, die sich von den nervösen und von den Neurogliazellen unterscheiden, da sie einen besonderen Entwicklungsmodus besitzen. Wie nervöse Zellen passiren sie eine monopoläre Phase, aber im Gegensatz zu den Neuroblasten von HIS entwickelt sich zuerst der cellulipetale Fortsatz und nicht der cellulifuge.

2. Die Stäbchen und Zapfen, welche im ausgewachsenen Zustand so grosse Aehnlichkeiten besitzen, was ihre Morphologie und ihre Konnexionen betrifft, erleiden auch bei ihrer Entwicklung ähnliche Veränderungen. Es folgt daraus, dass man vom histogenetischen Standpunkt aus den Zapfen als ein höher entwickeltes Stäbchen betrachten könnte, bei welchem der absteigende Fortsatz sich durch Auftreten von basilären Fädchen vervollkommnet hat.

Bei den Stäbchen und den Zapfen ist die erste Phase oder das unipolare Stadium mit einem einzigen aufsteigenden oder cellulipetalen Fortsatz nur transitorisch. Das ist nicht immer der Fall bei neuro-epithelialen Zellen, zum Beispiel bei den Flimmer-Zellen des CORTI'schen Organes. Dort bleibt dieses Stadium definitiv. Wie bei den Zellen des Gehörorganes so existirt kein absteigender oder cellulifuger Fortsatz, der protoplasmatische Fortsatz selbst dieser Zellen scheint sich selbst in

Beziehung zu den nervösen Endverzweigungen eines sensoriiellen Neurons zweiter Ordnung zu setzen. In Bezug auf diesen Punkt würde es von Interesse sein festzustellen, welches der Entwicklungsmodus der bipolaren Zellen des Riechorgans und besonders der Zellen in den Geschmacksknospen ist. Diese letzteren müssen, mehr als wahrscheinlich, identisch sein, was ihre Morphologie anbelangt, mit den Zapfen und Stäbchen; sie müssen auch, wie diese Elemente, das unipolare Stadium durchlaufen, in dem sie einen zentralen Körper und einen peripherischen Fortsatz besitzen würden.

Wenn R. Y CAJAL'S Schlüsse sich bewahrheiten sollten, so würden wir in der zuerst entstehenden Entwicklung des cellulipetalen Fortsatzes ein sicheres Kriterium besitzen, um zu unterscheiden zwischen sensoriiellen neuro-epithelialen Zellen und nervösen zentralen Zellen.

Es würde daraus folgen, dass man im Nervensystem drei Klassen von Zellen, welche im Stande sind Nervenströme zu leiten, unterscheiden könnte:

1. Zellen, welche an erster Stelle ihren cellulipetalen Fortsatz bilden (Stäbchen und Zapfen, Geschmackszellen etc.);

2. Zellen, welche ihre Entwicklung mit der Aussendung eines cellulifugen Fortsatzes beginnen (die überwiegende Majorität der multipolaren Zellen der Zentren);

3. Zellen, welche zu gleicher Zeit den cellulipetalen und den cellulifugen Fortsatz zu bilden scheinen (bipolare Zellen der Retina, des CORTI'schen Organs etc.).

Man müsste eine Ausnahme machen für die Körner des Kleinhirns, welche, obgleich sie alle multipolare zentrale Zellen sind, das neuroblastische Stadium von HIS nicht durchlaufen, jedoch das der primitiven Bipolarität der sensitiven Zellen, wie die Arbeiten<sup>1</sup> von R. Y CAJAL und die Untersuchungen von LUGARO<sup>2</sup>, SCHAPER<sup>3</sup> und CALLEJA<sup>4</sup> gezeigt haben. Aber der Entwicklungsmodus der

---

<sup>1</sup> CAJAL, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux. Paris, 1894.

<sup>2</sup> LUGARO, Ueber die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde. *Anat. Anzeiger* Nr. 13, 1895.

<sup>3</sup> SCHAPER, Einige kritische Bemerkungen zu LUGARO'S Aufsatz im *Anat. Anzeiger* Nr. 13, 1895.

<sup>4</sup> CALLEJA, Histogenesis de los centros nervioses, these de Doctorat 1896.

Körner des Kleinhirns scheint zurückgeführt werden zu können auf den Entwicklungstypus der zweiten Gruppe, d. h. auf den der zentralen Zellen, welche fast alle ihre Entwicklung mit der Aussendung des cellulifugen Fortsatzes beginnen; dem kann hinzugefügt werden, dass der cellulifuge Fortsatz, der zuerst entsteht, nicht einfach und allein ist, wie bei der grössten Anzahl der zentralen Zellen, sondern doppelt als zwei nervöse Fortsätze; mit anderen Worten, bei den Körnern des Kleinhirns fängt die Entwicklung nicht mit dem Stamm des Axenzylinders an, sondern mit den Endzweigen und erst später entwickelt sich der Axenzylinder, der an seinem Ende die vorher gebildeten Endzweige trägt.

B. Die Entwicklung der horizontalen Zellen. — Alle Anstrengungen, das neuroblastische Stadium dieser Zellen zu sehen, sind vergeblich gewesen, denn sie färben sich mit Chromsilber nur in der Retina der neugeborenen Säugetiere, d. h. in einer Epoche, in der der Axenzylinder und die protoplasmatischen Fortsätze sich schon genügend gefärbt zeigen, wenn sie sich auch noch einen embryonalen Charakter bewahrt haben.

Die Imprägnationen bei den neugeborenen Säugethieren lassen sofort zwei Arten von horizontalen Zellen unterscheiden:

1. horizontale Zellen mit feinen Axenzylindern (sie entsprechen vielleicht unseren äusseren horizontalen Zellen);
2. horizontale Zellen mit dicken Axenzylindern (sie entsprechen wohl den grossen oder inneren horizontalen Zellen).

C. Bipolare Zellen. — Es ist R. y CAJAL nicht gelungen, die bipolaren Zellen bei dem Fötus der Ratte oder des Kaninchens zu färben, er kann desshalb die von diesen Zellen durchlaufenen primordialis Phasen nicht angeben und behaupten, wie es a priori wahrscheinlich ist, nach dem, was wir von der Entwicklung anderer sensitiver bipolarer Zellen wissen, dass die beiden Fortsätze, der aufsteigende und absteigende, sich gleichzeitig entwickeln.

Erst nach der Geburt imprägniren sich diese Zellen bei den Säugethieren, man sieht sie ziemlich häufig nach dem vierten Tag, besonders an den Stellen, wo die Retina schon etwas entwickelter ist, d. h. in der Nähe des Sehnerven. Man unterscheidet auf solchen Bildern sehr deutlich zwei Arten von Bipo-

laren (die einen für die Stäbchen, die anderen für die Zapfen bestimmt), welche ganz charakteristische Unterschiede zeigen, die in diesem Stadium vielleicht noch ausgeprägter erscheinen, als im ausgewachsenen Stadium.

Die für die Zapfen bestimmten Bipolaren sind kurz und erstrecken sich von der äusseren plexiformen Schicht bis in die innere. Der Zellkörper ist oblong und lässt einen braun gefärbten Kern sehen; der aufsteigende Fortsatz verzweigt sich in der äusseren plexiformen Schicht, wo er einen flachen Endbüschel bildet; der absteigende zerfällt in wechselnder Höhe in der inneren plexiformen Schicht in ein Endbäumchen. Letzteres ist je nach dem Entwicklungsgrad, den die Zelle erreicht hat, mehr oder weniger ausgebreitet. Bei einigen Zellen besteht es einfach aus zwei kurzen Aestchen mit kleinen Endknötchen; bei anderen ist es komplizirter und zeigt den Beginn einer Abflachung.

Die für die Stäbchen bestimmten Bipolaren sind im Allgemeinen ein wenig voluminöser und beträchtlich länger. Der aufsteigende Fortsatz ist dick, seine Konturen sind unregelmässig. Bei seiner Ankunft in der äusseren plexiformen Zone zerfällt er in zwei, drei oder mehr feine Fibrillen, die verschieden lang sind, nach oben aufsteigen und sehr varikös sind. Einige derselben erstrecken sich bis zwischen die Füsse der Stäbchen und endigen mit einem Kügelchen. Der absteigende Fortsatz ist ebenfalls sehr charakteristisch. Ebenso wie bei dem Erwachsenen, ist er etwas dicker als der der Zapfen-Bipolaren. Er endet nach dem Durchtritt durch die ganze innere plexiforme Schicht mit einem massiven, wenig verzweigten Fuss entweder auf dem Zellkörper einer Ganglienzelle oder auf dem Anfangsstück eines der grossen Protoplasmafortsätze dieser Zellen.

Es bestätigen also die embryonalen Untersuchungen vollkommen R. Y CAJAL'S Entdeckung, dass es zwei verschiedene Arten von Bipolaren giebt, solche, welche für die Zapfen bestimmt sind und solche, welche für die Stäbchen bestimmt sind. Zwischen diesen beiden Arten giebt es keine Uebergangsformen.

D. Ganglienzellen. — Sie differenzieren sich zuerst, wie schon eine grosse Anzahl Autoren hervorgehoben hat. Dieser schnellen Entwicklung verdankt in einer schon sehr frühzeitigen

Epoche die innere plexiforme Schicht und die Nervenfaserschicht ihre Bildung. Die Ganglienzellen sind ebenfalls wegen ihrer frühzeitigen Bildung am leichtesten zu färben. In mancher Schicht aus der Retina der neugeborenen Katze und des Hundes imprägnirten sich fast nur diese Zellen und die MÜLLER'schen Fasern. Dasselbe findet sich, wenn man mit Methylenblau nach EHRLICH färbt. Die Ganglienzellen sieht man sich zuerst färben und man findet sie schon bei neugeborenen Hunden und Katzen. Der riesige Typus ist bei Neugeborenen am weitesten ausgebildet und nimmt die Farben am gierigsten auf. Die Fortsätze der riesigen Ganglienzellen, zwei oder mehr an der Zahl, sind dick; sie ziehen seitlich, indem sie stark divergiren und dringen alsbald in die innere plexiforme Schicht ein, deren ganze Dicke sie mit ihren Zweigen durchziehen. Die Zweige, welche den Plexus ausmachen, an dessen Bildung die Amacrinen Theil nehmen, sind sehr lang, ziehen mehr oder weniger horizontal und endigen nach mehrfachen Theilungen frei.

Erst spät bilden sich die Etagen oder parallelen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht; sie erscheinen bei der Katze am achten oder zehnten Tag, zur selben Zeit, in der man die kleinen Ganglienzellen und die Amacrinen sich bilden sieht. Neben den Ganglienzellen, welche ihren funktionirenden Fortsatz in die Nervenfaserschicht aussenden, sieht man in derselben Schicht andere Zellen, an denen man niemals eine Spur eines funktionirenden Fortsatzes entdeckt. Man mag diese Zellen wegen ihrer Lage und ihrer Eigenthümlichkeiten untere amacrine oder versprengte Zellen nennen (siehe Abschnitt V).

E. Epitheliale Zellen. — R. Y CAJAL kann nichts wesentlich Neues über diese Zellen dem, was er in seinen vorigen Arbeiten ausgesagt hat, hinzufügen. Es bestätigt sich, dass die lamellosen und fädchenförmigen seitlichen Fortsätze sich nicht später als die Nervenzellen bilden. So sieht man, wenn man zum Beispiel die Retina der neugeborenen Katze ansieht, eine grosse Anzahl Ganglienzellen, Spongioblasten und Stäbchen differenzirt und in besonderen Schichten geordnet, während man an den MÜLLER'schen Fasern kaum eine Spur von Fortsätzen, die sich zwischen die nervösen Elemente schieben, wahrnimmt. Das scheint zu beweisen, dass das Epithel nicht nothwendiger-

weise die Entwicklung der Nervenzellen zu dirigiren braucht, wie es HIS will.

Noch ein wichtiges Detail hat R. Y CAJAL aufgefunden. Wenn man die epithelialen Zellen in einer genügend embryonalen Retina untersucht, wie z. B. die der neugeborenen Katze, so sieht man zwei Arten von epithelialen Zellen: 1) die einen, die am zahlreichsten sind, besitzen einen Kern in wechselnder Höhe in der Retina, doch meist in der mittleren Region; 2) die anderen, seltneren und etwas voluminöseren besitzen einen dicken Kern, der hart an der Membrana limitans externa liegt. Dieser Kern der zweiten Art ist nun oftmals doppelt vorhanden. Diese beiden Kerne liegen entweder neben- oder hintereinander, der Länge einer Faser folgend. Man muss die Fasern mit doppeltem Kern als embryonale Zellen im Proliferationsstadium betrachten. Ihnen muss man die Vermehrung der epithelialen Zellen zuschreiben.

---

## II. Ueber besondere Zellen in der Retina der Vögel.

(Assoziations-Spongioblasten, horizontale Spongioblasten.)

Neue Untersuchungen über die Retina der Sperlinge, bei denen dieses Organ überhaupt die höchste Vollendung erreicht zu haben scheint, haben R. Y CAJAL zur Entdeckung ganz besonderer Elemente geführt, welche ganz und gar den GOLGI'schen Zellen oder den Zellen mit kurzem Axenzylinderfortsatz gleichen. Der Kürze halber will er sie horizontale Spongioblasten nennen; dieser Name präjudicirt nichts über ihre physiologische Bedeutung (Taf. I. Fig. 2, *a*, *b*, *c*).

Es handelt sich um ziemlich grosse, birnförmige Zellen, welche in der Schicht der Spongioblasten liegen und zwar gewöhnlich in der äussersten Parthie derselben. Sie besitzen einen einzigen Fortsatz, der sehr kräftig ist und nach unten (innen) absteigt. Sobald er die darunter liegende Schicht erreicht, zerfällt er in einen Strauss von kurzen, massiven varikösen Zweigen. Dieser Strauss, welcher niemals über die erste Etage (Unterschicht) der inneren plexiformen Schicht hinausreicht, ist manch-

mal so rudimentär, dass er aus nur zwei oder mehreren Sprossen besteht, die aus dem Endtheil des Stammes heraustreten.

Ausser diesen Aestchen, welche man als atrophische Protoplasmafortsätze betrachten könnte, besitzen diese Zellen noch einen kräftigen Fortsatz von grosser Länge, den man auf Grund seiner Eigenschaften als Axenzylinderfortsatz betrachten kann.

Dieser Nervenfortsatz entspringt an einer Seite der protoplasmatischen Verzweigung und oft hat er in Folge seiner Mächtigkeit den Anschein, als ob es sich einfach um eine Biegung des absteigenden Stammes handele. Er wendet sich scharf um, um dann in horizontaler Richtung an der äusseren Grenze der äusseren plexiformen Schicht d. h. an der ersten Etage oder Unterschicht derselben entlang zu laufen. Schliesslich löst er sich in eine reiche, elegante Endverzweigung auf, deren Zweige so dicht liegen und so varikös sind, dass das Ganze auf den ersten Blick nur als ein Niederschlag von Chromsilber imponirt.

Eine Betrachtung dieser Verzweigung auf Flachschnitten durch die Retina mit starker Vergrösserung lässt auf das deutlichste ihre Beschaffenheit und Ausdehnung erkennen. Man sieht dass sie in der plexiformen Schicht einen grossen Raum einnimmt, und dass in kleinen Zwischenräumen, welche sie hier lässt, die absteigenden Stämme der gewöhnlichen Spongioblasten oder amacrinen Zellen liegen. Solche Flachschnitte beweisen ferner, dass die Ausbreitung der Endfortsätze nach allen Richtungen geschieht, dass sie oft enorm weite Strecken durchlaufen, dass ihre Endigungen jedoch stets wieder in die erste oder äussere Etage oder Nebenschicht der plexiformen Schicht sich zurückwenden, um hier frei aufzuhören.

Aus manchen besonders gut gelungenen Präparaten geht hervor, dass diese Fasern offenbar sehr zahlreich sind, und dass ihre Verzweigungen einen flachen kontinuierlichen Plexus bilden, der in der äussersten Zone der äusseren plexiformen Schicht gelegen ist. Nicht selten beobachtet man, dass die Fasern ihre Richtung wechseln, selbst im rechten Winkel umbiegen und zwar entweder mehr an ihrem Ursprung oder mehr an ihrem Ende vor ihrer Endverzweigung.

Welche Bedeutung mag diesen merkwürdigen Zellen zukommen? Wenn man ihre Gestalt und ihre Lage berücksichtigt, so könnte man sie mit den Spongioblasten identifizieren. Jedoch bieten die Zellen durch das Vorhandensein eines Nervenfort-

satzes, der sich in einer so ausgedehnten Endverzweigung auflöst und ausserdem durch ihre aus kurzen rudimentären Zweigen bestehende Protoplasmaverzweigung ein besonderes Aussehen dar, welches uns zwingt sie als eine besondere Kategorie von retinalen Zellen zu betrachten. Ausserdem lässt sich leicht erkennen, dass diese Zellen durch ihren langen horizontalen Fortsatz sehr den horizontalen Zellen der äusseren plexiformen Schicht gleichen, bei denen R. Y CAJAL ebenfalls einen langen horizontal verlaufenden Axenzylinderfortsatz, der in eine flache Endverzweigung zerfällt, nachweisen konnte, was von DOGIEL und KALLIUS bestätigt wurde.

Es ist der Schluss zulässig, dass ihre funktionelle Bedeutung darin besteht, Assoziationen zwischen entfernt liegenden Spongioblasten herzustellen. Eine Thatsache spricht zu Gunsten dieser Ansicht, nämlich die, dass die Endverzweigungen der Axenzylinder dieser Zellen sich ausschliesslich in der äussersten Zone der inneren plexiformen Schicht ausbreiten, einer Gegend in der sie nothgedrungen in Kontakt treten müssen mit den absteigenden Stämmen einer grossen Anzahl von Spongioblasten, bevor diese ihre Endverzweigungen bilden.

Es lässt sich schliesslich behaupten, dass diese Zellen sich nicht ausschliesslich bei den Vögeln finden, sondern, dass sie auch bei anderen Wirbelthieren vorkommen. R. Y CAJAL hat schon vor langer Zeit bei den Reptilien und gewissen Säugethieren solche flache Verzweigungen, die in der äusseren Parthie der molekulären Schicht liegen, beobachtet, da es ihm jedoch damals nicht gelang ihre Ursprungszelle darzustellen, so sah er diese Verzweigungen als besondere protoplasmatische Endverzweigungen von Zellen der Ganglienzellenschicht an.

Neuerdings hat er diese Zellen auch bei dem Huhn und der Taube darstellen können. Jedoch sieht man bei diesen Thieren den langen Axenzylinder und seine freie Endverzweigung, die weniger dicht und ausgedehnter ist als bei den Sperlingen, allein gefärbt.

Dieser horizontale funktionirende Fortsatz ist manchmal so lang, dass er in einzelnen Fällen über mehr als 1 Millimeter Ausdehnung verfolgt werden konnte, ohne dass er in diesem Verlauf eine einzige Kollaterale ausgesendet hätte.

Auf genau senkrechten Schnitten kann man die Endverzweigungen sehr schlecht studiren, da sie nur einen horizon-

talen stark granulirten Zug darstellen. Diese Axenzylinder färben sich auch nach der EHRlich'schen Methode, jedoch sehr selten, im übrigen zeigt sich der Verlauf derselben völlig übereinstimmend nach der GOLGI'schen wie nach der EHRlich'schen Methode. Die Ursprungszellen oder die Spongioblasten färbt das Methylenblau sehr unvollkommen. Vermittelst der EHRlich'schen Methode lassen sich noch zwei wichtige Thatsachen feststellen:

1. Dass die horizontalen oder Assoziations-Spongioblasten sehr zahlreich sind;

2. dass sich höchst wahrscheinlich um diese Zellen herum die nervösen Aeste der zentrifugalen Fasern ausbreiten. Im nächsten Abschnitt werden wir uns mit diesem Punkt noch beschäftigen.

Ausser den Assoziations-Spongioblasten ist es R. Y CAJAL gelungen neuerdings noch einige besondere Zellformen in der Retina der Sperlingsarten zu entdecken. Unter solchen sind zu erwähnen zwei- und dreischichtige Amacrinen (A., deren Fortsätze in zwei oder drei übereinander liegenden Etagen Endbäumchen bilden), welche bei dem Sperling, dem Buchfink und dem Huhn sehr häufig sind. In der Retina der Reptilien, des Huhns und der Ente allein hat R. Y CAJAL eine sehr merkwürdige Zelle gefunden. Es ist das eine amacrine Zelle von riesigem Leib, einschichtig sich verzweigend mit sehr langen horizontalen Fortsätzen, welche anfangs dick sind, dann schnell sich verjüngen, feiner werden und schliesslich ganz wie Axenzylinder aussehen. Sie sind so lang, dass niemals ihr Ende gefunden werden konnte.

Es kommen bei den Vögeln zwei Arten von horizontalen Zellen vor:

1. ein flacher Typus mit kurzen aufsteigenden protoplasmatischen Verzweigungen und einem langen, in seinem Verlauf sich nicht theilenden Axenzylinder;

2. ein Typus von kleineren dreieckigen oder sternförmigen Zellen, mit protoplasmatischen, horizontalen, sehr langen Fortsätzen und vielleicht einem Axenzylinder der die Charaktere der bei den Säugethieren als äussere oder kleine horizontale beschriebenen Zellen hat.

---

### III. Die centrifugalen Fasern in der Retina der Vögel.

Die Retina der Vögel giebt das beste Material ab zum Studium der zentrifugalen Fasern. Man kann so die beiden Methoden von GOLGI und von EHRLICH am besten vergleichen; denn wenn die GOLGI'sche Methode die besten Resultate von diesen Fasern aus den kleinen Netzhäuten des Finken, Spatzen etc. giebt, so erhält man bei der EHRLICH'schen Methode schönere Bilder, wenn man dickere Netzhäute benutzt, wie schon DOGIEL erwähnt hat, der hauptsächlich an der Netzhaut der Taube gearbeitet hat.

Die zentrifugalen Fasern der Retina, deren Existenz von MONAKOW<sup>1</sup> aus pathologisch-anatomischem Studium schon gefolgert wurde, welche darauf MARTIN<sup>2</sup> aus embryonalen Studien vermuthete, sind von R. Y CAJAL zuerst im Jahre 1888 nachgewiesen worden.<sup>3</sup> In seinen ersten Arbeiten beschrieb er sie als dicke Fasern, welche im Nervus opticus den übrigen Sehnervenfasern untermengt sind, darauf trennen sie sich in der Nervenfaserschicht der Retina von den übrigen Fasern und dringen in schräger oder senkrechter Richtung in die innere plexiforme Schicht ein und lösen sich zwischen den Spongioblasten in eine kleine Anzahl von kurzen Zweigen auf, welche mit einer voluminösen Varikosität endigen.

R. Y CAJAL nahm als wahrscheinliche Hypothese an, um die Bedeutung dieser Fasern zu erklären, dass das Gehirn durch sie eine besondere Aktion auf die Spongioblasten der Retina auszuüben im Stande wäre.

In einer Arbeit über die Struktur der Nervenzellen und die Eigenschaften und Verbindungen ihrer Axenzylinder in der Retina bestritt DOGIEL energisch das Vorkommen von zentrifugalen Axenzylindern. Er erklärte, dass die von R. Y CAJAL beschriebenen Fasern nichts anderes seien als die Axenzylinder bestimmter nervöser Zellen, welche von ihm im Jahre 1888 in der Schicht der inneren Körner entdeckt wurden. Diese be-

---

<sup>1</sup> MONAKOW: *Archiv f. Psychiatrie*, Bd. XX.

<sup>2</sup> MARTIN: *Zeitschrift f. vergleich. Augenheilkunde*, Bd. VII.

<sup>3</sup> CAJAL: *Estructura de la retina de las aves. Revista trim. de Histologia norm y path.* Agosto 1888, *Anat. Anzeiger* 1889, Nr. 4.

sonderen Zellen sollten nach DOGIEL protoplasmatische Fortsätze aussenden, welche einen funktionirenden Fortsatz erzeugten, der die innere plexiforme Schicht (die von R. Y CAJAL beschriebenen Fasern) nach der Schicht der Sehnervenfasern zieht. Ausserdem entstände jeder dieser Axenzylinder nicht aus feinen Spongioblasten, sondern durch die Vereinigung der protoplasmatischen Fortsätze aus mehreren. Das hiesse also wieder die alte längst verlassene GERLACH'sche Hypothese von den interstitiellen protoplasmatischen Netzen hervorholen.

R. Y CAJAL hat sich in Zusätzen zu der deutschen Uebersetzung seiner Arbeit „Die Retina der Wirbelthiere“ gegen die DOGIEL'sche Ansicht gewandt und konnte nachweisen, dass man sowohl bei Anwendung des Chromsilbers, als des Methylenblaus die zentrifugalen Fasern frei endigen sieht mit varikösen Verzweigungen zwischen den amacrinen Zellen. Er fügte hinzu, dass diese Verzweigungen zuweilen zu der Entstehung vollständiger Nester Anlass gehen, in denen die Spongioblasten liegen, ähnlich wie Endkörnchen die PURKINJE'schen Zellen im Kleinhirn umgeben. Ferner konnte er vermittels der EHRlich'schen Methode sehen, dass, entgegengesetzt der Ansicht von DOGIEL, einige der dicken Endzweige aufsteigen, das pericelluläre Nest verlassen und mit einer Varikosität an der oberen Grenze der Schicht der Spongioblasten frei endigen.

In einer späteren Arbeit giebt DOGIEL<sup>1</sup> das Vorkommen der von mir beschriebenen zentrifugalen Fasern zu. Er beschreibt deren nicht eine Art, sondern zwei. 1) Die erste Art ist die von R. Y CAJAL entdeckte; sie charakterisirt sich dadurch, dass die Fasern bei ihrem Durchtritt durch die innere plexiforme Schicht sich nicht theilen und dass sie an ihrem Ende eine Verzweigung produziren, die um bestimmte amacrine Zellen herum gelegen ist. 2) Die zweite Art dieser Fasern würde allein von DOGIEL entdeckt sein; sie sollen oft bei ihrem vertikalen Aufstieg bifurkirt sein, während ihrem Durchtritte durch die innere plexiforme Schicht Kollateralen aussenden und mit einer flachen dichten und varikösen nervösen Verzweigung endigen, welche unterhalb der Schicht der amacrinen Zellen gelegen sei, zwischen ihr und

---

<sup>1</sup> DOGIEL: Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Vogelretina. *Anat. Anzeiger* 1895, Nr. 23.

der inneren molekulären Schicht. Die Zahl der Fasern dieser Art sei so gross, dass sie unterhalb der inneren plexiformen Schicht einen Plexus bildeten, welchem DOGIEL den Namen des Plexus der zentrifugalen Fasern giebt.

Diese Arbeit DOGIEL's bedeutet einen Abschnitt, einen Schritt nach der Kontakttheorie hin, die R. Y CAJAL im Verein mit vielen Gelehrten seit Jahren verfochten hat. Zum erstenmal erscheinen hier in den Arbeiten DOGIEL's die Ausdrücke wie nervöse pericelluläre Endigung, freie Endigung etc. Wir können uns zu diesem Wechsel beglückwünschen, der vielleicht zu einer Einigung der Vertreter der Netztheorie und der Kontakttheorie führt.

Neuerdings ist es R. Y CAJAL gelungen, nach sorgfältigen Färbungen mit Methylenblau seine früheren Behauptungen vollständig aufrecht zu erhalten und da man nach der BETHE'schen Fixierung feine Schnitte anlegen kann, noch eine Anzahl neuer interessanter Details hinzuzufügen.

Wenn man sorgfältig die variköse Endverzweigung der zentrifugalen Fasern der Taube betrachtet, so bemerkt man, dass sie aus drei zusammenhängenden, aber verschiedene Verbindungen eingehenden Theilen besteht:

1. Das pericelluläre Nest.
2. Die unteren oder basilären Zweige.
3. Die aufsteigenden Fasern.

ad 1. Das pericelluläre Nest stellt den Haupttheil der Verzweigung dar. Es besteht aus 2, 3 oder mehreren varikösen Zweigen, die in mehr oder weniger vertikaler Richtung verlaufen, sich zuweilen in ihrem Verlauf dichotomisch theilen und sich eng der Oberfläche der Spongioblasten anschmiegen (Taf. I Fig. 3, 4 u. 5).

Diese Zweige endigen mit einer spindelförmigen oder ellipsoiden Anschwellung, die vollständig frei aufhört, aber im Kontakt mit dem Protoplasma der Zelle steht, wie man mit den stärksten Vergrösserungen (Apochromaten von ZEISS) auf das deutlichste sehen kann. Zuweilen besteht das ganze Nest nur aus zwei ungetheilten Zweigen, welche in vertikaler Richtung an dem Stamm einer Spongioblaste entlang laufen. Solche rudimentäre Nester finden sich zum Beispiel häufig bei dem Huhn und dem Sperling.

ad 2. Die unteren oder basilären Zweige sind oft kurze Kollateralen, welche von der zentrifugalen Faser ausgehen, ehe sie das Endnest bilden. In anderen Fällen sind es Zweige,

welche von dem Nest selbst ausgehen, sich jedoch vor demselben trennen, indem sie mit ihm einen Winkel bilden und in einer gemessenen Entfernung von der Spongioblaste, der die Hauptverzweigung empfängt, aufsteigt. In jedem Falle endigen diese Zweige frei zwischen den benachbarten Spongioblasten, wie man aus Figur 4 u. 5. auf Tafel I ersehen kann.

ad 3. Die aufsteigenden oder langen Fasern endlich sind für gewöhnlich nur einmal, selten als zwei oder drei vorhanden; gewöhnlich entspringen sie aus dem Netz selbst, welches sie im Niveau der Spongioblaste verlassen und sie erheben sich bis zur oberen Grenze der Schicht der amacrinen Zellen, um hier mit einer Varikosität oder mit einer Bifurkation zu endigen (Taf. I Fig. 5, *r*). Diese Fasern fehlen gewöhnlich bei den Sperlings- und Hühnerarten.

Eine genaue Betrachtung der Endverzweigung der zentrifugalen Fasern lehrt also auf das Unzweifelhafteste, dass die Endzweige nicht nur ein Nest um die Zellen bilden, sondern dass sie sich auch durch ihre basilären Fasern in Beziehung setzen zu anderen Spongioblasten, durch ihre aufsteigenden kurzen, oder ihre aufsteigenden langen Fasern.

Die Thatsache, welche R. Y CAJAL schon in früheren Publikationen ausgesprochen hat, dass die Zweige der zentrifugalen Fasern sich ausschliesslich in der Schicht der Spongioblasten verzweigen, ohne dass man sie jemals in die Schicht der bipolaren Zellen hinüberreichen sieht, giebt für eine von ihm früher schon ausgesprochene Ansicht eine Stütze ab. Er glaubt, dass in der That die Spongioblasten ein wichtiges Glied in einer leitenden Kette bilden. Die Spongioblasten leiten den durch die zentrifugalen Fasern erhaltenen Reiz vom Gehirn aus weiter auf die Verbindung, welche zwischen den protoplasmatischen Verzweigungen der Ganglienzellen und dem absteigenden Büschel der bipolaren Zellen.

Welches sind nun die besonderen Zellen, um die herum die Endverzweigung der zentrifugalen Fasern hauptsächlich sich ansetzt? DOGIEL vermuthet in seiner letzten Arbeit über die Retina der Vögel, dass die eingeschlossenen Zellen keine Zellen mit langem Axenzylinderfortsatz (seine Ganglienzellen der inneren Körner) sind, sondern eine Art Amacrine, dessen absteigende

Fortsätze sich in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht ausbreiten.

Wenn man eine grosse Anzahl von Präparaten aus der Retina der Vögel, die nach der EHRlich'schen Methode gefärbt sind, betrachtet, so lassen sich vier verschiedene Bilder von zentrifugalen Fasern unterscheiden.

1. In einer grossen Anzahl von Schnitten färben sich die Fasern und ihre Verzweigungen isolirt, das heisst die Spongioblasten, mit denen sie in Beziehung stehen, haben sich nicht gefärbt. An solchen Präparaten kann man natürlich am besten die Art der Endverzweigung studiren. Diese Unabhängigkeit der Färbung der zwei Arten von Zellen beweist auch am besten die morphologische Unabhängigkeit der eingeschlossenen Zellen von den zentrifugalen Fasern.

2. In einigen Fällen färben sich die Verzweigungen zugleich mit den Spongioblasten, welche sie umgeben, und zwar mit derselben Intensität. Dieses giebt den merkwürdigen Anblick, als wenn Anostomosen zwischen den protoplasmatischen Fortsätzen und den nervösen Verzweigungen beständen, was selbst so ausgezeichnete Forscher wie DOGIEL irregeleitet hat.

3. In den meisten Fällen färben sich die zentrifugalen Fasern intensiv und die eingeschlossenen Spongioblasten schwach blau. Wenn man solche Bilder mit schwacher Vergrösserung ansieht, so kann man noch an Anastomosen glauben, aber mit einer homogenen Immersion lässt sich auf das klarste die Unabhängigkeit der beiden Gebilde, die sich berühren, nachweisen.

4. In einer grossen Anzahl von Präparaten glückt es endlich, aber immer nur ganz blass, die Spongioblasten allein zu färben. Man überzeugt sich dann, dass es sich um längliche, kleine, euterförmige Zellen handelt, deren langes Fussstück mit der Berührung der inneren plexiformen Zone aufhört (Taf. I Fig. 3, *l*). Dieser Theil der Zelle erscheint immer sehr blass, doch mit dem Apochromaten kann man stets zwei wichtige Faktoren hier feststellen:

1. Erstens überzeugt man sich, dass niemals ein Zweig, der für die verschiedenen Etagen der inneren plexiformen Schicht bestimmt ist, von dem Fuss dieser Spongioblaste ausgeht. Daraus kann man schliessen, dass es sich niemals um diffuse oder Schichtenspongioblasten handelt oder um die DOGIEL'schen Zellen.

2. Ferner sieht man hier und da von dem Fuss des einge-

schlossenen Zellkörpers einen oder mehrere kurze, knotige Fortsätze und eine horizontale lange Faser ausgehen, welche letztere ein echter Axenzylinder zu sein scheint (Taf. I Fig. 6, e). Wenn man diese eigenthümlichen Zellen mit den Assoziations-Spongioblasten vergleicht, welche R. Y CAJAL in der Retina der Vögel entdeckt hat, so verschwinden alle Zweifel.

Es setzt sich also das pericelluläre Nest, welches von den Verzweigungen der zentrifugalen Fasern gebildet wird, in Beziehung zu dem Körper und dem absteigenden Stamm der horizontalen oder Assoziations-Spongioblasten. Die übrigen Zweige, welche aus dieser Vereinigung hervorgehen, sind für die gewöhnlichen Spongioblasten bestimmt.

DOGIEL hat schon hervorgehoben, dass eine zentrifugale Faser zwei Nester bauen kann, demnach also in Beziehung zu zwei der besonderen amacrinen Zellen treten kann. In solchem Falle liegen die Assoziations-Spongioblasten, welche in Beziehung zu denselben Nervenfasern treten, gewöhnlich nahe beieinander.

Kommen die zentrifugalen Fasern in der ganzen Retina oder nur in bestimmten Regionen vor? R. Y CAJAL kann, gestützt auf seine Imprägnationen nach der GOLGI'schen Methode bei den Sperlingen behaupten, dass diese Fasern in der ganzen Ausdehnung der Retina verbreitet sind, und dass sie in der Peripherie und am Rande der Faser nicht nur nicht fehlen, sondern sogar hier recht zahlreich sind. Auch in den Parthieen, in denen die Retina an Dicke zunimmt, sind die Assoziations-Spongioblasten und ihre nervösen Endverzweigungen sehr lang und sehr zahlreich.

Nach den Beschreibungen von DOGIEL soll eine Myelinscheide mit RANVIER'schen Einschnürungen diese und eine grosse Anzahl von anderen Fasern in der Retina umgeben. R. Y CAJAL kann diesen Befund nicht bestätigen. Weder mit Osmium noch mit der WEIGERT-PAL'schen Methode konnte er in der Retina der Vögel in der Höhe der inneren plexiformen Schicht oder den Spongioblasten die kleinste Spur einer Myelinscheide entdecken. Auch sieht man bei den stärksten Vergrösserungen mit dem Apochromaten in den Präparaten nach EHRLICH nicht die geringste doppelte Kontur an diesen Fasern.

Da uns so die innigen Beziehungen zwischen den Assoziations-Spongioblasten und den zentrifugalen Fasern bekannt sind,

warf sich die Frage auf, welche Rolle die Assoziations-Spongiblasten spielen. Die Beantwortung einer Frage dieser Art ist bei dem jetzigen Stand unserer Wissenschaft noch recht schwierig, um so mehr, als wir die physiologische Bedeutung sowohl der gewöhnlichen Spongiblasten als der zentrifugalen Fasern nicht kennen. Jedenfalls scheint eine Thatsache, welche allerdings keineswegs das Wesentliche der Funktion, sondern nur eine Form erklärt, aus Obigem hervorzugehen: dass durch die Vermittelung der Assoziations-Spongiblasten (deren Endverzweigung eine grosse Anzahl von gewöhnlichen Spongiblasten durch Kontakt an ihrem Fussende verbindet) die zentrifugalen Fasern ihren Reiz auf beträchtliche Gruppen von weit auseinanderliegenden gewöhnlichen Spongiblasten übermitteln.

Wie steht es nun mit der zweiten Art der neuerdings von DOGIEL beschriebenen zentrifugalen Fasern? R. Y CAJAL'S Beobachtungen sind in dieser Hinsicht nicht beweisend. Man findet in der That manchmal in der Retina der Taube etwas feinere Fasern, als die gewöhnlichen zentrifugalen, welche das Eigenthümliche haben, dass sie sich bei ihrem Durchgang durch die innere plexiforme Schicht im rechten Winkel theilen (Taf. I Fig. 3, g). Aber es schien, als wenn sie nach ihrer Ankunft unter den amacrinen Zellen sich ebenso verhielten wie die anderen. Ausserdem hat R. Y CAJAL diese bifurkirten Fasern weder bei dem Sperling noch bei dem Huhn noch bei der Ente getroffen. Die Beschreibung von DOGIEL kann R. Y CAJAL Zweifel nicht heben; denn in seiner ersten Arbeit<sup>1</sup> beschreibt DOGIEL die Endverzweigung der Fasern als bestehend aus kurzen knotigen Zweigen, welche zwischen sich kleine schmale Stellen lassen; in seiner letzten Publikation<sup>2</sup> stellt er sie dar bestehend aus langen dichotomisch getheilten Zweigen, welche längs und über den protoplasmatischen Fortsätzen besonderer Spongiblasten endigen.

Sollten diese zentrifugalen Fasern der zweiten Art vielleicht zufällig die Enden der Axenzylinder R. Y CAJAL'S Assoziations-Spongiblasten sein und sollte DOGIEL der Zusammenhang mit den Assoziations-Spongiblasten entgangen sein? Anfangs war R. Y CAJAL dieser Ansicht, aber auf Grund der letzteren Beschreibung von DOGIEL ist er davon abgekommen. Es bedarf hier jedenfalls neuer Untersuchungen.

---

<sup>1</sup> DOGIEL: Die Retina der Vögel, *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. XLIV, 1894.

<sup>2</sup> DOGIEL: *Anat. Anzeiger*, 1895.

#### IV. Ueber sternförmige Zellen in der Schicht der bipolaren Zellen bei den Vögeln.

In seiner Arbeit „Die Retina der Wirbelthiere“ hat R. Y CAJAL bei Beschreibung der inneren Körner der Fische einzelne kleine sternförmige Zellen mit mehreren Fortsätzen erwähnt, wovon die einen aufsteigen und sich in der äusseren molekulären Schicht verzweigen, die anderen absteigen und sich in der inneren molekulären Schicht ausbreiten. Bei den anderen Wirbelthieren hatte er niemals etwas Aehnliches gesehen oder die Zellen zeigten sich bei ihnen zu undeutlich gefärbt.

Neuerdings ist es ihm nun gelungen, in der Retina des Sperlings mehrere Exemplare dieser Zellen zu färben, deren Sitz in wechselnder Höhe in der Schicht der bipolaren Zellen liegt. Ihre Form ist abwechselnd, bald spindelförmig, bald dreieckig, oder sternförmig. Aus dem Gipfel oder den Seiten des Körpers gehen ein, zwei oder drei Zweige ab, welche sich in ihrem Verlauf vielfach theilen und nach der äusseren plexiformen Schicht aufsteigen, wo sie unterhalb der Füsse der Stäbchen und Zapfen und manchmal zwischen ihnen endigen. Die absteigenden Fortsätze, verschieden an der Zahl, gehen manchmal zuerst in horizontaler Richtung, um sich dann erst nach unten zu wenden. Sie verzweigen sich in mannigfacher Weise zwischen den Körpern der bipolaren Zellen und endigen, indem sie sich mit kurzen Zweigen an die Oberfläche der Bipolaren ansetzen. Einige derselben steigen bis zu den Grenzen der bipolaren Zellen hinab und zuweilen noch tiefer. Doch niemals konnte R. Y CAJAL solche Zweige bis in die innere plexiforme Schicht verfolgen.

Die Bedeutung dieser merkwürdigen Zellen ist ihm noch nicht klar und es bedarf noch weiterer Studien, ehe man sich über ihre physiologische Rolle äussern darf.

---

#### V. Ueber versprengte Spongioblasten.

Unter den Zellen der Ganglienzellschicht, die sich niemals vollständig nach der EHRLICH'schen Methode färben, dagegen sich konstant nach GOLGI imprägniren, finden sich einige kleine, euterförmige Zellen, deren aufsteigender Fortsatz sich in einer

der unteren Etagen der inneren plexiformen Schicht in eine prächtige, flache Verzweigung mit feinen Zweigen auflöst, die so varikös und dicht ist, dass der dadurch gebildete Plexus vielleicht der feinste und dichteste in allen nervösen Organen ist (Taf. I Fig. 2; *j, j*).

Bei früheren Untersuchungen war R. Y CAJAL schon aufgefallen, dass sich der Axenzylinder dieser Zellen so äusserst selten färbte. Er schrieb diesen Umstand zuerst einer zu starken Härtung zu. Aber je mehr Präparate er machte, um so zweifelhafter wurde er. Er hat es deshalb unternommen, die kleine Anzahl von Zellen dieser Art zu untersuchen, bei denen sich ein absteigender Fortsatz zeigte, und da ergab sich denn ein Irrthum, denn immer waren zugleich mit solchen Zellen die epithelialen Zellen imprägnirt. Dagegen fand sich bei rein imprägnirten und isolirt gefärbten Zellen, dass niemals ein absteigender Fortsatz vorhanden war. Bei fortgesetzten Studien in der Retina der Taube und des Huhns, besonders bei Anwendung des Aufrollens, wobei unregelmässige Niederschläge vermieden werden, hat er dann diese Zellen sehr häufig gesehen und sich überzeugt, dass niemals bei denselben ein Axenzylinder vorkommt. Dagegen fanden sich bei allen mittleren und grossen Ganglienzellen dieser Schicht in diesen Netzhäuten sehr schöne Axenzylinder gefärbt. Auch in der Retina der Katze, des Hundes vom 4. bis zum 10. Tag lassen sich solche kleine Zellen in der Ganglienzellenschicht wahrnehmen; sie zeigen ebenfalls keine Axenzylinder. Endlich sieht man auch in der Retina der Vögel, welche mit Methylenblau gefärbt ist, in der Fläche immer einige Zellen von geringen Dimensionen, deren Zusammenhang mit Sehnervenfasern nicht auffindbar ist.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass die Schicht der Ganglienzellen zwei Arten von Zellen besitzt: 1. die hinlänglich bekannten Ganglienzellen selbst; 2. gewisse Spongioblasten, mit feinem, dichten Endbüschel, welche wir nach Analogie anderer Zellen in der Retina, welche ihren eigentlichen Sitz verlassen haben, als versprengte Zellen betrachten und diese Zellen also als untere oder versprengte Amacrine bezeichnen.

Obgleich R. Y CAJAL's Studien hierüber noch nicht beendet sind, so lässt sich doch behaupten, dass diese versprengten amacrinen Zellen in der Retina der Fische, der Frösche, der Reptilien, der

Vögel und der Säugethiere vorkommen. Bei den Vögeln sind sie jedoch am häufigsten und am leichtesten zu färben.

Die Versprengung von Nervenzellen ist nicht unbekannt in der Wissenschaft. Schon DOGIEL sprach davon bei den Ganglienzellen und den bipolaren Zellen, ohne jedoch eine Erklärung von dieser Thatsache zu geben. R. Y CAJAL hat ähnliche Wanderungen nicht nur bei den letztgenannten Zellen nachgewiesen, sondern auch bei gewissen Spongioblasten, welche in der Retina der Fische und der Säugethiere anstatt an ihrem gewöhnlichen Platz in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht sich fanden, und neuerdings ist es ihm sogar gelungen, bei den Vögeln DOGIEL'sche Zellen (Ganglienzellen) aus der inneren Körnerschicht mitten in der inneren plexiformen Schicht zu sehen. Die Erklärung für diese merkwürdigen Thatsachen hat R. Y CAJAL zuerst in seinem Buch „Die Retina der Wirbelthiere“ gegeben. Er sagte da: Für die Erkennung der Natur der Nervenzellen darf man sich nicht so sehr an die Lage des Zellkörpers halten, welche variieren kann, sondern das Ausschlaggebende sind die Lage und die Beziehungen der protoplasmatischen Fortsätze und des Axenzylinders.

Nach dieser Regel darf man die Zellen ohne absteigenden Fortsatz in der Ganglienzellschicht nicht als Zellen von einer besonderen physiologischen Bedeutung betrachten, sondern nur als versprengte Spongioblasten.

In einer schönen Arbeit über die Retina der Cephalopoden hat LENHOSSEK neuerdings auf Grund obiger Definition bestimmte Zellen in der Retina dieser Tiere ihrer Natur nach erkennen können, obgleich sie den gewöhnlichen Ort gewechselt hatten. So erkannte LENHOSSEK die Repräsentanten der bipolaren Zellen in dieser Retina, obgleich sie anstatt unter den Fussenden der Zapfen sich darüber befanden. Er konnte auch den Charakter der amacrinen Zellen in dieser Retina erkennen, obgleich ihr Zellkörper eine ganz andere Lage hatte, als wie bei den Säugethieren, sich aber die typische Lage und die Beziehung der Fortsätze erhalten hatten. Er hat schliesslich auch erkannt, dass die Amacrinen der Cephalopoden in Kontakt treten mit den freien Endverästelungen der zentrifugalen Fasern.

---

## VI. Die Stäbchen und Zapfen der Vögel.

Bei neueren Untersuchungen nach der EHRlich'schen von BETHE vervollkommneten Methode ist es R. Y CAJAL gelungen, häufig in der Retina der Taube und des Huhns die epithelialen und die Sehzellen zu färben.

Die MÜLLER'schen Fasern zeigen dieselben Eigenschaften, wie bei Imprägnationen mit Chromsilber, aber ihre Färbung ist unvollständig und ihre lamellosen kollateralen Fortsätze sind so blass, dass man ihre Konturen nicht erkennen kann.

An den Stäbchen und Zapfen lässt sich eine interessante Thatsache konstatiren; man bemerkt nämlich zwei Lagen oder Ebenen von Füßen, mit anderen Worten zwei übereinander gelagerte Reihen von unteren Anschwellungen der Sehzellen. Die obere Reihe gehört den Stäbchen, die untere den Zapfen an. Die von den Anschwellungen ausgehenden Fibrillen sind sehr blass, färben sich selten und können nicht, wie bei Präparaten nach GOLGI, bis an ihr Ende verfolgt werden. Dennoch war es manchmal möglich zu beobachten, dass diese basilären Apendices kurz sind und frei mit einer feinen Varikosität endigen.

---

## VII. Ueber die Anastomosen der protoplasmatischen Verzweigungen.

In mehreren Arbeiten über die Struktur der nervösen Zentren und in seinen Studien über den Bau der Retina hat R. Y CAJAL die Lehre von GOLGI betreffend die freie Endigung der dendritischen Fortsätze der Nervenzellen verfochten. Eine grosse Anzahl von Autoren, Histologen und Embryologen, HIS, FOREL, KÖLLIKER, VAN GEHUCHTEN, RETZIUS, v. LENHOSSEK, HELD, TARTUFERI etc. haben sich in gleichem Sinne ausgesprochen. In allen Präparaten, selbst bei Zellen, bei denen die nervösen und protoplasmatischen Fortsätze sehr fein sind und sehr dichte Plexus bilden, so dass zu ihrer Entwirrung die stärkeren Objektive nöthig sind, lässt sich diese Unabhängigkeit nachweisen. In seinen Arbeiten über die Retina hat R. Y CAJAL versucht nachzuweisen, zu welchen Irrthümern die ausschliessliche Anwendung der EHRlich'schen Methode führen kann. Ferner hat er die Ansichten DOGIEL's bekämpft, welcher nach Färbungen mit Methylenblau glaubte,

nicht nur zwischen den dendritischen Fortsätzen der Ganglienzellen, sondern auch zwischen den nervösen Verzweigungen (Plexus der Füsse der Bipolaren, pericelluläre Verzweigungen der zentrifugalen Fasern) Anastomosen gesehen zu haben. Wir konnten uns dagegen sowohl nach Anwendung der GOLGI'schen als der EHRLICH'schen Methode auf das Bestimmteste überzeugen, dass nirgends in der Retina weder nervöse Netze noch protoplasmatische Anastomosen vorkommen.

KALLIUS äussert sich über die Frage der Anastomosen nicht bestimmt. Aber an den meisten Stellen seiner Arbeit spricht er sich eher für das Fehlen der protoplasmatischen Rasen aus. Er glaubt eine Kontinuität zwischen einer Endkugel eines Stäbchens und einem Zweig einer Bipolare gesehen zu haben. Das wäre also ein Fall von Kontinuität! bei unzähligen Fällen, wo man die Unabhängigkeit der Sehzellen mit den Bipolaren, welche eine Artikulation bilden, nachweisen konnte. Und schliesslich kann in dem einen Fall kein Irrthum vorliegen? Eine Uebereinanderlagerung, ein Kontakt zweier Endzweige lässt sich so leicht mit einer Kontinuität verwechseln.

Unter den Autoren, welche neuerdings das Methylenblau angewendet haben, ist BONIN zu nennen. Dieser Autor hebt die grosse Schwierigkeit hervor, die Anastomosen zwischen den dendritischen Fortsätzen nachzuweisen, was nur bei Betrachtung der Präparate mit den stärksten Immersions-Objektiven möglich sei. „Bei Betrachtung der Dendriten mit starken, trockenen Objektiven,“ sagt BONIN, „sieht man in vielen Fällen, dass man es mit mehr oder weniger verschnürten, aber unabhängigen Fasern zu thun hat, und bei sorgfältiger Beobachtung kann keine Rede sein von den zahlreichen Anastomosen, welche DOGIEL auf seinen Tafeln abbildet. Oft sieht man aber auch protoplasmatische Fortsätze, welche nervöse Zellen vereinigen. Wenn man aber letztere mit einer homogenen Oelimmersion betrachtet, so ermittelt man, dass es sich niemals um eine substantielle Verbindung handelt, sondern bloss um ein Nebeneinander- oder Uebereinanderlagern.“

Aehnlich äussert sich RENAUT: „Jedenfalls geschieht die Artikulation in der überwiegenden Anzahl von Fällen durch einfaches Aneinanderlagern.“

[RAMON Y CAJAL verbreitet sich alsdann ausführlich über die Kunstprodukte, welche durch die Fixationsmittel nach Färbungen

mit Methylenblau entstehen. Als solche sind anzusehen viele dieser Varikositäten an den Fortsätzen und Vakuolen und Farbanhäufungen im Zelleib.]

#### Erklärung der Figuren.

Figur 1. — Schnitt durch die Retina der neugeborenen Katze. — GOLGI'sche Methode, doppelte Imprägnation, Aufrollung. — *a* Epitheliale Zelle mit zwei Kernen hintereinander; *a*<sub>2</sub> epitheliale Zelle mit zwei Kernen nebeneinander; *b* epitheliale Zelle mit peripher gelegenen Kern; *c* gewöhnliche epitheliale Zellen, deren Kern in den mittleren Parthieen liegt; *d* embryonaler Zapfen im unipolären Stadium; *e* Stäbchen in derselben Phase; *f* Stäbchen, dessen Leib tief gelegen ist; *g* Zapfen im bi-unipolären Stadium; *h* amacrine Zelle; *i* Ganglienzelle; *j* versprengte Amacrine; *k* embryonaler Zapfen mit einem Kern in der Nähe der äusseren plexiformen Schicht; *k*<sup>2</sup> Stäbchen mit analogen Charakteren; *l* embryonale horizontale Zelle.

Figur 2. — Ein Schnitt durch die Retina des Sperlings. — In diesem Schnitt finden sich die Assoziations-Spongioblasten und verschiedenartige Zellen, welche in der Retina der Sperlingsarten gefunden wurden, vereinigt. *a* Assoziations-Amacrine mit kurzem Fortsatz; *b* ebensolche mit langem Fortsatz; *c* Entstehungspunkt des funktionirenden Fortsatzes; *e* dessen abgeflachte Endverzweigung; *g* amacrine Zelle mit feinem dichtem Endbüschel; *h* Endverzweigung der von den horizontalen Zellen ausgehenden Nervenfasern; *i* flache horizontale Zelle, von der vielleicht die eben genannten Nervenfasern ausgehen; *j* versprengte amacrine Zellen; *l* zweieinschichtige Amacrine mit langen Aesten; *m* dreischichtige Amacrine; *n* grosse amacrine Zelle, deren Fortsätze schliesslich so fein werden wie Axenzylinder.

Figur 3. — Retina der Taube. — Färbung mit der EHRLICH-DOGIEL'schen Methode. Die zentrifugalen Fasern haben sich dunkelblau gefärbt, die eingeschlossenen Amacrinen sind blass; *d* DOGIEL'sche nervöse Zelle; *e* eingeschlossene Amacrine isolirt gefärbt; *a*<sub>2</sub> eingeschlossene Amacrine mit nervöser Endverzweigung; *h* aufsteigende Faser für die höchstgelegenen Spongioblasten; *f* Stamm einer zentrifugalen Faser; *g* zentrifugale Faser mit Bifurkation.

Figur 4 u. 5. — Centrifugale Fasern aus der Retina der Taube. — Man sieht sehr deutlich, dass ihre Zweige frei endigen. — *n* Eingeschlossene Spongioblaste; *p* kurze aufsteigende Fasern; *g* lange aufsteigende Fasern; *r* lange aufsteigende Faser mit einer Bifurcation an der Grenze der bi-unipolaren Zellen.

Figur 6. — Umhüllte amacrine Zellen oder Spongioblasten. — Retina der Taube. — Sie färben sich mit Methylenblau nur schwach; man sieht trotzdem deutlich die dicken und die kurzen protoplasmatischen Fortsätze *m* und einem langen horizontalen Fortsatz *l*. Bei *o* zeigt eine der Zellen eine Vacuole, welche die Zellenmembran abgehoben hat.



Fig. 2

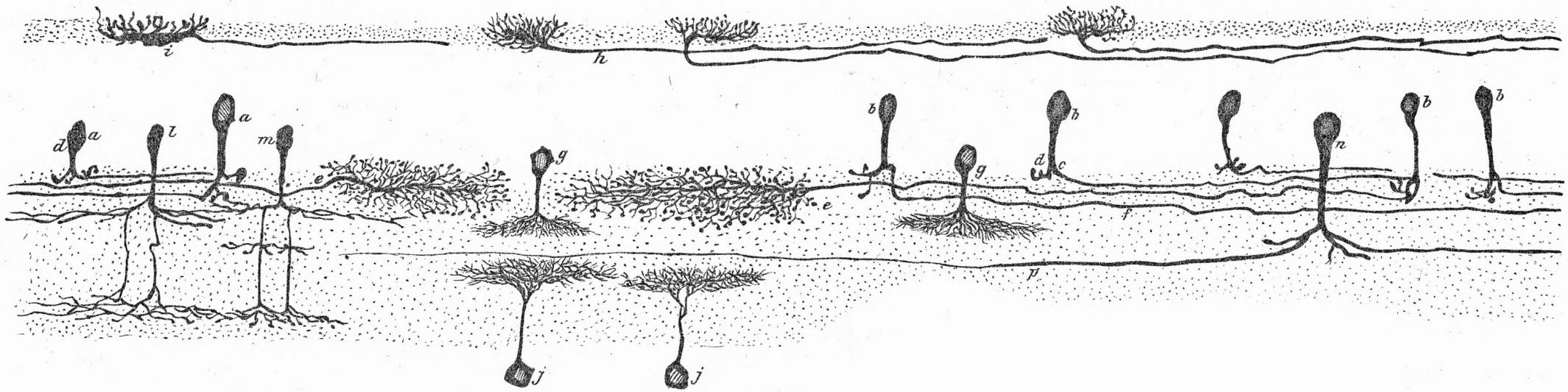


Fig. 1

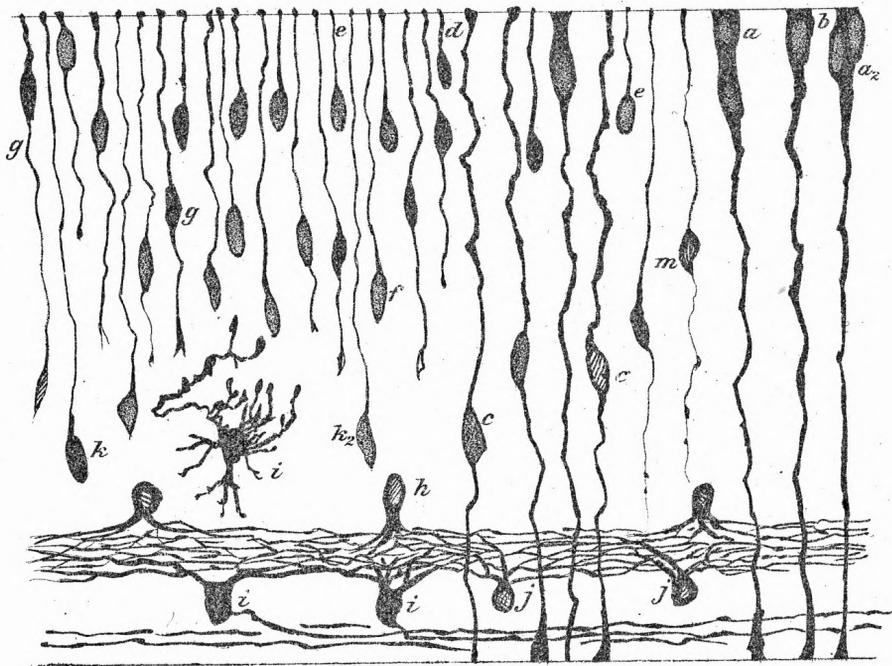


Fig. 3

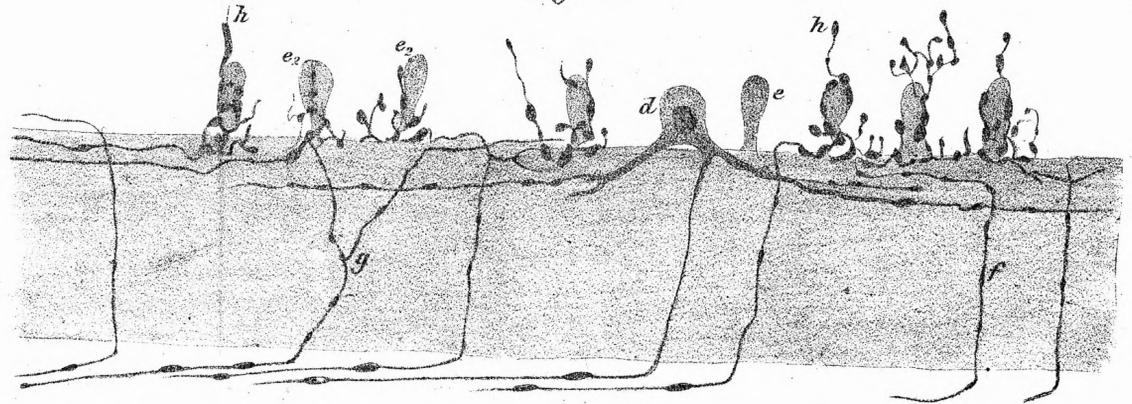


Fig. 4

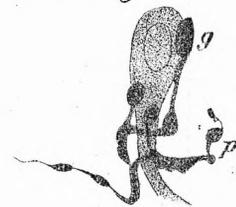


Fig. 5

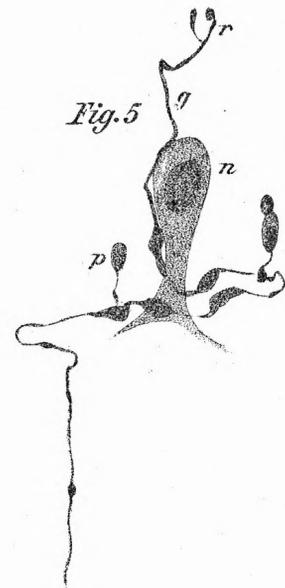


Fig. 6

