

## Histologische und zytologische Untersuchungen über das Ependym und seine Abkömmlinge (insbesondere die Epiphyse und den Saccus vasculosus) bei niederen Vertebraten

Von J. C. VAN DE KAMER \*

Unter Ependym versteht man seit langem das Epithel, das die Binnenräume des Zentralnervensystems auskleidet. Die Ependymzellen, die dieses Epithel aufbauen, sind von sehr verschiedener Beschaffenheit. Während des embryonalen Zustandes sind es meist Flimmerzellen. STUDNIČKA<sup>1</sup> hat darüber schon im Jahre 1900 gesagt, «dass die Existenz einer Flimmerbedeckung bei den niederen Formen der Wirbeltiere als nachgewiesen anzusehen ist und dass dasselbe jedenfalls auch für die embryonalen Zustände der höheren Formen und unter ihnen des Menschen gilt». Viele Autoren haben die Flimmeratur der Zellen bestätigt (FUCHS<sup>2</sup>, VONWILLER<sup>3</sup>, KLESTADT<sup>4</sup>, STOKLASA<sup>5</sup>), und ADAM<sup>6</sup> hat die durch diese Zellen verursachte Liquorströmung bei Xenopuslarven eingehend studiert.

Neben Flimmerzellen hat FRANZ<sup>7</sup> beim Goldfisch in der Nähe des Thalamus «Neuro-Ependymzellen» angetroffen, welche er als Sinneszellen interpretiert hat. Auch AGDUHR<sup>8</sup> und nachher PESONEN<sup>9</sup> haben derartige intraependymale Sinneszellen bei vielen Tierarten und an sehr verschiedenen Stellen im Zentralnervensystem beschrieben. Der in das Lumen des Ventrikels hineinragende Ausläufer dieser Zellen endet dort in einer keilförmigen Aufschwelling. AGDUHR fasste die ganze Ependymbekleidung der Hohlräume des Zentralnervensystems als eine sensible Fläche auf, die an verschiedenen Stellen mit zahlreichen rezipierenden Nervenelementen ausgestattet ist und vielleicht den Liquordruck zu regulieren vermag. Er ist mit dieser Meinung in Einklang mit KOLMER<sup>10</sup>, der zahlreiche birnförmige Ependym-Zellen beschrieben

und diese als primäre Sinneszellen gedeutet hat. Diese Sinneszellen ragen mit einem stumpfen Kegelchen in den Ventrikel vor und tragen eine Geissel, die von dem Reissnerschen Faden berührt werden kann. KOLMER fasst aber den Bildungsort des Reissnerschen Fadens, nämlich das Subkommissuralorgan, den Reissnerschen Faden und die intra-ependymalen Sinneszellen als ein «Sagittalorgan» zusammen, das als ein funktionelles System eine schädliche Dehnung des Zentralnervensystems reflektorisch nivellieren könne.

Ausser Flimmerzellen und Sinneszellen haben verschiedene Autoren auch sekretorische Elemente im Ependym beobachtet. So beschreibt STUDNIČKA<sup>11</sup> apokrine sekretorische Zellen und vertritt die Ansicht, das Ependym sei hauptsächlich ein sezernierendes Epithel. Speziell in Wucherungen, in Leisten, Furchen und Buchten hat das Ependym ein drüsennähliches Aussehen (RETZIUS<sup>12</sup>, HALLER VON HALLERSTEIN<sup>13</sup>). In der Arbeit von CHARLTON<sup>14</sup> wird ein mehrschichtiges Epithel aus der Ventrikelfläche des Recessus posterior hypothalami beschrieben, das mit eigentümlichen Gerinnseln bedeckt war und das er als einen Ort der Produktion von Bestandteilen des Liquors deutet. Auch für das subkommissurale Organ haben viele Autoren eine sekretorische Aktivität festgestellt (BAUER-JOKL<sup>15</sup>, PESONEN<sup>16</sup>, BARGMANN und SCHIEBLER<sup>17</sup>, WISLOCKI und LEDUC<sup>18</sup>).

Ferner hat man aber auch in den speziellen Ependymorganen wie Saccus vasculosus und Epiphyse wiederholt sekretorische Elemente beschrieben und diese Organe als Drüsen interpretiert.

\* Zoologisch Laboratorium der Rijksuniversiteit Utrecht.

<sup>1</sup> F. K. STUDNIČKA, Anat. H. I, 15, 303 (1900).

<sup>2</sup> H. FUCHS, Anat. Anz. 21, Erg. H. 226 (1902).

<sup>3</sup> P. VONWILLER, Virchows Arch. 204, 230 (1911).

<sup>4</sup> B. KLESTADT, Zbl. allg. Path. path. Anat. 26, 161 (1915).

<sup>5</sup> L. STOKLASA, Anat. Anz. 69, 525 (1930).

<sup>6</sup> H. ADAM, Z. Naturf. 86, 250 (1953).

<sup>7</sup> V. FRANZ, Biol. Zbl. 32, 375 (1912).

<sup>8</sup> E. AGDUHR, Z. Anat. Entw.-Gesch. 66, 223 (1922); Acta zool. Stockholm 3, 123 (1922).

<sup>9</sup> N. PESONEN, Acta Inst. anat. Univ. Helsingf. 12, 145 (1940).

<sup>10</sup> W. KOLMER, Z. Anat. Entw.-Gesch. I 60, 652 (1921); Z. Zellforsch. 13, 236 (1931).

<sup>11</sup> F. K. STUDNIČKA, *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, vol. 5 (v. Oppel, Jena 1905).

<sup>12</sup> G. RETZIUS, Biol. Untersuch. [N. F.] 5, 9 (1893).

<sup>13</sup> V. HALLER VON HALLERSTEIN, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere II*, 1, 300 (1934).

<sup>14</sup> H. H. CHARLTON, Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 31, 823 (1928).

<sup>15</sup> M. BAUER-JOKL, Arb. neurol. Inst. Univ. Wien 22, 41 (1919).

<sup>16</sup> N. PESONEN, Acta Inst. anat. Univ. Helsingf. 12, 54, 79 (1940).

<sup>17</sup> W. BARGMANN und TH. H. SCHIEBLER, Z. Zellforsch. 37, 583 (1952).

<sup>18</sup> G. B. WISLOCKI und E. H. LEDUC, J. comp. Neurol. 97, 515 (1952).

Für den Saccus vasculosus sei nur auf die Arbeiten von RABL-RÜCKHARD<sup>19</sup>, LUNDBORG<sup>20</sup>, JOHNSTON<sup>21</sup>, GENTES<sup>22</sup> und BROUSSY<sup>23</sup> hingewiesen. Obwohl die Hypothese von BOEKE und DAMMERMAN<sup>24</sup> und DAMMERMAN<sup>25</sup>, der Saccus sei ein Sinnesorgan, um den Blutdruck zu messen oder den Sauerstoffdruck des Blutes zu registrieren, lange Zeit anerkannt war, sind in den letzten Jahren doch wieder verschiedene Argumente ins Feld geführt worden, die für eine sekretorische Deutung des Organes sprechen (BARGMANN<sup>26</sup> DORN<sup>27</sup>, VAN DE KAMER und VERHAGEN<sup>28</sup>, BARGMANN und KNOOP<sup>29</sup>).

Auch die Epiphyse ist mehrmals als ein sekretorisches Organ gedeutet worden (STUDNIČKA<sup>11</sup>, TILNEY und WARREN<sup>30</sup>, KLEINE<sup>31</sup>). Nachdem TRETJAKOFF<sup>32</sup> im pinealen Organ von Petromyzon Sinneszellen beschrieben hat, gelang es HOLMGREN<sup>33</sup> in sehr gründlichen Studien, derartige Sinneszellen in der Epiphyse von *Rana temporaria*, *Squalus acanthias* und *Osmerus eperlanus* darzustellen. Seiner Meinung nach handelt es sich um Sinneszellen, die einen Sekretionszyklus durchlaufen und verschiedene Stadien aus einem Degenerations- und Regenerationsprozess zeigen. Dieser Gedanke ist später auch von FRIEDRICH-FREKSA<sup>34</sup> vertreten worden. VAN DE KAMER<sup>35</sup> und später auch OKSCHE<sup>36</sup> haben aber darauf hingewiesen, dass es bei einwandfreier Fixierung nicht möglich ist, an den Sinneszellen Zeichen einer Sekretion zu entdecken. Beide Autoren glauben daher, dass die Epiphyse der niederen Vertebraten eher ein reines Sinnesorgan ist.

Die Sinnesnatur der Epiphyse wird auch von Physiologen hervorgehoben. Nachdem von FRISCH<sup>37</sup> gezeigt hatte, dass Belichtung des pinealen Gebietes bei blinden Elritzen (*Phoxinus laevis*) eine Chromatophoren-Reaktion auslöst, konnte auch SCHARRER<sup>38</sup> nachweisen, dass bei geblendetem Elritzen Futterreaktionen als bedingte Reflexe zu erzielen waren. Aber auch ohne

Epiphyse reagierten die Fische auf Lichtreize, so dass geschlossen wurde, dass auch andere Teile des Diencephalon lichtempfindlich sind. YOUNG<sup>39</sup> nahm wahr, dass beim blinden Ammocoetes der Farbwechsel verschwand und beim erwachsenen Tier nach Vernichtung der Epiphyse ganz verloren ging. Auch BREDER und RASQUIN<sup>40</sup> konnten zeigen, dass Fische mit durchscheinendem Gewebe über der Epiphyse lichtpositiv reagieren, und HOAR<sup>41</sup> sah, dass eine Schädigung des pinealen Gebietes bei Lachsen («smolts» von *Oncorhynchus nerka*) auf die Pigmentverteilung in den Chromatophoren und ausserdem auf die phototaktische Antwort des Fisches einen Einfluss ausübt. In allen diesen Fällen kann man vermuten, dass in der Epiphyse lichtempfindliche Elemente vorhanden sind.

Aus dieser Literatur-Übersicht kann man sehen, dass es erwünscht war, die zytologische Struktur der verschiedenen Ependymzellen eingehender zu studieren. Nur wenn man das zytologische Bild der verschiedenen Ependymzelltypen genauer kennt und die Änderungen der Zellen unter physiologischen Verhältnissen studieren kann, ist es möglich zu entscheiden, wo es sich im Ependym um sekretorische oder um resorbierende Zellen, um lichtempfindliche oder um für Liquordruck, Liquorströmung, bzw. Änderung der chemischen Zusammensetzung des Liquors, empfindliche Elemente handelt.

Am Anfang der Untersuchungen haben wir in erster Linie versucht, die postmortalen Änderungen der Ependymzellen zu verhüten. Daher nahmen wir die Fixation des Gehirns vom Herzen aus vor, also durch Perfusion beim narkotisierten Tier. Diese Methode hatte auch KOLMER<sup>42</sup> sehr empfohlen, da sie die beste Erhaltung des Reissnerschen Fadens bewirkt. Wichtig bei dieser Methode ist nicht nur, dass die Fixationsflüssigkeit auf die lebensfrischen Zellen einwirkt, sondern auch, dass das Liquorsystem unbeschädigt bleibt und während der Fixation vollkommen geschlossen ist. Im Laufe der Untersuchungen zeigte es sich, dass dieser letzte Gesichtspunkt sicher der wichtigste war. Es gibt zwar bestimmte postmortale Strukturänderungen; aber die Änderungen, die auftreten, wenn der Liquor nach Durchschneiden des Rückenmarks abfließt und der Liquordruck plötzlich wegfällt, sind viel grösser.

Es war also erwünscht, eine Methode zur Verfügung zu haben, die es erlaubt, die Fixationsflüssigkeit möglichst rasch und ohne störende Druckveränderungen in direkten Kontakt mit den Ependymzellen und den feinen in das Ventrikellumen hineinragenden Zellfortsätzen und Zellausläufern zu bringen.

<sup>19</sup> H. RABL-RÜCKHARD, Z. wiss. Zool. 30, 336 (1878).

<sup>20</sup> H. LUNDBORG, Zool. Jb. Abt. Anat. Ont. 7, 667 (1894).

<sup>21</sup> J. B. JOHNSTON, Zool. Jb. Abt. Anat. Ont. 15, 59 (1901/02).

<sup>22</sup> L. GENTES, Trav. Lab. Soc. sci. Arcachon 10, 129 (1907).

<sup>23</sup> J. BROUSSY, Bull. Soc. zool. France 58, 283 (1933).

<sup>24</sup> J. BOEKE und K. W. DAMMERMAN, Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 13, 186 (1910).

<sup>25</sup> K. W. DAMMERMAN, Z. wiss. Zool. 96, 654 (1910).

<sup>26</sup> W. BARGMANN, Z. Zellforsch. 40, 49 (1954).

<sup>27</sup> E. DORN, Z. Zellforsch. 40, 612 (1954); *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen IV*, 2, 140 (1955).

<sup>28</sup> J. C. VAN DE KAMER und TH. G. VERHAGEN, Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 57, 358 (1954).

<sup>29</sup> W. BARGMANN und A. KNOOP, Z. Zellforsch. 43, 184 (1955).

<sup>30</sup> F. TILNEY und L. F. WARREN, Amer. anat. Mem. 9, 1 (1919).

<sup>31</sup> A. KLEINE, Jena. Z. Naturw. 64, 339 (1930).

<sup>32</sup> D. TRETJAKOFF, Z. wiss. Zool. 113, 1 (1915).

<sup>33</sup> N. HOLMGREN, Ark. Zool. 11, 23 (1917); 11, 24 (1918); Actazool., Stockholm 1, 231 (1921).

<sup>34</sup> H. FRIEDRICH-FREKSA, Z. wiss. Zool. 141, 52 (1932).

<sup>35</sup> J. C. VAN DE KAMER, Thesis, Utrecht (1949).

<sup>36</sup> A. OKSCHE, Verh. Anat. Ges. Jena, 52. Versamml. Münster,

<sup>37</sup> 88 (1954).

<sup>38</sup> K. VON FRISCH, S. Ber. Ges. Morph. Physiol. München 27,

<sup>39</sup> 16 (1911).

<sup>40</sup> E. SCHARRER, Z. vergl. Physiol. 7, 1 (1928).

<sup>39</sup> J. Z. YOUNG, J. exper. Biol. 12, 254 (1935).

<sup>40</sup> C. M. BREDER und P. RASQUIN, Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 89,

<sup>325</sup> (1947); Science 111, 10 (1950).

<sup>41</sup> W. S. HOAR, J. Fish. Res. Bd. Can. 12, 178 (1955).

<sup>42</sup> W. KOLMER, Z. Anat. Entw.-Gesch. I 60, 652 (1921).

Die Lösung des Problems wurde so erreicht, dass zwei gleich grosse Injektionsspritzen derart miteinander verbunden wurden, dass das Ansaugen der Flüssigkeit durch die eine Spritze gleichzeitig mit dem Einspritzen der Flüssigkeit durch die andere Spritze einhergeht, wobei die Menge der transportierten Flüssigkeiten gleich gross bleibt. In dem hierfür konstruierten Apparat wurden die beiden Saugerstangen auf einen Metallblock montiert, der mittels eines Schraubengewindes mit einem feinen Schraubengang innerhalb eines kleinen Abstandes leicht verschiebbar ist<sup>43</sup> (Abb. 1).

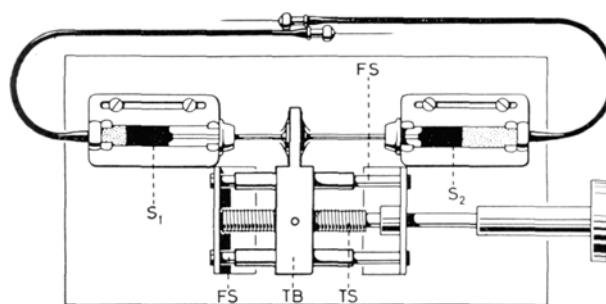


Abb. 1. Der Fixationsapparat.  $S_1$  und  $S_2$ : Injektionsspritzen;  $FS$ : Führungsschienen;  $TB$ : Transportblock;  $TS$ : Transportschraube.

Die mit Perfusion und Injektion erzielten Resultate brachten Ependymstrukturen ans Licht, die wir auf andere Weise niemals beobachtet hatten. So fanden wir im Recessus posterior des Katzenhaies (*Scylliorhinus caniculus*) sehr lange, schmale Ependymzellen mit einem basal gelegenen Kern, einer langen Halspartie, einem kleinen hervorstehenden und konisch geformten Teil, der in ein langes Haar endet, welches ein Bläschen trägt<sup>44</sup> (Abb. 2a). Im Gehirn vom *Torpedo ocellata*, dem Zitterrochen aus dem Mittelmeer, gibt es am Velum transversum ziemlich grosse, lange Zellen mit einem konischen protoplasmatischen Teil, worauf ein Haar und ein Bläschen sitzt, die in den Ventrikel hineinragen (Abb. 2e). Beim Katzenhai beobachteten wir weiter an bestimmten Stellen zwischen den Krönchenzellen im Saccus vasculosus kleinere spindelförmige Zellelemente, die mit einem hervorstehenden Haar versehen sind, das in ein relativ grosses Bläschen endet (Abb. 2d).

Auch der Bau der Zellen in der Epiphyse von *Rana esculenta* gelangt jetzt besser zum Ausdruck. Die Zellen sind aus einem grossen basalen und kernhaltigen Zelleibe, einer Halspartie, einem Innenglied und einem spiralförmigen Aussenglied aufgebaut, das mit einem kleinen Köpfchen an seinem Ende versehen ist und meistens noch aus zwei verschiedenen farbbaren Substanzen besteht<sup>45</sup> (Abb. 2c).

In dieser Reihe der mit Zellfortsätzen in den Ventrikel hineinragenden Ependymzelltypen gehören schliesslich auch noch die schon viel eher von DAMMERMAN<sup>46</sup> beschriebenen Krönchenzellen: ziemlich lange Zellen mit einem in das Lumen des Organes hervorstehenden Kopf, auf dem sich 12 bis 20 feine Haare befinden, welche alle in einem kleinen Knöpfchen enden (Abb. 2b).

Wie man sehen kann, handelt es sich in all diesen Fällen um Variationen eines Themas. Es betrifft immer Zellen mit einer hervorstehenden Partie, die mit einem oder mehreren Haaren oder Stielchen versehen ist, welche in ein kleines Bläschen enden.

Derartige Elemente sind in der Literatur nahezu nicht beschrieben. Nur HERRING<sup>46</sup> hat bei thyreoid-exstirpierten Hunden Ependymzellen aus der Nähe des Lobus posterior beschrieben, welche seiner Meinung nach kleine runde Bläschen ins Infundibulum abschnüren. Weiter ist nur noch zu erwähnen, dass McLARDY<sup>47</sup> über einen Teil des medialen Nucleus habenularum basal vom Epiphysenstiel bei *Macacus* ein derartiges Ependym beobachtet hatte und dass GOSLAR (persönliche Mitteilung) ebenso derartige Ependymzellen im Gehirn der Schleie (*Tinca vulgaris*) beobachtet hat.

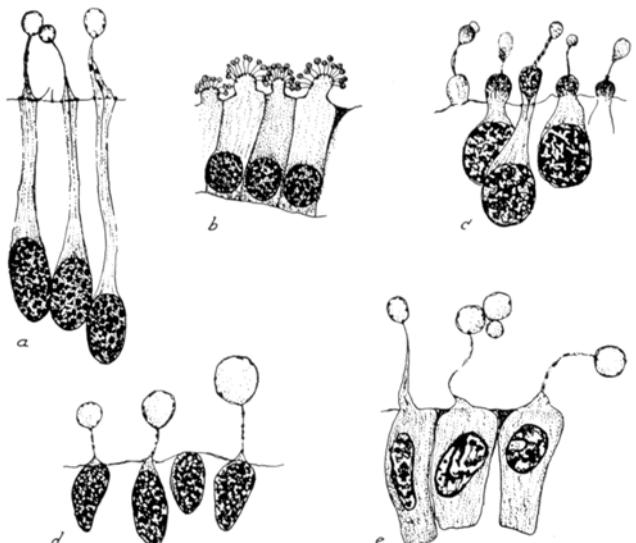


Abb. 2. Verschiedene Typen von Ependymzellen, alle aufgebaut nach einem gleichen Grundprinzip. a Zellen aus dem Recessus posterior von *Scylliorhinus caniculus*. b Krönchenzellen aus dem Saccus vasculosus von *Trutta fario*. c Zellen aus der Epiphyse von *Rana esculenta*. d Zellen aus dem Saccus vasculosus von *Scylliorhinus caniculus*. e Zellen vom Velum transversum von *Torpedo ocellata*.

Man kann sich jetzt fragen, was die Funktion dieser Strukturen sein mag.

Für eine Resorption sprechen die Befunde im Recessus posterior vom Katzenhai. Hier sieht man näm-

<sup>43</sup> J. C. VAN DE KAMER, Mikroskopie 11, 75 (1956).

<sup>44</sup> J. C. VAN DE KAMER, Pubbl. Staz. zool. Napoli 27, 271 (1955).

<sup>45</sup> J. C. VAN DE KAMER, Progress in Neurobiology, Suppl. 2 to Folia Psychiatr. neerl. 113 (1956).

<sup>46</sup> P. T. HERRING, Quart. J. exp. Physiol. 1, 281 (1908).

<sup>47</sup> T. McLARDY, Progress in Neurobiology, Suppl. 2 to Folia Psychiatr. neerl. 120 (1956).

lich intraepithelial zwischen den langen Recessuszellen Blutkapillaren verlaufen, welche typische Schlingen in der Ventrikelwand formen und daher möglicherweise die Aufgabe haben, die von den Köpfchen der Zellen resorbierten Substanzen schnell abzuführen<sup>44</sup>. Zur Erhärtung dieser Hypothese sind Experimente im Gang, in denen bei *Scylliorhinus caniculus* verschiedene Substanzen wie unter anderem Trypanblau, Diaminblau, Lithiumcarmin und Tusche im Gehirnventrikel narkotisierter Tiere injiziert werden und die Tiere nach Erholung von der Betäubung zu verschiedenen Zeiten nach der Injektion fixiert werden.

Aus den Untersuchungen von BARGMANN<sup>48</sup>, BARGMANN und KNOOP<sup>29</sup> und VAN DE KAMER und VERHAGEN<sup>28</sup> kann geschlossen werden, dass die Krönchenzellen im Saccus vasculosus sehr wahrscheinlich sekretorisch tätig sind. BARGMANN<sup>26</sup> hat nämlich ein mit Chrom-Hämatoxylin stark färbbares Sekret in der Nähe dieser Krönchen beschrieben und zusammen mit KNOOP beobachtet, dass die Köpfchen der Krönchenzellen mit hohlen Stielchen mit dem Zelleib verbunden sind und aufschwellen und platzen können, wobei der Inhalt in das Lumen des Saccus abgeschieden wird. Hierbei ist aber zu bedenken, dass die Autoren nicht unter konstantem Druck fixiert haben. Wir sahen in den Krönchenzellen vom Saccus des Katzenhaies Vakuolenbildung und fanden die Vakuolen sowohl basal, apikal als auch in den hervorstehenden Knospen der Zellen. Auch die Köpfchen auf den Haaren zeigten einen verschiedenen Durchmesser.

Um festzustellen, ob diese Vakuolen Zeichen einer Sekretion der Zelle oder Zeichen einer Pinocytosis seien, haben wir Forellen (*Trutta fario*) und Katzenhaien (*Scylliorhinus caniculus*) 1prozentiges Pilocarpinhydrochlorid injiziert, um damit eine mögliche Sekretion zu stimulieren. Bei der Forelle kam meine Mitarbeiterin, Fräulein BODDINGIUS, zu dem vorläufigen Resultat, dass nach Pilocarpin-Injektion die P.A.S.-Positivität der hervorstehenden Köpfe verschiedener Krönchenzellen zugenommen hat und dass nach längerer Zeit die P.A.S.-Positivität auch in den Köpfchen sichtbar wird (ja bisweilen auch in den Stielchen dieser Köpfchen) und schliesslich auch im Lumen des Saccus. Auch diese Resultate deuten also auf eine Sekretion hin.

Für die Ependymzellen in der Epiphyse haben wir die Hypothese geäussert, dass diese Zellen Sinneszellen seien zur Prüfung des Liquordrucks oder der chemischen Zusammensetzung des Liquor cerebrospinalis. Für eine solche Annahme sprechen nämlich die Resultate, die mein Mitarbeiter VERHOEFF beim Hecht erhielt. Bei diesem Tier ist die Epiphyse ein ziemlich langes, plattes, drüsennähnliches Organ, dessen Lumen

in offener Verbindung mit dem Gehirnventrikel steht und in dessen Wand sich ebenfalls zarte, in den Liquor hervorstehende Zellen befinden. Wird bei diesem Tier nach dem Tode der Kopf abgeschnitten, das Gehirn herauspräpariert, fixiert und weiterbearbeitet, dann sieht man eine stark gefaltete Epiphysenwand und ein nahezu ganz kollabiertes Lumen. Wird dagegen das Tier plötzlich in flüssige Luft gesetzt, dann gefriert auch das Gehirn augenblicklich, und man kann beobachten, dass das Organ nun eine wenig gefaltete Wand und ein ziemlich grosses Lumen hat. Wird ausserdem ein perizerebraler Unterdruck über dem Zwischenhirn angebracht, dann schwollt die Epiphyse ballonförmig auf. In diesem Fall ist der Druck der Gehirnflüssigkeit deutlich grösser als der Druck der Flüssigkeit ausserhalb des Gehirns<sup>45</sup>.

Aus diesen Experimenten kann geschlossen werden, dass das Organ bei verschiedenem Liquor- oder perizerebralem Druck seine Form ändert, und man kann sich vorstellen, dass die Sinneszellen in der Epiphysenwand die Aufgabe haben, den Liquordruck zu messen.

Experimente sind jetzt in Vorbereitung, bei denen mit einem umgebauten Injektionsapparat, der verschieden stark ansaugen und zu gleicher Zeit weniger stark pressen kann, diese Formänderungen genauer und exakter studiert werden können.

Zudem kann man noch fragen, ob es vielleicht in der Epiphyse auch morphologische und zytologische Ependymstrukturen gibt, die als lichtempfindliche Elemente zu deuten sind.

Die in unseren *Rana esculenta*-Präparaten auftretenden Zellelemente haben rein morphologisch nicht sehr viel Ähnlichkeit mit retinalen Strukturen. OKSCHE<sup>36</sup> dagegen meint, dass die Differenzierungen der stäbchenartigen Sinneszellen sowohl morphologisch als auch histologisch den retinalen Strukturen gleichen. Seiner Meinung nach stellt der von HOLMGREN<sup>49</sup> beschriebene Sekretionszyklus Erscheinungsformen einer Eiweißsynthese dar. Die Eiweissbildung mit Hilfe eines Nukleolarapparates sollte in den Sinneszellen vermutlich die Neubildung der während eines Erregungsablaufs verbrauchten Substanzen darstellen. In einer späteren Arbeit weist OKSCHE<sup>50</sup> darauf hin, dass die Sinneszellen der Epiphyse sowohl morphologisch als histochemisch ähnlich gebaut sind wie die Sinneszellen des Stirnorgans, welche aller Wahrscheinlichkeit nach Licht rezipieren.

In diesem Zusammenhang ist es meines Erachtens wertvoll, dass mein Mitarbeiter ZOUTEWELLE neben den schon oben beschriebenen Epiphysenzellen bei *Rana esculenta* Elemente gefunden hat, die sehr starke Ähnlichkeit haben mit den von SAXÉN<sup>51</sup> beschriebenen Licht rezipierenden Elementen in der Frosch-Retina

<sup>48</sup> W. BARGMANN, *Progress in Neurobiology*, Suppl. 2 to *Folia psychiat. neerl.* 109 (1956).

<sup>49</sup> N. HOLMGREN, *Ark. Zool.* 11, 23 (1917).

<sup>50</sup> A. OKSCHE, *Morph. Jb.* 95, 393 (1955).

<sup>51</sup> L. SAXÉN, *Ann. Acad. Sci. fennicae [A IV]* 23 (1954).

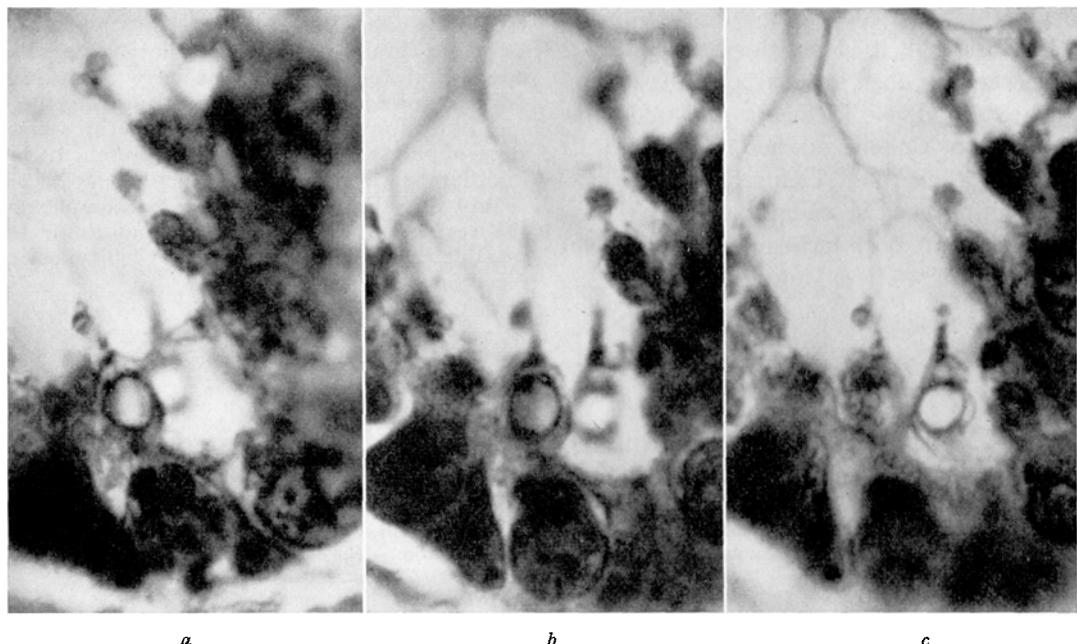


Abb. 3. Zwei Zellen aus der Epiphyse von *Rana esculenta*, die retinalen Elementen gleichen. Immer die gleiche Stelle in verschiedener Höhe scharf. Vergr. 1700 ×.

(Abb. 3a, b und c). An diesen Zellen kann man nämlich ein Aussenglied und ein Innenglied mit einem schönen Ellipsoid und einem Öltropfen beobachten. Ob diese Zellen einen neuen Zelltyp in der Epiphyse repräsentieren oder nur eine physiologische Phase der allgemein beobachteten Epiphysezellen sind, ist noch nicht klar.

So ergibt sich, dass trotz der hypothetischen Differenzierung der Epiphysen-Sinneszellen als Druck- oder Chemorezeptoren – die auch von OKSCHE<sup>50</sup> als sehr wahrscheinlich angenommen wird – doch auch Elemente anwesend sind, die zytologisch eine grosse Übereinstimmung mit bestimmten retinalen Lichtrezeptoren zeigen.

Für die Hypothese, dass die Epiphyse ein Sinnesorgan ist, sprechen schliesslich auch die Beobachtungen meines Mitarbeiters TEN BERGE beim Hecht. Mit Hilfe der Silbermethode nach ROGERS und GROS gelang es ihm, die Nervenendungen auf den Pinealzellen sichtbar zu machen. Ausserdem – und dies ist für die benötigte Argumentation in diesem Zusammenhang am wichtigsten – zeigte er, dass unter dem Epithel eine Serie von Ganglienzellen in einer Schicht gelagert war. Aus diesem Aufbau lässt sich ebenfalls schliessen, dass die Epiphysenzellen sehr wahrscheinlich doch Sinneszellen sind.

Zusammenfassend kann daher gesagt werden, dass, obwohl die Ependymstrukturen insgesamt zytologisch als Varianten eines Themas interpretiert werden können, die Funktion dieser Elemente vorläufig stark verschieden gedeutet werden kann. Sehr wahrscheinlich bilden alle hier genannten Ependymstrukturen

zusammen mit dem Plexus chorioideus, der Paraphyse und dem Subkommissuralorgan ein zusammengehöriges komplexes System, das der Regulation des Liquors dient.

Dass die Beurteilung dieser ependymatischen Elemente des Zwischenhirns noch lange nicht eindeutig ist, hat verschiedene Ursachen. Eine davon liegt in der präparativen Behandlung dieser Zellen, wobei, wie wir zeigen konnten, die Fixation unter konstantem Druck für den Erhaltungszustand der Zellen ausschlaggebend ist. Abweichungen der Zellbilder in der entsprechenden Literatur können vielfach als Artefakte gedeutet werden.

In Anbetracht der Tatsache, dass der cerebrospinale Raum ein geschlossenes System darstellt und die Zusammensetzung und der Druck des Liquors weitgehend reguliert werden müssen, verwundert es nicht, dass es für diese Regulation verschiedene Einrichtungen gibt. Unter diese fallen vor allem Rezeptions-, Sekretions- und Resorptionsvorgänge, die den Druck und die Liquorbeschaffenheit regeln.

Es fällt schwer, auch die als Lichtrezeptoren gedeuteten Zellen in der Frosch-Epiphyse in dieses Konzept einzufügen. Dieser Zelltypus nimmt demgegenüber eine Sonderstellung ein. Dass bei augenlosen Fischen ein hochentwickelter Lichtsinn vorhanden ist, geht aus den neuesten Untersuchungen an *Anophtichys Jordanii* deutlich hervor<sup>52</sup>. Der Sitz eines solchen Lichtsinnes befindet sich aller Wahrscheinlichkeit nach im

<sup>52</sup> G. THINES und J. KÄHLING, Z. Biol. 109, 150 (1957).

dienzephalen Gebiet und nicht ausschliesslich in der Epiphyse. Die Möglichkeit bleibt also bestehen, dass einer oder mehrere der oben beschriebenen Ependymzelltypen lichtempfindliche Elemente sind und keine Rolle spielen bei der Liquorregulation. Schliesslich ist es auch noch möglich, dass Lichtreize die Liquorregulation beeinflussen. Ein endgültiges Urteil darüber zu geben, ist heute noch nicht möglich und bleibt daher die Aufgabe für weitere Untersuchungen.

### Summary

In the brain wall of different vertebrate species, ependymal cells of different type occur. These cells possess protuberances which protrude into the ventricle.

Although cytologically these structures are all variations of one theme, they must at present be interpreted in different ways as regards function.

Probably these cell types form a complex system for the regulation of the cerebrospinal fluid. It remains possible that one or more of these cell types act as light receptors.

## Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. — Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. — Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. — The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

### Eine Bemerkung zur Frage der Verwendung Lagrangescher Koordinaten in der Physik nicht- linearer Schwingungen

Die Bewegung eines strömenden Mediums kann beschrieben werden einmal durch das Geschwindigkeitsfeld  $v_i = v_i(x_1, x_2, x_3, t)$  – es vermittelt die Kenntnis des zeitlichen Verlaufs der Strömungsgeschwindigkeit an einem bestimmten Raumpunkt  $x_k$  ( $i, k = 1, 2, 3$ ) – und zum andern durch gewisse Koordinaten  $\xi_i = \xi_i(s_1, s_2, s_3, t)$ , die in ihrer Abhängigkeit von der Zeit  $t$  den Weg eines jeden materiellen Elementes, gekennzeichnet durch die Parameter  $s_k$ , charakterisieren. Die an zweiter Stelle genannte Methode der Beschreibung, die also darin besteht, das Schicksal eines jeden einzelnen Elementes zu verfolgen – die sogenannte Lagrangesche Methode –, wird an einem speziellen Beispiel aus einem anderen Bereich der Kontinuumsmechanik diskutiert, an einem Beispiel aus der Physik nichtlinearer Schwingungen; und zwar wird im Zusammenhang mit dem Problem der schwingenden Saite für die kartesischen Koordinaten der Saitenelemente, die als Funktionen der Zeit und eines Parameters – ähnlich also der Lagrangeschen Methode in der Hydrodynamik – eingeführt werden, ein allgemeines nichtlineares Differentialgleichungssystem aufgeschrieben; das diesem System entsprechende Verhalten der frei schwingenden Saite stimmt – im Rahmen einer angeneherten Behandlung – mit dem Verhalten einer in bestimmter Weise angeregten Saite überein, die sich frei gemäss der linearen Differentialgleichung aus der elementaren Theorie bewegen würde.

Die Bewegung einer frei schwingenden Saite kann durch die beiden simultanen Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} F[x, y] &\equiv \ddot{x}M(x'^2 + y'^2)^{3/2} + S(t)y'(x'y'' - x''y') = 0 \\ G[x, y] &\equiv \ddot{y}M(x'^2 + y'^2)^{3/2} - S(t)x'(x'y'' - x''y') = 0 \end{aligned} \quad (1)$$

mit

$$S(t) = S_0 + S^* \left( \frac{1}{l_0} \int_0^t \sqrt{x'^2 + y'^2} ds - 1 \right)$$

beschrieben werden<sup>1</sup>. Es bedeuten

$$S(t) = S_0 + S^* \left( \frac{l(t)}{l_0} - 1 \right)$$

die Saitenspannung in Abhängigkeit von der Saitenlänge  $l(t)$ ,  $M$  die Masse der Saite,  $x$  und  $y$  kartesische Koordinaten, und zwar als Funktionen der unabhängigen Variablen  $s$  und  $t$ . Die Zeit  $t$  charakterisiert den Weg eines Saitenelementes  $s = \text{const}$ ;  $s$  kennzeichnet die Saite für ein bestimmtes  $t = \text{const}$  und ist so normiert, dass im Gleichgewichtszustand  $y \equiv 0$  gilt:  $s = 0$  für  $x = 0$  und  $s = 1$  für  $x = l_0$ . Punkte bzw. Striche bedeuten Ableitungen nach  $t$  bzw.  $s$  bei konstanten  $s$  bzw.  $t$ .

Dem physikalischen Modell, dessen Verhalten durch die Differentialgleichungen (1) beschrieben wird, liegt die Vorstellung zugrunde, dass die an einem Saitenelement angreifende Kraft  $d\vec{S}$  die Richtung der Saitennormale hat, das heisst dass

$$d\vec{S} = n \frac{S}{\varrho} d\lambda$$

gilt, wenn  $d\lambda$  das Linienelement längs der Saite,  $\varrho$  ihren Krümmungsradius und  $n$  einen Einheitsvektor in Richtung ihrer Normalen bedeuten; dass ferner die Bewegung der Saite in einer Ebene erfolgt; und dass schliesslich Spannung  $S(t)$  und spezifische Masse  $\mu(t)$  zwar längs der Saite konstant sind, aber gemäss

$$M = \mu(t) \cdot l(t)$$

von der Saitenlänge abhängen. Die Beschreibung der Saitenbewegung durch (1), das heisst durch die Funktionen  $x(s, t)$  und  $y(s, t)$ , entspricht genau der Lagrangeschen Methode<sup>2</sup> in der Hydrodynamik, wo die Koordinaten eines Flüssigkeitsteilchens als Funktionen der Zeit und gewisser Parameter, welche das Teilchen quasi individualisieren, auftreten und in ihrer Gesamtheit somit die Geschichte der individuellen Flüssigkeitsteilchen charakterisieren. Für kleine Ausschläge  $y \ll l_0$  gelten

$$x' = \left( \frac{\partial x}{\partial s} \right)_t \rightarrow l_0 \quad \text{und} \quad y' = \left( \frac{\partial y}{\partial s} \right)_t \rightarrow 0,$$

das heisst, das Differentialgleichungssystem (1) reduziert sich auf die übliche lineare Gleichung

$$H[y] \equiv y_{tt}M - S_0 l_0 y_{xx} = 0,$$

die aus der elementaren Theorie bekannt ist, und wo  $y_{tt}$  bzw.  $y_{xx}$  Ableitungen bei konstanten  $x$  bzw.  $t$  bedeuten.

<sup>2</sup> H. LAMB, *Hydrodynamics* (Cambridge University Press 1953), S. 12.

<sup>1</sup> H. MÜLLER, Ann. Phys. 12, 398 (1953).