Aus dem Anatomischen Institut der Med. Fakultät Okayama
(Vorstand : Prof. M. SEKI).

Vergleichende histometrische Studien über die Netzhaut der Wirbeltiere.

脊椎動物の網膜の比較組織測定的研究.

Goro SUDO. 須藤五郎.

(Eingegangen 28. Oktober 1949.)

Es wurde früher (1950) die Dicke der Netzhautschichten der entwickelnden Hühner gemessen, und die folgenden Tatsachen wurden beobachtet: Die relative Dicke der Zapfenstäbchenschicht bezogen auf die ganze Retinadicke vermehrt sich bis zur Geburt, aber nachher vermehrt sie nicht. Diejenigen der inneren und der äußeren Körnerschicht vermindern sich mit dem Wachstum. Demgegenüber vermehrt die innere retikuläre Schicht ihre relative Dicke. Der Kern- teil der bipolaren Zellen nähert sich während der Entwicklung den Sehzellen, also das Gesetz von KAPPERS der sog. Neurobiotaxis ist auch hier gültig. Ich habe nun neuerdings dieselben Untersuchungen bei verschiedenen Arten erwachsener Wirbeltiere angestellt.

I. Material und Methode.

Fische: Aal und Makrele, Amphibien: Salamander, *Bufo vulgaris* und *Rana nigromaculata*, Reptilien: Schlange, *Takydromus tachydromoides*, *Eumeces latisculatus* und Schildkröte, Vögel: Huhn, Säugetiere: Fledermaus, Kaninchen und Mensch, all diese standen mir als Versuchsgegenstände zur Verfügung. Ich fixierte die Augäpfel dieser Tiere in Formalinlösung, stellte 15 μ dicke Celloidinschnitte her und färbte diese mit Hämatoxylin und Eosin. Die Netzhautschichten wurden am hinteren Teil des Augapfels, Fovea bzw. Area centralis vermieden, durch den Okularmikrometer gemessen.

II. Ergebnisse der Messung.

1. Der absolute Wert der Dicke der Netzhautschichten ist in den Tabellen 1—5, der Bau der Netzhaut in der Tafelabbildung gezeigt.

2. Aus der Tab. 6 und der Abb. 1 ergibt sich bezüglich der relativen Dicke der äußeren Körnerschicht die Reihenfolge: Fische = Säugetiere > Amphibien > Reptilien > Vogel. Nach SCHULTZE (1867) sind in der Zapfenstäbchenschicht der Knochenfische mehr Stäbchen

Tabelle 1. Dicke der Netzhautschichten der Fische.

	Aal		Makrele	
	M $\pm$ m	V	M $\pm$ m	V
Zapfenstäbchenschicht	15.97 $\pm$ 0.18	10.25	23.25 $\pm$ 0.24	10.64
äußere Körnerschicht	27.20 $\pm$ 0.25	9.28	68.26 $\pm$ 0.26	4.15
HENLEsche Schicht	0		10.45 $\pm$ 0.15	14.93
äußere retikuläre Schicht	14.76 $\pm$ 0.36	24.47	4.40 $\pm$ 0.12	28.40
innere Körnerschicht	20.23 $\pm$ 0.21	10.62	53.80 $\pm$ 0.53	10.15
innere retikuläre Schicht	32.77 $\pm$ 0.22	6.78	46.12 $\pm$ 0.67	12.00
Ganglienzellenschicht	3.01 $\pm$ 0.10	14.09	14.32 $\pm$ 0.20	14.57
Nervenfaserschicht	2.01 $\pm$ 0.08	41.61	185.65 $\pm$ 1.24	6.76
Netzhaut	115.95 $\pm$ 0.18	1.63	406.25 $\pm$ 0.36	0.91

Tabelle 2. Dicke der

	Salamander	
	M $\pm$ m	V
Zapfenstäbchenschicht	7.28 $\pm$ 0.08	13.12
äußere Körnerschicht	23.95 $\pm$ 0.21	9.08
HENLEsche Schicht	0	
äußere retikuläre Schicht	3.01 $\pm$ 0.15	51.45
innere Körnerschicht	69.05 $\pm$ 0.46	6.75
innere retikuläre Schicht	23.12 $\pm$ 0.25	8.88
Ganglienzellenschicht	37.01 $\pm$ 0.20	5.63
Nervenfaserschicht	12.12 $\pm$ 0.23	8.88
Netzhaut	180.54 $\pm$ 0.24	1.36

Tabelle 3. Dicke der

	Schlange		Takydromus tachydromoides
	M $\pm$ m	V	M $\pm$ m
Zapfenstäbchenschicht	12.11 $\pm$ 0.06	5.46	17.97 $\pm$ 0.13
äußere Körnerschicht	12.53 $\pm$ 0.10	8.10	17.47 $\pm$ 0.11
HENLEsche Schicht	5.18 $\pm$ 0.09	18.79	5.91 $\pm$ 0.06
äußere retikuläre Schicht	6.86 $\pm$ 0.08	12.38	1.35 $\pm$ 0.05
innere Körnerschicht	43.91 $\pm$ 0.30	6.88	64.97 $\pm$ 0.30
innere retikuläre Schicht	29.12 $\pm$ 0.19	6.65	62.70 $\pm$ 0.41
Ganglienzellenschicht	8.93 $\pm$ 0.24	26.99	15.35 $\pm$ 0.13
Nervenfaserschicht	13.17 $\pm$ 0.17	12.09	17.12 $\pm$ 0.22
Netzhaut	131.81 $\pm$ 0.29	2.51	202.84 $\pm$ 0.20

Tabelle 4. Dicke der Netzhautschichten des Huhns.

	Huhn	
	M $\pm$ m	V
Zapfenstäbchenschicht	16.19 $\pm$ 0.21	13.55
äußere Körnerschicht	6.18 $\pm$ 0.07	12.87
HENLEsche Schicht	1.23 $\pm$ 0.01	15.40
äußere retikuläre Schicht	3.30 $\pm$ 0.05	17.51
innere Körnerschicht	13.21 $\pm$ 0.24	18.36
innere retikuläre Schicht	57.47 $\pm$ 0.38	6.64
Ganglienzellenschicht	9.36 $\pm$ 0.15	17.13
Nervenfaserschicht	79.17 $\pm$ 1.01	13.10
Netzhaut	185.45 $\pm$ 0.38	2.09

Netzhautschichten der Amphibien.

Bufo vulgaris		Rana nigromaculata	
M $\pm$ m	V	M $\pm$ m	V
12.75 $\pm$ 0.16	12.54	2.63 $\pm$ 0.06	25.59
22.21 $\pm$ 0.15	6.92	13.61 $\pm$ 0.11	8.35
2.31 $\pm$ 0.06	24.34	3.60 $\pm$ 0.93	26.04
4.21 $\pm$ 0.09	23.44	1.97 $\pm$ 0.09	46.83
45.26 $\pm$ 0.37	8.11	33.26 $\pm$ 0.14	4.28
46.55 $\pm$ 0.19	4.21	31.22 $\pm$ 0.96	31.02
7.95 $\pm$ 0.10	13.05	6.70 $\pm$ 0.07	10.82
9.63 $\pm$ 0.13	14.13	16.20 $\pm$ 0.23	14.35
150.37 $\pm$ 0.46	3.12	109.19 $\pm$ 0.57	5.24

Netzhautschichten der Reptilien.

Eumeces laticulatus			Schildkröte	
V	M $\pm$ m	V	M $\pm$ m	V
7.16	16.17 $\pm$ 0.17	10.59	24.77 $\pm$ 0.11	4.49
6.53	17.43 $\pm$ 0.08	50.82	14.75 $\pm$ 0.14	9.58
11.41	2.45 $\pm$ 0.05	21.87	2.53 $\pm$ 0.08	32.50
27.03	4.26 $\pm$ 0.06	14.07	3.77 $\pm$ 0.07	18.87
4.65	36.82 $\pm$ 0.08	2.30	28.37 $\pm$ 0.20	7.22
6.54	51.46 $\pm$ 0.15	2.91	49.67 $\pm$ 0.14	2.96
8.55	8.94 $\pm$ 0.15	16.99	9.56 $\pm$ 0.17	17.77
13.35	15.11 $\pm$ 0.13	8.91	19.15 $\pm$ 0.10	5.48
1.02	152.64 $\pm$ 0.37	2.48	152.57 $\pm$ 0.47	3.10

Tabelle 5.. Dicke der

	Fledermaus	
	M $\pm$ m	V
Zapfenstäbchenschicht	23.96 $\pm$ 0.16	6.77
äußere Körnerschicht	22.90 $\pm$ 0.09	4.03
HENLEsche Schicht	0	
äußere retikuläre Schicht	4.95 $\pm$ 0.08	17.92
innere Körnerschicht	17.92 $\pm$ 0.06	3.48
innere retikuläre Schicht	16.85 $\pm$ 0.17	10.46
Ganglienzellenschicht	7.38 $\pm$ 0.09	12.52
Nervenfaserschicht	2.55 $\pm$ 0.07	28.00
Netzhaut	96.5 $\pm$ 0.87	9.12

Tabelle 6. Relative

	Fische		Amphibien		
	Aal	Makrele	Salamander	Bufo vulg.	Rana nigrom.
Zapfenstäbchenschicht	13.88	5.72	4.04	8.50	2.41
äußere Körnerschicht	23.65	16.81	13.30	14.80	12.48
HENLEsche Schicht	0	2.57	0	1.54	3.30
äußere retikuläre Schicht	12.83	1.08	1.60	2.80	1.80
innere Körnerschicht	17.59	13.25	38.36	30.16	30.51
innere retikuläre Schicht	28.48	11.35	15.61	31.03	28.64
Ganglienzellenschicht	2.61	3.52	20.56	5.30	6.14
Nervenfaserschicht	1.74	45.71	6.73	6.42	14.86

vorhanden, bei den Tiefseefischen und dem Aal besteht die Schicht sogar nur aus den Stäbchen. Bei dem Salamander, dem *Bufo vulgaris* und der *Rana nigromaculata* entwickeln sich die Stäbchen, worauf FRANZ (1913) aufmerksam gemacht hat, sehr gut. Nach KRAUSE (1893 u. 1895) besteht die Zapfenstäbchenschicht bei der Fledermaus und dem Kaninchen fast nur aus den Stäbchen. Bei der Schlange und dem *Eumeces latisculatus* sind die Stäbchen dagegen spärlich, und der Schildkröte fehlen die Stäbchen gänzlich.

Nach SCHULTZE (1866) sind bei Nachtvögeln mehr Stäbchen, bei den Tagvögeln aber weniger in der Retina zu sehen. Es ist also anzunehmen, daß die relative Dicke der äußeren Körnerschicht bei solchen Wirbeltieren, die an den Stäbchenzellen reich sind, groß ist, daß sie aber bei solchen, die an den Zapfenzellen reich sind, kleiner ist.

Netzhautschichten der Säugetiere.

Kaninchen		Mensch	
M ± m	V	M ± m	V
16.05 ± 0.18	11.68	49.31 ± 0.23	4.84
16.87 ± 0.19	11.77	46.08 ± 0.21	4.74
2.03 ± 0.06	29.44	4.80 ± 0.10	22.39
2.87 ± 0.08	30.86	7.23 ± 0.12	16.58
11.87 ± 0.08	6.73	26.10 ± 0.20	7.71
29.68 ± 0.23	7.83	24.91 ± 0.19	7.97
10.57 ± 0.16	15.48	19.33 ± 0.21	10.85
5.63 ± 0.10	18.62	24.26 ± 0.24	10.20
95.57 ± 0.67	7.11	202.02 ± 0.22	1.11

Dicke der Netzhautschichten.

Reptilien				Vögel	Säugetiere		
Schlange	Takydromus	Eumeces	Schildkröte	Huhn	Fledermaus	Kaninchen	Mensch
9.24	8.89	10.63	16.29	8.75	24.95	16.89	24.41
9.56	8.64	11.46	9.70	3.34	23.85	17.75	22.81
3.95	2.92	1.61	1.66	0.66	0	2.13	2.37
5.23	0.66	2.80	2.48	1.78	5.15	3.02	3.57
33.51	32.16	24.22	18.66	7.14	18.66	12.49	12.92
22.22	31.03	33.35	32.67	31.06	17.55	31.24	12.33
6.81	7.59	5.88	6.28	5.05	7.68	11.12	9.56
10.05	8.47	9.94	12.59	42.25	2.61	5.92	12.00

Die relative Dicke der inneren Körnerschicht ist bei Amphibien > Reptilien > Säugetieren > Fischen > Vögel. Die relative Dicke der äußeren Körnerschicht ist bei den Fischen und Säugetieren größer als diejenige der inneren Körnerschicht, aber bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln ist das Umgekehrte der Fall.

3. Bei denselben Arten von Tieren ist die relative Dicke der Zapfenstäbchenschicht bezogen auf die ganze Retinadicke, wie man es aus der Tab. 6 und der Abb. 2 ersieht, bei den Fischen: Aal > Makrele, bei den Amphibien: Bufo vulgaris > Salamander > Rana nigromaculata, bei den Reptilien: Eumeces latisculatus > Schlange > Takydromus tachydromoides und bei den Säugetieren: Fledermaus > Mensch > Kaninchen. Die relative Dicke der äußeren Körnerschicht verhält sich gleich. Kurz, wenn bei denselben Arten Tieren die

relative Dicke der Zapfenstäbchenschicht groß ist, so ist diejenige der äußeren Körnerschicht auch groß. Zwischen beiden Schichten ist eine intime Verbindung zu finden.

Die HENLEsche Faserschicht ist unter den Fischen, beim Aal nicht, bei der Makrele aber gut entwickelt. Bei den Amphibien findet man sie nicht beim Salamander, wohl aber bei den anderen beiden Tieren, und die relative Dicke: *Rana nigromaculata* > *Bufo vulgaris*. Bei den Säugetieren fehlt sie bei der Fledermaus, bei den anderen bestätigt man die relative Dicke: Mensch > Kaninchen. Unter den Tieren derselben Art ist die HENLEsche Faserschicht bei solchen besser entwickelt, die im helleren Ort leben. Diese Tatsache stimmt damit gut überein, daß in der Fovea centralis retinae des Menschen, welche für das Licht aufs beste empfindlich ist, die HENLEsche Faserschicht am besten entwickelt ist. Bei den Reptilien wird folgende Reihenfolge der relativen Dicke gefunden: Schlange > *Takydromus tachydromoides* > *Eumeces latisculatus* > Schildkröte. Beim Huhn ist aber die Entwicklung der Schicht schlecht.

Die relative Dicke der äußeren retikulären Schicht ist fast immer klein, abgesehen vom Aal, wo sie groß ist.

Die relative Dicke der inneren Körnerschicht (s. Tab. 6 und Abb. 2) ist bei den Fischen: Aal > Makrele, bei den Amphibien: Salamander > *Bufo vulgaris* = *Rana nigromaculata*, bei den Reptilien: Schlange > *Takydromus tachydromoides* > *Eumeces latisculatus* > Schildkröte und bei den Säugetieren: Fledermaus > Kaninchen > Mensch. Die relative Dicke ist also bei den Tieren derselben Art umso kleiner, je größer der Augapfel ist.

Dies scheint dadurch verursacht zu sein, daß bei den Tieren mit großem Augapfel die innere Körnerschicht sich mehr flach breitet.

In der Ganglienzellenschicht reihen sich die Zellen einschichtig, nur bei dem Salamander häufen sie sich auf 3 bis 4 Schichten.

Abb. 1. Relative Dicke der äußeren und inneren Körnerschicht der Wirbeltiernetzhaut. 1. äußere Körnerschicht, 2. innere Körnerschicht.

Die relative Dicke der Nervenfaserschicht (s. Tab. 6 und Abb. 2) ist bei den Fischen : Makrele > Aal, bei den Amphibien : *Rana nigromaculata* > *Bufo vulgaris* = Salamander, bei den Reptilien : Schildkröte > *Eumeces laticulatus* = Schlange > *Takydromus tachydromoides*, bei den Säugetieren : Mensch > Kaninchen > Fledermaus. Man kann sagen, daß unter den Tieren einer Art die relative Dicke der Nervenfaserschicht umso größer ist, je besser die Sehkraft ist.

Abb. 2. Relative Dicke der Netzhautschichten. 1. Zapfenstäbchenschicht, 2. äußere Körnerschicht, 3. äußere retikuläre Schicht, 4. innere Körnerschicht, 5. innere retikuläre Schicht, 6. Ganglienzellenschicht, 7. Nervenfaserschicht.

Länge des Neuriten ist durchschnittlich die halbe Dicke der inneren Körnerschicht plus die halbe Dicke der inneren retikulären Schicht. Das Verhältnis: Länge des Dendriten $\times 100$ / Länge des Neuriten, bezeichnet man als der Dendritenindex der bipolaren Zellen. Der Dendritenindex der Netzhaut (Abb. 3) ist: Aal > Makrele, Salamander > *Bufo vulgaris* > *Rana nigromaculata*, Schlange > *Takydromus tachydromoides* > *Eumeces laticulatus* > Schildkröte, Fledermaus > Mensch > Kaninchen < Huhn.

Der Aal lebt unter dem Wasser im dunkeln und erhält sehr wenig Licht, dagegen schwimmt die Makrele in helleren, lichtreichen Teilen der See. Der Salamander lebt meistens im dunklen Wassergrund. Der *Bufo vulgaris* hat dunkle Orte gern, aber die *Rana nigromaculata*

lebt lieber im hellen. Die Schlange bleibt stets im Dunkeln, aber der *Takydromus tachydromoides* und *Eumeces laticulatus* sind meistens unter dem starken Sonnenlicht tätig und erhalten weit mehr Licht als die Schlange. Auch die Schildkröte pflegt sich im Sonnenschein zu legen, wenn niemand in der Nähe ist; sie scheint im hellen Ort gern zu leben. Die Fledermaus fliegt gern in der Nacht. Der Mensch und das Kaninchen leben im hellen. Kurz, unter den Tieren derselben Art erweist sich der Dendritenindex der bipolaren Zellen bei dem Tiere, welches im helleren wohnt, meistens als kleiner. Hier gilt auch das KAPPERSsche Gesetz der sog. Neurobiotaxis.

Abb. 3. Dendritenindex der bipolaren Zellen.

III. Zusammenfassag.

Die Untersuchungen wurden vorgenommen an den Fischen: Aal und Makrele, den Amphibien: Salamander, *Bufo vulgaris* und *Rana nigromaculata*, den Reptilien: Schlange, *Takydromus tachydromoides*, *Eumeces laticulatus* und Schildkröte, dem Vogel: Huhn und den Säugetieren: Fledermaus, Kaninchen und Mensch. Die Dicke der Netzhautschichten wurde genau gemessen.

1. Die relative Dicke der äußeren Körnerschicht (bezogen auf die ganze Retinadicke) ist bei den verschiedenen Tieren verschieden, und zwar bei Fische=Säugetiere > Amphibien > Reptilien > Vogel. Bei den Tieren, welche an den Stäbchenzellen reich sind, ist also die relative Dicke groß, und bei denen, die an den Zapfenzellen reich sind, ist sie klein. Die relative Dicke der inneren Körnerschicht ist: Amphibien > Reptilien > Säugetiere > Fische > Vogel. Die relative Dicke der äußeren Körnerschicht ist bei den Fischen und Säugetieren größer als diejenige der inneren Körnerschicht, aber bei den Amphibien, Reptilien und dem Vogel findet sich das Umgekehrte.

2. Wenn bei den Fischen, Amphibien, Reptilien bzw. Säugetieren die relative Dicke der Zapfenstäbchenschicht (bezogen auf die ganze Retinadicke) groß ist, so ist auch diejenige der äußeren Körnerschicht

groß. Auch bei jeder Tierart ist die relative Dicke der inneren Körnerschicht umso kleiner, je größer der Augapfel ist. Die HENLEsche Faserschicht ist gut entwickelt bei den Tieren, welche im hellen wohnen. Die relative Dicke der Nervenfaserschicht ist groß bei solchen Tieren, die eine gute Sehkraft haben.

3. Die relative Dicke der äußeren retikulären Schicht und der Ganglienzellenschicht (bezogen auf die ganze Retinadicke) zeigt bei allen Tieren keine große Schwankung.

4. Bei den Fischen, Amphibien, Reptilien bzw. Säugetieren betätigte sich, daß bei jeder Tierart der Kernteil der bipolaren Zellen den Sehzellen näher steht, wenn das Tier im helleren wohnt. Es gilt also auch hier das KAPPERSsche Gesetz der Neurobiotaxis.

内 容 自 抄

成長した魚類(ウナギとサバ), 兩棲類(キモリ, ヒキガヘル, トノサマガヘル), 爬虫類(ヘビ, カナヘビ, トカゲ, カメ), 鳥類(ニハトリ), 哺乳類(カウモリ, 家兎, 人)の眼球を固定後にチェロイデン切片とし, 染色したものにつき観察と計測が行はれた.

外顆粒層の網膜全層に對する相對厚は魚類=哺乳類>兩棲類>鳥類の順で, 即ち杆狀體細胞の多いものに厚く, 錐狀體細胞の多いものに薄い. 内顆粒層のものは, 兩棲類>爬虫類>哺乳類>魚類>鳥類の順である. 而して外顆粒層の相對厚は魚類と哺乳類では内顆粒層のものより大であるが, 兩棲類, 爬虫類, 鳥類では逆である. 魚類, 兩棲類, 爬虫類, 哺乳類の夫々に於いて, 網膜全層に對する杆錐狀體層の相對厚が大であると, 外顆粒層のそれも大である. また夫々に於いて内顆粒層の相對厚は眼球の大なるものほど小である. また Henle 氏線維層は大體明所に住むものほど發達が良い. なほ視神經線維層の相對厚は視力の良いものに大である. 外網狀層と視神經節細胞層の網膜全層に對する相對厚はすべての動物であまり變らない.

魚類, 兩棲類, 爬虫類, 哺乳類の夫々に於いて, 網膜の双極細胞の核部分は明所に住むものほど視細胞に近い. 即ち Kappers 氏神經生物制位の法則に従つてゐる.

Literatur.

Franz, v. P.: 1913. Aus Oppels Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 7. 1913. — Kappers, C. R. A.: On structural laws in the nervous system: The principles of neurobiotaxis. Brain 44 (1921). — Krause, W.: Die Retina. II. IV. VI. Internat. Mschr. Anat. Histol.

10 (1893), 12 (1895). — **Schultze, M.** : Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. mikr. Anat. 2 (1866). — **Schultze, M.** : Über Stäbchen und Zapfen der Retina. Arch. mikr. Anat. 3 (1867). — **Sudo, G.** : Histometrische Studien über das Pigmentepithel und die Netzhaut des Huhnes. Okajimas Fol. anat. jap. 23 (1950),

Erklärung der Tafelabbildungen.

- Abb. 1. Aal. Die äußere Körnerschicht ist dicker als die innere. Die HENLEsche Faserschicht fehlt.
 - Abb. 2. Makrele. Die HENLEsche Faserschicht ist gut entwickelt. Die äußere Körnerschicht ist dicker als die innere.
 - Abb. 3. Salamander. Die innere Körnerschicht ist dicker als die äußere. Die HENLEsche Faserschicht fehlt.
 - Abb. 4. Bufo vulgaris.
 - Abb. 5. Rana nigromaculata.
 - Abb. 6. Schlange.
 - Abb. 7. Takydromus tachydromoides.
 - Abb. 8. Eumeces latisculatus.
 - Abb. 9. Schildkröte.
 - Abb. 10. Huhn. Die HENLEsche Faserschicht ist entwickelt. Die innere Körnerschicht ist dicker, als die äußere.
 - Abb. 11. Fledermaus. Die äußere Körnerschicht ist dicker als die innere. Die HENLEsche Faserschicht ist nicht zu sehen.
 - Abb. 12. Kaninchen.
 - Abb. 13. Mensch. Die HENLEsche Faserschicht erscheint. Die äußere Körnerschicht ist dicker als die innere.
-

須藤論文附圖