

Das Ependym der Seitenventrikel von *Acanthodactylus pardalis* (Reptilia, Lacertidae)

Wolfdieter Hetzel

Anatomisches Institut der Universität Bern, Bern, Schweiz

Key words. Reptiles · Ependyma · Lateral ventricle · Ventricular sulci

Abstract. Within the lateral ventricles of the brain of *Acanthodactylus pardalis*, different zones of ependymal cells are recognizable through their fluctuating changes from one into the other. The frontal pole of the hemisphere shows a rather homogeneous ependyma whose cells are laying together. Cell fibers are not visible. Farther caudally, the ventricular wall is subject to some alterations; there are more long-shaped cell nuclei. The ventricular sulci are areas of different ependymal structures. The sulcus terminalis represents a zone of dense-laying cells, whose nuclei possess in several regions more round or more elongated forms. An apical cytoplasmatic border and cilia are often clearly built out. The sulcus lateralis and the sulcus septo-archipallialis have a dense cell layer. The region below the medial cortex, near the sulcus septo-archipallialis, shows tanycytes with long basal fibers. The ependyma of the dorsal striatum shows dorsally as well as laterally, at the ventricle, areas with loosely arranged cells. The orientation of the cell nuclei to the ventricular surface is variable, especially at the ventricular wall of the septum and the opposite side of the striatum, where cell nuclei are to be found whose axis lays no more vertical but parallel to the ventricular surface.

Einleitung

Die früher vorherrschende und von V. Lenhossek [1895] und anderen vertretene Meinung, das Ependym (und die Glia) der Gehirnventrikel diene als Stützgewebe, ist heute insoweit überholt, als den den Ventrikel auskleidenden Zellen innerhalb des Stoffwechsels und Stofftransports des Gehirns eine wesentliche Rolle zuerkannt wird. Ob das Ependym zusätzlich eine gewisse Stützfunktion versieht, ist fraglich. Vordringlicher erscheinen Aufgaben, welche das Ependym als Grenzschicht zwischen Liquor cerebrospinalis und Gehirnschicht erfüllt. So ist bekannt [Kanig, 1973], dass

manche Substanzen über das Ependym besser in das Gehirn gelangen als über den Blutweg und andererseits Bestandteile des Gehirns vom Interzellularraum über das Ependym in den Liquor gelangen können. Fleischhauer [1960] berichtet von Versuchen über den Stoffaustausch zwischen Liquor und Gehirn, welche eine Beteiligung des Ependyms der Ventrikelwand im Sinne eines aktiven Transportes nahelegen. Oksche [1958] kommt zu dem Schluss, «dass Ependym- und Gliazellen durch ihre aktive Leistung die Ganglienzellen mit Kohlenhydrat versorgen». Léranth und Schiebler [1974] beobachten Peroxydaseaufnahme der Ependymzellen des dritten Ventrikels. Elektronen-

mikroskopische Beobachtungen bei verschiedenen Wirbeltieren [Leonhardt, 1966; Takeichi, 1967] zeigen Zellbilder, welche anhand der Art der vorkommenden Zellorganellen deutliche Hinweise auf sekretorische und Stofftransportfunktionen geben.

Experimentelle Arbeiten [Magari et al., 1973] zeigen wesentliche Veränderungen an ventrikulären Tanyzyten des dritten Ventrikels beim Kaninchen bei Blockade des zervikalen Lymphsystems. Aus zahlreichen Arbeiten ist weiterhin bekannt, dass das Ependym der Gehirnaventrikel unterschiedlich ausgebildet ist [Fleischhauer, 1957; 1960; Kirsche, 1967; Schulz, 1969]. Ausführliche Untersuchungen über den Matrixcharakter der postembryonalen Ventrikelauskleidung verschiedener Vertebraten wurden von Kirsche [1967] vorgenommen und in Beziehung zur Hirnbauplanlehre abgehandelt. Die Ergebnisse physiologischer und pharmakologischer Untersuchungen an den Hirnventrikeln lassen darauf schliessen, dass den regionalen Unterschieden im Stofftransport Verschiedenartigkeiten im morphologischen Bau des Ependyms entsprechen [Feldberg und Fleischhauer, 1960; Fleischhauer und Petrovicky, 1968]. Gerade die Beziehung von Stofftransport zu unterschiedlich ausgebildetem Ependym lässt die Frage nach regionalen Unterschieden der Ventrikelauskleidung in besonderem Licht erscheinen [Leonhardt, 1966; 1969; 1972; Mitro und Schiebler, 1972; Papouschek, 1937]. Zahlreiche Arbeiten über das Ependym befassen sich mit der Auskleidung des dritten und vierten Ventrikels. Da die Reptilien in der Phylogenese ein wichtiges Bindeglied zu den Mammalia darstellen und das Ependym der Seitenventrikel bisher weniger Beachtung fand, erscheint eine lichtmikroskopische Beschreibung der Ventrikelauskleidung der Seitenventrikel bei einem Vertreter der Lacertilia gerechtfertigt zu sein. Reptilien weisen die Grundzüge von Gehirnteilen auf, welche beim Säugetier überragende Bedeutung erlangen. In der vorliegenden Arbeit soll der Begriff des Ependyms nur im Sinne einer zellulären Auskleidung des Ventrikellumens verstanden werden, ohne etwas über Differenzierungshöhe oder mögliche Potenzen der Zellen auszusagen.

Material und Methode

Zur Verarbeitung gelangten sechs lebendfrisch entnommene Gehirne adulter, weiblicher Fransenfingereidechsen (*Acanthodactylus pardalis*). Nach

Fixierung in einem Gemisch aus 90 ml Alkohol (80%), 5 ml Formol (40%) und 5 ml Eisessig wurden die Gehirne in Paraplast eingebettet und in 12 μ m dicke Frontal- und Sagittalserien geschnitten. Die Schnitte wurden mit Albumosesilber nach Bodian, kombiniert mit der Kresylviolett färbung nach Senn [1966] und mit Chromhämalaun nach Gomori [Romeis, 1968, §1919 modif.] gefärbt. Letztere wurde zur Kontrolle auch an einem mit Bouin fixierten Gehirn von *Lacerta sicula* durchgeführt.

Befunde

An fünf ausgesuchten Querschnittebenen von frontal nach kaudal in der Hemisphäre (Abb. 1) sollen nachfolgend die Anordnung und Form der Ependymzellen beschrieben werden.

Die erste Ebene liegt am weitesten frontal im Gehirn (Abb. 1a). Es ist der vordere Hemisphärenpol mit ovalem, kleinlumigem Ventrikel. Das Ependym zeigt sich in dieser Zirkumferenz um den gesamten Ventrikel in wenig unterschiedlicher Form. Die Zelllage ist einschichtig, die Zellkerne weisen runde bis längliche Formen mit meist deutlichem Nukleolus auf. An der medialen Ventrikelseite sind die ovalen Kerne etwas häufiger. Sie erscheinen etwas heller als diejenigen an der lateralen Ventrikelkante. Ein schmaler apikaler Plasmasaum ist lateral besser erkennbar als medial, apikale Zellfortsätze sind lichtmikroskopisch nicht erkennbar.

Das Ependym wird von einer zellarmen Fortsatzzone umgeben, welche sich als ungeordnetes Maschenwerk zeigt. Die Kerne der Ependymzellen sind wesentlich kleiner als Ganglienzellkerne. Basale Zellfortsätze sind nicht erkennbar. Lateral bildet das Ependym einen gegen den Ventrikel geschlossenen und deutlich abgrenzbaren Saum, während medial die Zellen lockerer angeordnet sein können und gegen den Ventrikel eine nicht immer ganz

Abkürzungen zu den Abbildungen

A	Alveusfasern
C	Zytoplasmasaum
CD	Cortex dorsalis
CL	Cortex lateralis
ET	extraependymale Tanyzyten
EZ	Ependymzellen
FI	Foramen interventriculare
K	Kapillare
LAT	lateral
MED	medial
MZ	Marginalzone
NU SP	Nucleus sphaericus
NZ	neuronalen Zellen
PAL	Pallium
PE	palliales Ependym
SE	striatales Ependym
SEP	Septum
SL	Sulcus lateralis ventriculi
SSA	Sulcus septo-archipallialis
ST	Sulcus terminalis
STR	Striatum
T	Tanyzyten
TF	Tanyzytenfortsätze
TH	Thalamus
V	Ventrikel
ZGV	Zona germinativa ventralis
AK	Färbung mit Albumosesilber und Kresylviolett

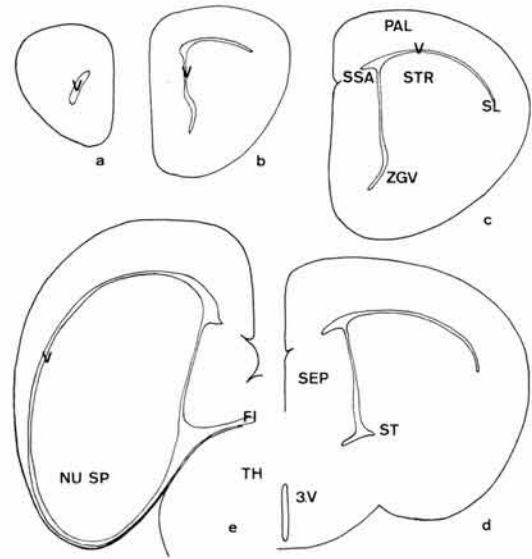


Abb. 1. Querschnittebenen durch das Telenzephalon von *Acanthodactylus pardalis*. a, e Linke Hemisphäre, b–d Rechte Hemisphäre.

geschlossene Abgrenzung bilden. Insgesamt herrscht in dieser Querschnittsebene jedoch der Eindruck eines gleichartigen, wenig differenzierten Ependyms vor.

In der zweiten gewählten Schnittsebene (Abb. 1b), in Höhe der zelligen Verbindung von dorsalem Kortex und Striatum, hat der Ventrikel seine Form geändert. Der Sulcus lateralis bildet sich aus und schiebt sich nach lateral zwischen Pallium und dorsales Striatum ein. Ventral formt der Ventrikel eine kleine Aussackung und medial wird der Sulcus septo-archipallialis zwischen Septum und Archipallium angedeutet. Die Ausbildung des Epen-

dymys ist differenzierter als in der ersten Schnittsebene, es ist eine dichtere von einer weniger dichten Zone unterscheidbar, subependymal sind in das Fasernetz vermehrt Nervenzellen eingelagert. Die ventrale Aussackung mit der Zona germinativa und dem Sulcus terminalis ist von dicht stehenden Ependymzellen umgeben (Abb. 2). Die Kerne sind meist oval gestreckt, z.T. mit apikalem Zytoplasma und in den Ventrikel vorstehenden Zellfortsätzen, welche zu Büscheln zusammengelagert sein können. An einzelnen Zellen sind deutlich dünne basale Fortsätze erkennbar. Weitlumige Kapillaren treten an verschiedenen Stellen an das ventrale Ependym heran, welches in der dichten Anordnung sowohl nach medial als auch nach lateral um die ventrale Ventrikelausbuchtung herumgreift.

Nach dorsal anschliessend folgt lateral, dem Striatum entlang, eine Zone, in welcher die

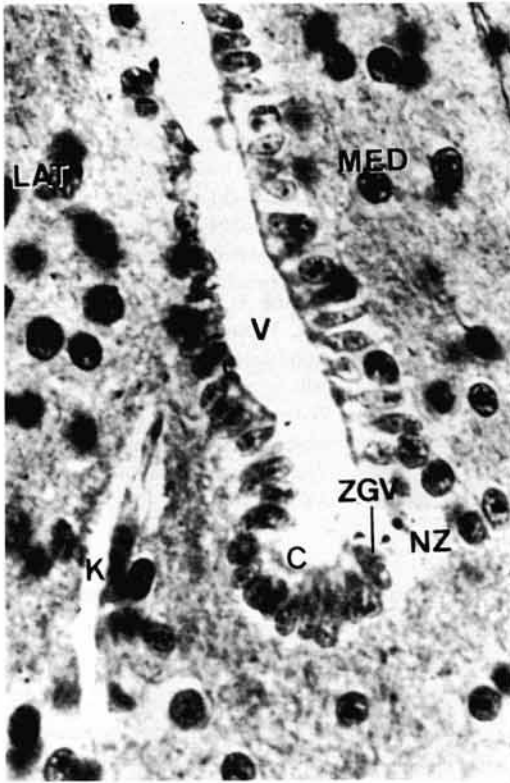


Abb. 2. Ventrale Ventrikelspitze, Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1b). Die ventrale Ventrikelspitze wird von länglichen Zellen eingefasst. Nach dorsal ändern sich sowohl Lage als auch Form der Zellen. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 740$.

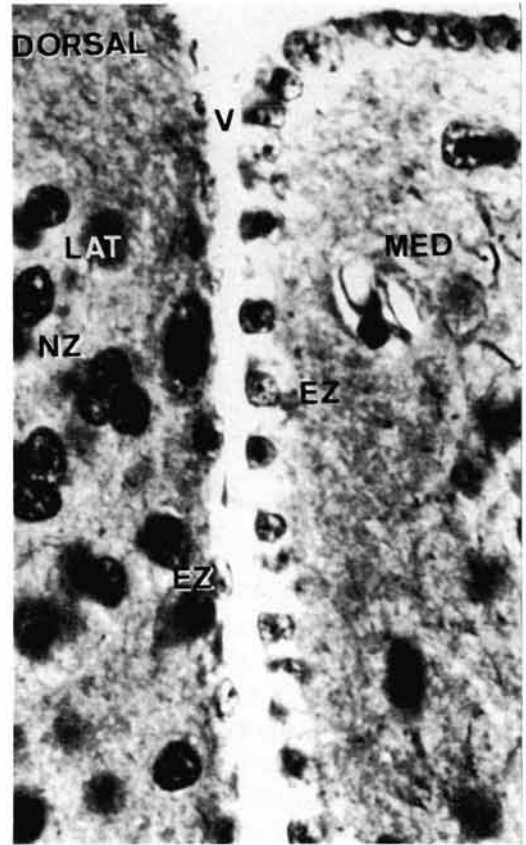


Abb. 3. Striatales und septales Ependym, Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1b). Das septale Ependym zeigt dem Ventrikellumen anliegende Zellen mit rundlichem Kern. Die aufgelockerte Anordnung bleibt nach dorsal erhalten. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 890$.

ependymalen Zellen lockerer liegen. Die Achse der Kerne steht öfters nicht mehr senkrecht zur Ventrikeloberfläche, sondern verläuft parallel mit dieser (vgl. Abb. 3). Die Zellkerne liegen ohne erkennbaren Zytoplasmasaum einschichtig angeordnet dem Ventrikellumen direkt an. Weiter nach dorsolateral, in Richtung auf den Sulcus lateralis, folgt eine Anzahl grösserer und chromatinreicherer Nuklei, welche zwischen kleineren rundlichen Zellkernen liegen.

Bei den grösseren Zellkernen kann es sich um Ganglienzellen handeln, welche zwischen die Ependymzellen eingeschoben sind. Vereinzelt gehen auch hier dünne nach lateral gerichtete Fortsätze von den ependymalen Zellen aus.

Der dorsal unter dem Pallium gelegene Ventrikelabschnitt zeigt anschliessend an den Sulcus lateralis helle chromatinärmere Zellen. Es lassen sich zwei Zellformen unterscheiden: Zwischen langgestreckten, ovalen Kernen,

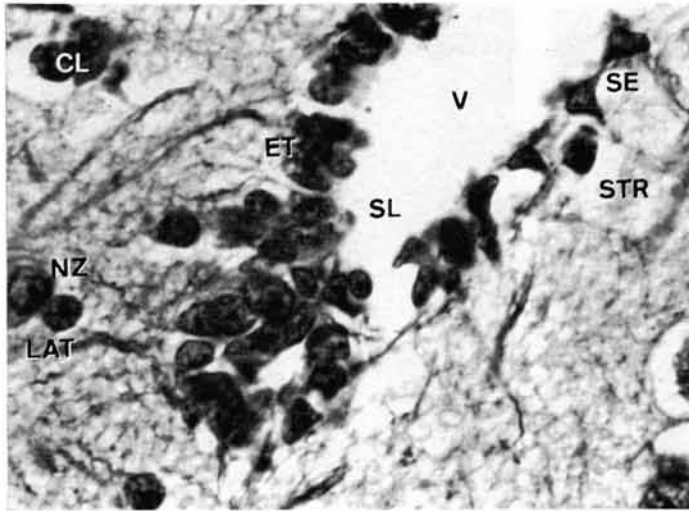


Abb. 4. Sulcus lateralis ventriculi, Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1c). Der Sulcus lateralis ist von wechselnd dichten Zellansammlungen mit unterschiedlichen Zellformen umgeben. *Acanthodactylus pardalis*. A.K. $\times 740$.

welche senkrecht zum Ventrikel stehen, sind runde Zellkerne eingelagert. Es ist ein, selten sind zwei Nukleoli pro Kern erkennbar. Die Anordnung der Zellen ist ein- bis zweireihig, wobei aber nicht sichergestellt ist, ob alle Zellen die freie Oberfläche erreichen. Nach medial unter dem Cortex dorsalis schliesst sich eine Reihe von Zellen mit runden Kernen an, welche weniger dicht zusammenliegen als diejenigen in der Nähe des Sulcus lateralis. Basale Zellfortsätze sind lichtmikroskopisch nicht erkennbar.

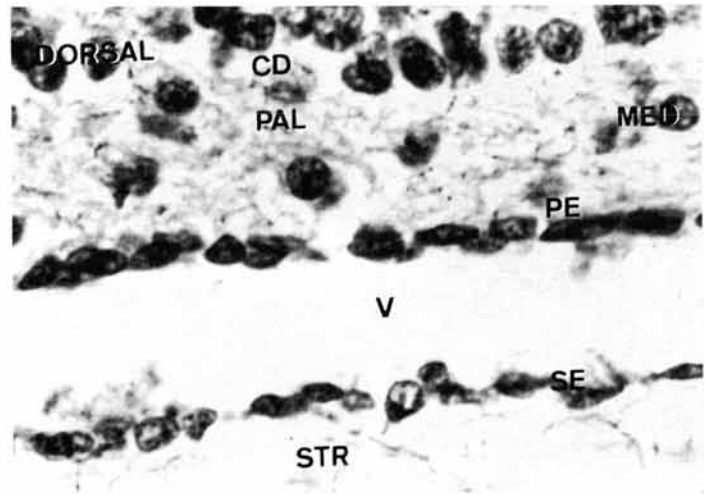
Die mediale, dem Septum zugeordnete Ventrikelwand erscheint gegenüber der ersten Ebene ebenfalls verändert (Abb. 3). Kleinere und mittelgrosse Zellkerne von rundlicher Form liegen am Ventrikellumen im apikalen Zelldrittel, ihre Anordnung ist nicht bei allen untersuchten Individuen gleich dicht. Auch hier sind nur wenige basale Zellfortsätze erkennbar. Das faserige Netz unter dem Ependym scheint im Septum lockerer als unter dem pallialen Ependym.

Im Verlauf nach kaudal im Gehirn bildet der Ventrikel die nach lateral ausgreifende

Spalte des Sulcus lateralis weiter aus, und zwar derart, dass mit Verbreiterung der Hemisphäre sich auch der Ventrikel weiter nach lateral ausdehnt.

Auch in der nächstfolgenden, dritten Schnittebene (Abb. 1c), etwa in der Mitte zwischen Schnitt 2 und der Commissura anterior, bleibt das Ependym in einzelnen Abschnitten unterschiedlich ausgebildet. Die dorsale, dem Pallium zugeordnete Ventrikelauskleidung unterscheidet sich von derjenigen entlang dem Striatum dorsale, wobei letztere Ähnlichkeit mit dem medialen Ependym zeigt, welches wiederum von demjenigen um den Sulcus terminalis verschieden ist. Letzteres liegt im Bereich des Striatum ventrale und des nach medial um den Ventrikel greifenden Nucleus accumbens. Die Zona germinativa ventralis und der Sulcus terminalis bleiben Zonen mit dicht liegenden Zellen. Auf der lateralen Seite sind neben Zellen mit runden Kernen weiterhin solche mit ovalen Kernen vorhanden. Die Anordnung der Zellen ist ein- bis zweireihig, die Kerne liegen eher basal, ein apikaler Plasmaum ist oft deutlich. In der Umgebung des

Abb. 5. Palliales und striatales Ependym. Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1d). Kaudal liegen im Bereich des Palliums die ependymalen Zellen weniger dicht. Die Zellen sind kleiner und abgeflacht und mit ihrem Kern meist parallel zum Ventrikel angeordnet. Im striatalen Bereich finden sich rundliche und ovale Zellen in aufgelockerter Lage. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 830$.



Sulcus terminalis sind Kinozilien ausgebildet. Dorsal über der Zona germinativa ventralis geht septal (medial) und striatal (lateral) die Anzahl der Zellen mit länglichem Kern zugunsten derjenigen mit rundem Kern zurück. Diese sind dem Ventrikel weniger dicht angelagert und liegen, so sie etwas ovale Form annehmen, parallel zur Oberfläche des Ventrikels. Kurze basale Zellfortsätze sind mikroskopisch erkennbar.

Die dem Striatum dorsal anliegende Ventrikelkante besteht auf dieser Ebene aus verschiedenen Zellen mit kleinen runden oder länglichen Kernen, ebenfalls mehr parallel zum Ventrikel angeordnet und zwar ähnlich denjenigen, die in Abbildung 5 dargestellt sind. Die Lage ist nur wenig dicht, Zwischenzellenabstände kommen überall vor, kurze basale Fortsätze sind selten erkennbar. In dieser dritten Schnittebene (Abb. 1c) ist der Sulcus lateralis von einem wechselnd dichten Zellhaufen umgeben (Abb. 4), welcher jedoch keine bestimmte Anordnung der Zellen zeigt. Neben den in der Bodian-Färbung hell erscheinenden Zellen, mit chromatinarmen Kernen, finden

sich schmale, langgestreckte und dunkler angefarbte Zellkerne. An einigen Stellen treten Kapillarschlingen bis dicht an den Sulcus lateralis ventriculi heran. Der Basalmembran dieser Kapillaren sitzen kegelförmige Zellen auf, deren lange apikale Zellausläufer sich zwischen die Ependymzellen einschieben. Lichtmikroskopisch lässt sich nicht erkennen, ob die Zellfortsätze die Ventrikeloberfläche erreichen oder bereits im ependymalen Zellverband enden.

Im Bereich des Palliums setzt sich das Ependym aus einer ein-, an wenigen begrenzten Stellen zweireihigen Lage von kleineren und mittelgrossen rundlichen Zellen zusammen, die z.T. sehr helle chromatinarme Kerne enthalten. Ein apikaler Plasmasaum und Zellfortsätze konnten nicht gefunden werden. In der dichten subependymalen Faserschicht (Alveusfasern) sind keine basalen Zellfortsätze auszumachen. Auch weiter kaudal, aber noch vor der Commissura anterior, zeigt das Ependym der ventralen Ventrikelspitze noch langgestreckte, hochzylindrische Zellen auf, deren Anzahl bei den einzelnen Individuen aber ver-

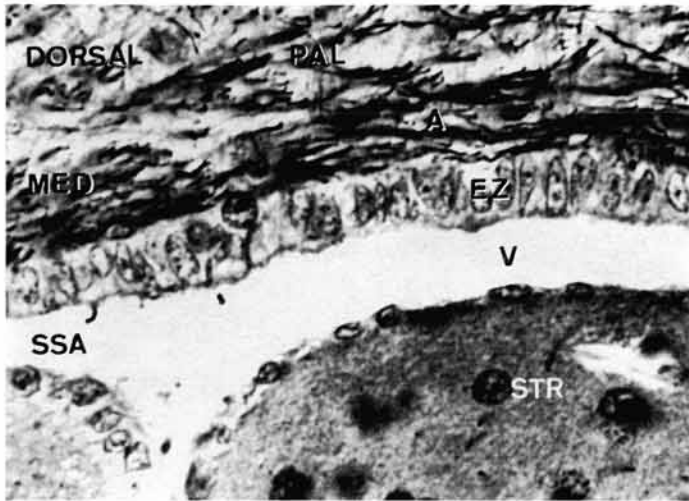


Abb. 6. Ventrikel, dorsomedial, an den Sulcus septo-archipallialis anschliessend. Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1d). Der Ventrikelteil um den Sulcus septo-archipallialis bleibt ein Gebiet mit verändert ausgebildetem Ependym. Schlanke, hochprismatische bis zylindrische Zellen bilden die dichte Begrenzung des Ventrikellumens zu den darunterliegenden Alveusfasern. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 700$.

schieden gross ist. Wo sie häufig sind, ist auch ein apikaler Plasmasaum deutlich. An diesen Orten sind apikale Zellfortsätze von beträchtlicher Länge ausgebildet und im Präparat teilweise schopfartig zusammengefasst. Zipflig ausgebildete Zellen mit basalem Fortsatz finden sich vereinzelt um den Sulcus terminalis ventriculi.

Die vierte Schnittebene (Abb. 1d) – etwa in Höhe der ersten, zur kontralateralen Hemisphäre ziehenden Fasern der Commissura anterior – zeigt subpallial eine Verdünnung des ependymalen Zellagers (vgl. Abb. 5). Die Zellschicht ist einschichtig aufgelockert, die Kerne zeigen sich kleiner und flacher, viele davon liegen mit ihrem grössten Durchmesser parallel zum Ventrikel. Um die Kerne besteht nur ein schmaler Zytoplasmasaum. Von diesem Bild bleibt der direkt am Sulcus septo-archipallialis liegende Teil ausgenommen, wo die Zellen hochprismatisch bis zylindrisch sind und senkrecht zum Ventrikel angeordnet bleiben (Abb. 6). Der Sulcus lateralis weist weiterhin eine wechselnd dichte Zellanhäufung auf. Allgemein liegt um den Sulcus lateralis herum

eine dichter zusammengedrückte einschichtige Zelllage.

Die langgestreckten Zellen der ventralen Zona germinativa und der ventralen Ventrikelspitze werden von runden Formen abgelöst, Übergangsformen kommen vor.

Die dem subpallialen Ependym gegenüberliegende Seite des dorsalen Striatums weist in dieser Ebene eine individuell verschieden starke Zellverminderung auf. Zwischen einzelne Zellen oder Zellgruppen können sich kleine zellfreie Zwischenräume einschieben, so dass dieser Teil des Striatums durch weniger Ependymzellen vom Ventrikellumen abgegrenzt wird. Den zylindrischen Zellen am Sulcus septo-archipallialis liegen flache abgeplattete Zellen gegenüber. Auf Höhe der Commissura anterior zeigt die Auskleidung der Hemisphärenventrikel nun eine Anordnung, welche sie bis weit nach kaudal fast unverändert beibehält. Bemerkenswert bleibt dabei die weniger dichte Anordnung der Zellen im Bereich des dorsalen Striatums, doch bleibt der Sulcus lateralis weiter von dichter liegenden Zellen mit runden Kernen umgeben,

Abb. 7. Palliales und striatales Ependym. Frontalschnitt, etwas frontal des Foramen inter-ventriculare. Das subpalliale Ependym wird von perlschnurartig angeordneten Zellen mit kleinem bis mittelgroßem Nukleus gebildet. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 680$.

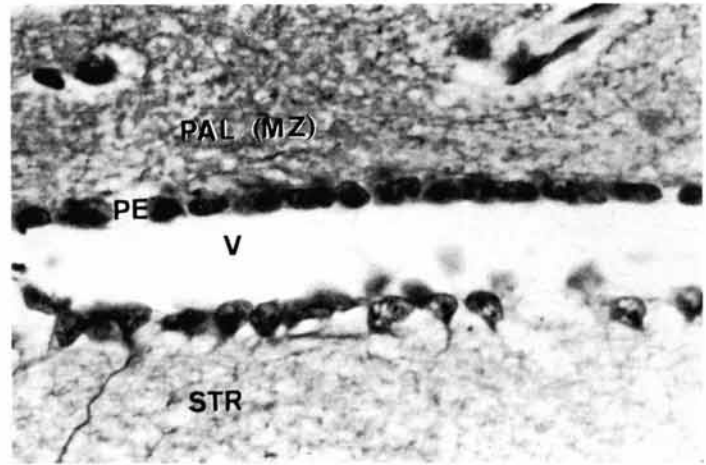
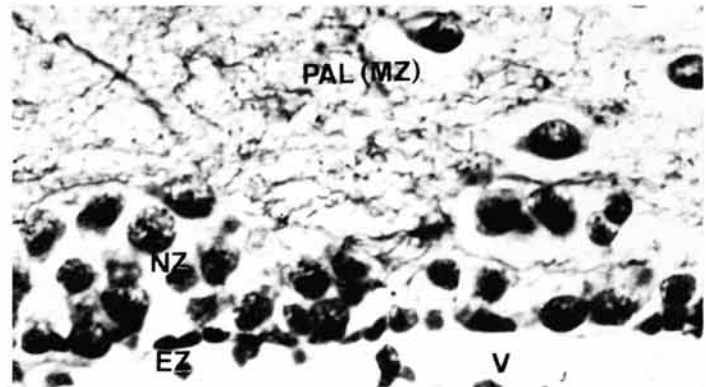


Abb. 8. Subpalliales Ependym. Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1d). Grosse neuronale Zellen sind in das Ependym eingeschoben. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 800$.



zwischen welche sich einzelne zipflige Zellen mit langem basalem Fortsatz einschieben können.

Das subpalliale Ependym zeigt sich mit perlschnurartig angeordneten Zellen (Abb. 7), deren Kerne nur kleine bis mittlere Durchmesser erreichen. Vor allem unter dem Cortex dorsalis sind einzelne, oder Gruppen von grossen Zellen direkt zwischen die Ependymzellen eingeschoben (Abb. 8), an anderen Stellen liegen solche Zellen (bei welchen es sich um die schon erwähnten neuronalen Zellen handelt, welche ventrikelnah verbleiben) zu Hau-

fen dem Ependym unmittelbar an. Am Sulcus septo-archipallialis, unter dem kleinzelligen Anteil des Cortex medialis, verbleiben die schmalen, dicht stehenden zylindrischen Zellen als hoher Epithelsaum (Abb. 6, 9). Manche Schnitte zeigen zusätzlich sehr schmale und hohe Zellen sowie keulenförmige Zellen mit basalem Fortsatz. Das Faserlager zwischen Ependym und Kortex zeigt besonders an der dorsomedialen Umbiegung des Cortex medialis kräftige, lange, radiär gerichtete Fortsätze, welche bis zur kortikalen Schicht reichen. Die basalen Ependymfortsätze durchdringen senk-

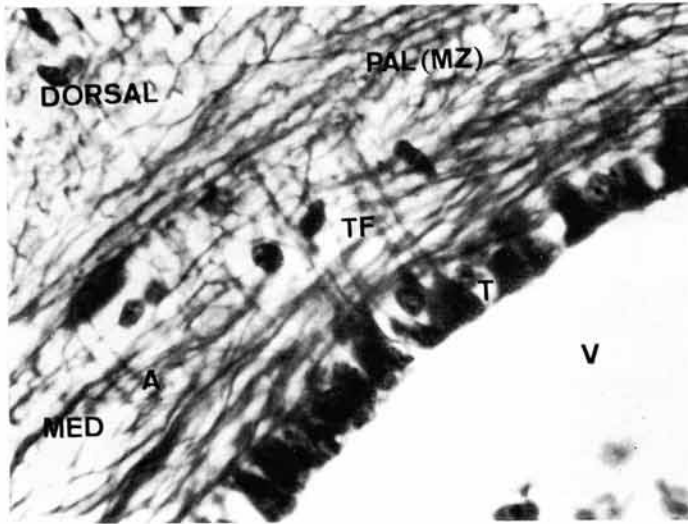


Abb. 9. Mediale Ventrikelauskleidung. Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1d). Die unter dem dicksten Teil des Palliums gelegenen Tanyzyten des Ependyms, nahe dem Sulcus septo-archipallialis, lassen lange Fortsätze erkennen, welche nach peripher zur kortikalen Schicht ziehen. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 800$.

recht die subependymale Schicht der Alveusfasern (Abb.9). Am Septum, ebenso wie an der lateralen Ventrikelkante des Striatums, gibt es gegenüber dem vorigen Bild keine Änderungen. Das etwas aufgelockerte Ependym besteht aus kubischen Zellen mit abgeplatteten, teils runden Zellkernen. In der kaudalen Hemisphärenhälfte wird die Umgebung der ventralen Ventrikelspitze vorwiegend von kleineren Zellen mit rundem Kern und basalem Fortsatz gesäumt. Apikale Zellfortsätze sowie ein schmaler Zytoplasmasaum sind meist ausgebildet.

In der fünften Schnittebene (Abb. 1e), auf Höhe des Foramen interventriculare und kaudal davon, erreicht der Ventrikel seine grösste Ausdehnung. Er umfasst den kaudalen Pol des Striatums und Nucleus sphaericus vollständig. Das Ependym ist an dieser Stelle um den gesamten Ventrikel einschichtig angeordnet. jedoch unterscheiden sich Stellen mit dichter von solchen mit weniger dichter Lagerung der Ependymzellen, welche individuell verschieden ausgeprägt sein können. Ependym-

verdichtungen finden sich vor allem unter den Cortices lateralis und dorsalis. In das Ependym des letzteren sind auch hier Perikarien von grossen Nervenzellen eingeschoben.

Der Sulcus lateralis ist in dieser Querschnittshöhe nicht mehr vorhanden. An seiner Stelle sind vielmehr schmale Zellen zu erkennen, deren Zellkerne senkrecht zum Ventrikelumen stehen. Der Sulcus septo-archipallialis bleibt ebenfalls durch schmale, senkrecht zum Ventrikel stehende Zellen charakterisiert, obwohl vermehrt Zellen mit rundem Nukleus anzutreffen sind. Aufgelockert bleibt das Ependym an der striatalen Seite des Ventrikels. Es kommen sowohl Zellen mit rundem, als auch solche mit abgeflachtem Kern vor. Ventral am Ventrikel überwiegen Zellen mit rundem Kern und basalem Fortsatz. Das kaudale Ende der Seitenventrikel wird von denselben Zellen mit rundem Kern umgeben, welche auch die zahlreichen Falten und Einbuchtungen des Ventrikels in diesem Bereich auskleiden. Dazwischen eingeschobene langgestreckte Zellen sind selten. Die Zellkerne insgesamt

sind eher als chromatinarm anzusehen. Der Nukleolus ist klein, aber deutlich erkennbar; ein Schlussleistennetz konnte nicht sicher identifiziert werden.

Diskussion

Die Befunde am Ependym der anderen Gehirnventrikel, wie sie eingangs geschildert wurden, liessen erwarten, dass auch die Auskleidung der Seitenventrikel der Fransenfingereidechse keine einheitliche Ausbildung zeigt. Die ependymale Zellschicht ist von frontal nach kaudal in Areale unterschiedlicher Prägung aufgeteilt, die sich wenigstens annähernd bestimmten Zellgebieten des Telenzephalon zuordnen lassen. Es weist demnach das Ependym im Gebiet des Palliums andere Merkmale auf als dasjenige in der Region des Striatums, doch zeigen sich auch innerhalb dieser Areale Änderungen von frontal nach kaudal. Die grösseren Unterschiede finden sich im vorderen Teil der Hemisphäre, während die Gebiete kaudal ein mehr einheitliches Bild aufweisen. Die verschiedenen Sulci (Sulcus lateralis, Sulcus septo-archipallialis, Sulcus terminalis) lassen mit einer dichteren Zelllagerung ein eigenes Zellmuster erkennen.

Die um den Sulcus septo-archipallialis gelegenen (Abb. 9, 10) dunkel angefärbten und langgestreckten Zellen können als Tanyzyten eingestuft werden, wie sie *Horstmann* [1954] charakterisiert. Neben diesen ependymalen Tanyzyten finden sich an diesen Stellen tiefer liegende Zellen gleicher Form, die man als extraependymale Tanyzyten bewerten kann (Abb. 10). Sie liegen in einem Gebiet, wo die Hemisphärenwand vom Sulcus septo-archipallialis über die dorsale Biegung des Cortex medialis ihre grösste Dicke erreicht. *Horstmann* [1954] stellt ebenfalls extraependymale

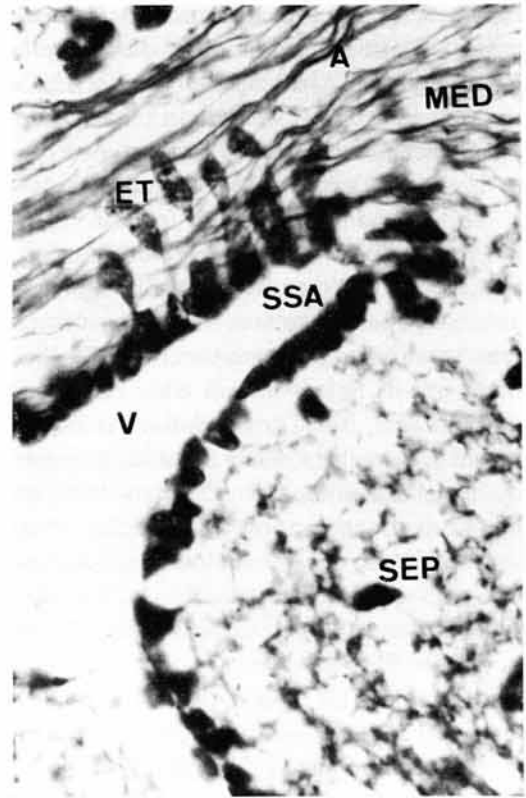


Abb. 10. Sulcus septo-archipallialis. Frontalschnitt (entsprechend Abbildung 1d). Zellen mit länglichen Zellkernen (extraependymale Tanyzyten?) greifen mit Fortsätzen zwischen das Ependym ein. *Acanthodactylus pardalis*. AK. $\times 760$.

Tanyzyten an sehr dicken Wandabschnitten fest. Ausser den Zellen selbst sind zahlreiche Fortsätze erkennbar, welche vom Ependym ausgehend die Schicht der Alveusfasern durchbrechen und zur Zelllage des medialen Kortex ziehen. Die Zahl der Zellfortsätze ist dort am grössten, wo die Wand am stärksten ausgebildet erscheint. An verschiedenen Stellen kann der Abgang solcher Zellfortsätze von den langgestreckten Ependymzellen, den Tanyzyten (Abb. 9), direkt beobachtet werden. An ande-

ren Stellen sind die radiären Fortsätze entweder schnittbedingt oder durch die senkrecht dazu liegenden Alveusbündel von der Ependymzelle abgedrängt worden. In keinem anderen Gebiet konnten basale Fortsätze von Ependymzellen von solcher Länge gefunden werden.

Spricht man den hier gefundenen Tanyzyten eine Stoffwechsel- oder Stofftransportfunktion zu, so fragt sich, weshalb sie hier so zahlreich und am weitaus mächtigeren Striatum kaum oder überhaupt nicht in Erscheinung treten. Beim Versuch einer Erklärung lohnt es sich, den Cortex medialis etwas genauer zu betrachten. Seine Zellschicht besteht aus einer sehr kompakten Zellmasse mit runden Kernen, sogenannten Körnerzellen. Diese sind vom Ventrikel durch Faserzüge getrennt, während zur Hirnoberfläche ein zellfreies Stratum zonale liegt. Die Vaskularisation im kortikalen Bereich scheint weniger stark ausgeprägt zu sein als im mächtigen Striatum, wo eine starke Kapillarisation vorliegt. Nimmt man nun die Fähigkeit zum Stofftransport bei Tanyzyten an, so könnten sie im Gebiet des Cortex medialis eine wichtige Vermittlerrolle zwischen Liquor cerebrospinalis und den Neuronen der kortikalen Schicht spielen. Es ist nicht bekannt, über welche Distanz sich die Fortsätze der Tanyzyten im Reptiliengehirn erstrecken können. Sollte ihre Ausdehnungsmöglichkeit jedoch begrenzt sein, so wäre denkbar, dass die Dicke des Palliums noch im Bereich der Leistungsfähigkeit dieser Zellen liegt, die Mächtigkeit des Striatums jedoch bereits darüber hinausgeht. Es ist vorstellbar, dass im mächtigen Striatum der Stofftransport durch die gute Kapillarisation und die eingestreuten Gliazellen gewährleistet ist und dieses Gebiet somit auf Ependymzellen mit langen basalen Fortsätzen verzichten kann. Demnach müsste das striatale Ependym nur eine verminderte Transportfunktion erfüllen. Tat-

sächlich entspricht dieses Ependym demjenigen mit regressiver Modifikation nach *Fleischhauer* [1957]; es besteht in diesen Gebieten vorwiegend aus kubischen, oft auch endothelartigen, flachen Zellen. Obgleich individuelle Unterschiede in der Zelldichte des striatalen Ependyms vorkommen, ist doch der aufgelockerte, wenig dichte Zellsaum vorherrschend, wie ihn *Schulz* [1969] auch bei *Lacerta agilis* gefunden hat. Die Beobachtung des völligen Ependymschwundes, wie sie *Fleischhauer* [1957] beim Thalamus der Schildkröte machen konnte, lässt sich für das Striatum der Eidechse jedoch nicht feststellen. In Fällen, in welchen das Ependym der dorsalen Ventrikelkante mit demjenigen des Striatums verklebt ist, reißen beim Schneiden des Blockes öfters die Ependymzellen des Striatums ab, was als Hinweis auf fehlende oder ungenügende Verankerung mittels basaler Zellfortsätze in tieferen Schichten verstanden werden kann und gut zur Vorstellung der geringeren Funktion dieser Zellen passt.

Die um die ventrale Ventrikelauskleidung, den Sulcus terminalis und das Gebiet der Zona germinativa ventralis gelegenen Zellen bilden eine weitere Zone unterschiedlicher Ependymausbildung: In frontalen Abschnitten der Hemisphäre zeigt das Ependym einen grösseren Zellreichtum, wobei zwischen Zellen mit ovalen oder langgestreckten Zellkernen solche mit kleineren, runden Kernen liegen. Am ventralen Sulcus sind apikale Zellfortsätze oft deutlich erkennbar. Sie ragen als lange Wimpernschöpfe weit in das Ventrikellumen vor. Es ist denkbar, dass die Zellfortsätze der Ependymzellen des am weitesten ventral gelegenen Ventrikelteils zum Transport der Ventrikelflüssigkeit beitragen. Da der Liquor cerebrospinalis des Eidechsengehirns auch Nährfunktionen besitzt, könnte auch an eine Durchmischungsfunktion der

Zilien gedacht werden. Auch an den Ependymzellen der ventralen Ventrikelauskleidung konnten individuelle Unterschiede festgestellt werden. Nicht bei allen Tieren war der Anteil von Zellen mit länglichem Kern und basalen Fortsätzen gleich gross. Verschiedentlich kamen vermehrt Zellen mit runden Kernen oder Übergangsformen vor.

Schulz [1969] vermutet im unterschiedlichen Ependymbau eine unterschiedliche Differenzierungshöhe des Ependyms. Diese Möglichkeit soll auch hier Beachtung finden, besonders was die Zellunterschiede frontal und kaudal am Ventrikel betrifft. Dabei möchten wir der kaudalen Ventrikelauskleidung einen höheren Differenzierungsgrad zusprechen als den im frontalen Teil liegenden Zellen. Was die individuellen Unterschiede betrifft, könnte unterschiedliches Ependym auch auf unterschiedliche Aktivität hinweisen. Es müsste geprüft werden, ob bei Veränderung der Lebens- und Zustandsbedingungen dieser wechselwarmen Tiere im Ependym signifikante Änderungen erkennbar werden, ob sich etwa Temperaturänderungen oder Unterschiede im Tag-Nacht-Rhythmus bemerkbar machen.

Das Merkmal der Polymorphie trifft nur für die späte postembryonale Matrix zu [Schulz, 1969], was bei unseren adulten Tieren bestätigt ist. Es bleibt schwierig zu entscheiden, auf welcher Differenzierungshöhe sich Ependymzellen befinden [Kirsche, 1967]. Solche Schwierigkeiten bestehen auch bei der Beurteilung des die dorsale Ventrikelkante auskleidenden Ependyms. Diese Ventrikelauskleidung besteht an sich aus wenig unterschiedlichen Zellen, doch sind in verschiedenen Gebieten, so besonders unter dem Cortex dorsalis, Zellen mit grossen runden Zellkernen entweder zwischen die Ependymzellen eingeschoben, so dass sie direkt an das Ventrikellumen angrenzen, oder sie sind als kleinere

oder grössere Zellhaufen unter das Ependym eingelagert [Unger, 1906; Hetzel, 1974]. Diese Zellen werden oft als postembryonale Matrixreste mit primitivem Differenzierungsgrad [Kirsche, 1967; Senn, 1968] und als ventrikelnah liegende Neurone gedeutet [Hetzel, 1974].

In der vorliegenden Untersuchung an *Acanthodactylus pardalis* wird aufgezeigt, dass das Ependym der Seitenventrikel Zonen unterschiedlicher Ausbildung zeigt. Die Vermutung liegt nahe, dass die einzelnen Gebiete unterschiedliche Aufgaben beim Stofftransport und Stoffwechsel zwischen Gehirn und Liquor zu erfüllen haben. Wie diese Aufgaben im einzelnen aussehen und ob einzelnen Zonen, etwa um den Sulcus septo-archipallialis und Sulcus terminalis, besondere Bedeutung hinsichtlich ihrer Funktion beizumessen ist, kann lichtmikroskopisch nicht geklärt werden.

Zusammenfassung

In den Seitenventrikeln von *Acanthodactylus pardalis* lassen sich verschiedene Ependymzonen unterscheiden, deren Übergänge fließend sind und die nicht scharf voneinander abgegrenzt werden können. Der frontale Pol der Hemisphäre zeigt ein ziemlich gleichartig ausgebildetes Ependym, dessen Zellen dicht zusammenliegen. Zellfortsätze sind nicht erkennbar. Weiter kaudal ist die Ventrikelauskleidung mehrfachen Änderungen unterworfen, es treten vermehrt längliche Zellkerne auf. Orte unterschiedlicher Ependymauskleidung sind die Ventrikelsulci. Zunächst stellt der Sulcus terminalis eine Zone dicht stehender Zellen dar, deren Kerne in einzelnen Abschnitten mehr runde, in anderen mehr langgestreckte Formen annehmen. Apikaler Zytoplasmasaum und apikale Zilien sind häufig deutlich ausgebildet. Sulcus lateralis und Sulcus septo-archipallialis werden von dicht zusammenliegenden Zellen eingefasst. Das Gebiet unter dem Cortex medialis, gegen den Sulcus septo-archipallialis, weist Tanyzyten mit langen basalen Fortsätzen auf. Das Ependym des dorsalen Striatums zeigt sowohl dorsal als auch lateral am Ventrikel Zonen mit aufge-

lockerten und wenig dicht liegenden Zellen. Die Orientierung der Zellkerne zur Ventrikeloberfläche ist verschieden, wobei sich vor allem im Bereich des Septums und der gegenüberliegenden Wand des Striatums Zellkerne finden, deren Achsen nicht mehr senkrecht, sondern parallel zum Ventrikel liegen.

Literatur

- Feldberg, W. and Fleischhauer, K.: Penetration of bromphenol blue from the perfused cerebral ventricles into the brain tissue. *J. Physiol., Lond.* 150: 451–462 (1960).
- Fleischhauer, K.: Untersuchungen am Ependym des Zwischen- und Mittelhirns der Landschildkröte (*Testudo graeca*). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 46: 729–767 (1957).
- Fleischhauer, K.: Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen an der Faserglia. I. Beobachtungen an den Wandungen des Hirnventrikel der Katze (Seitenventrikel, III. Ventrikel). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 51: 467–496 (1960).
- Fleischhauer, K. und Petrovicky P.: Über den Bau der Wandungen des Aquaeductus cerebri und des IV. Ventrikels der Katze. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 88: 113–125 (1968).
- Hetzel, W.: Die Ontogenese des Telencephalons bei *Lacerta sicula* (Rafinesque), mit besonderer Berücksichtigung der pallialen Entwicklung. *Zool. Beitr.* 20: 361–458 (1974).
- Horstmann, E.: Die Faserglia des Selachiergehirns. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 39: 588–617 (1954).
- Kanig, K.: Einführung in die allgemeine und klinische Neurochemie (Fischer, Stuttgart 1973).
- Kirsche, W.: Über postembryonale Matrixzonen im Gehirn verschiedener Vertebraten und deren Beziehung zur Hirnbauplanlehre. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 77: 313–406 (1967).
- Lenhossek, M.v.: Der feinere Bau des Nervensystems (Fischer, Berlin 1895).
- Leonhardt, H.: Über ependymale Tanycyten des III. Ventrikels beim Kaninchen in elektronenmikroskopischer Betrachtung. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 74: 1–11 (1966).
- Leonhardt, H.: Ependym, in *Serba Zirkumventrikuläre Organe und Liquor*, pp.177–190 (Fischer, Jena 1969).
- Leonhardt, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchung der postembryonalen ventralen Matrixzone des Kaninchengehirns. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 85: 161–175 (1972).
- Léranth, C.S. und Schiebler, T.H.: Über die Aufnahme von Peroxidase aus dem 3. Ventrikel der Ratte. Elektronenmikroskopische Untersuchungen. *Brain Res., Osaka* 67: 1–11 (1974).
- Magari, S.; Akashi, Y. und Asano, S.: Über die feinstrukturelle Veränderung im Ependym des III. Ventrikels des Kaninchens bei experimenteller Blockade des zervikalen Lymphsystems. *Acta anat.* 85: 232–247 (1973).
- Mitro, A. und Schiebler, T.H.: Über die Entwicklung regionaler Unterschiede im Ependym des 3. Ventrikels der Ratte. *Anat. Anz.* 132: 1–9 (1972).
- Oksche, A.: Histologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ependyms, der Glia und der Plexus chorioidei für den Kohlenhydratstoffwechsel Oksche, A.: Histologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ependyms, der Glia und der Plexus chorioidei für den Kohlenhydratstoffwechsel des ZNS. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 48: 74–129 (1958).
- Papouschek, K.: Untersuchung am Ependym von Amphibien. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 42: 148–164 (1937).
- Romeis, B.: *Mikroskopische Technik* (Oldenburg, München 1968).
- Senn, D.G.: Über das optische System im Gehirn squamater Reptilien. *Acta anat.* 65: supp. 52 (1966).
- Senn, D.G.: Bau und Ontogenese von Zwischen- und Mittelhirn bei *Lacerta sicula* (Rafinesque). *Acta anat.* 71: suppl. 55 (1968).
- Schulz, E.: Zur postnatalen Biomorphose des Ependyms im Telencephalon von *Lacerta agilis agilis* (L.). *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 84: 111–152 (1969).
- Takeichi, M.: The fine structure of ependymal cells. Part II. An electron microscopic study of the soft-shelled turtle paraventricular organ with special reference to the fine structure of ependymal cells and so-called albuminous substance. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 76: 471–485 (1967).
- Unger, L.: Untersuchungen über die Morphologie und Faserung des Reptiliengehirns. I. Das Vorderhirn des Gecko. *Anat. Hefte* 31: 269–438 (1906).

Eingegangen: 1. November 1975.

Dr. Wolfdieter Hetzel, Anatomisches Institut der Universität Bern, Bühlstrasse 26, CH-3012 Bern (Schweiz)