

theoretischen Betrachtungen eröffnet er allerdings bedeutend weitere Horizonte, in Bezug auf das thatsächliche Material aber dürfte ich einen Schritt weiter gekommen sein. [77]

## Apáthy's Lehre von den leitenden Nervelementen.

Von Dr. **Tad. Garbowski,**

Privatdozenten der Zoologie an der Universität in Wien.

In den achtziger Jahren war es, als die damals allgemein herrschende Lehre von direkter centripetaler und centrifugaler Nervenleitung einer neuen Anschauung weichen musste, die ihr Entstehen namentlich den verblüffenden histotechnischen Erfolgen Golgi's verdankte. Anstatt der postulierten, ununterbrochenen Verbindungsbahnen zwischen den centralen und peripherischen Polen des Nervensystems, bekam man überall jene zierlichen Bilder zu sehen, wie sie durch Metallimprägnationen und durch vitale Methylenblaufärbung hervorgerufen werden. Man sah deutliche Verästelungen der Ganglienzellen und des Leitenden, welche sich eng umspinnen, ohne unmittelbare Verbindungen einzugehen, und als Neuronen, als isolierte Glieder der Leitungsbahnen aufgefasst wurden. Diese, eigentlich nur für höhere Tierformen geltende Neuronenlehre hat hervorragenden Histologen — es sei hier nur der Name Retzius' genannt — zu höchst dankenswerten topographischen Schilderungen Anlass gegeben und findet gegenwärtig in der Wissenschaft allgemeinen Anklang, als ein bedeutender Fortschritt im Vergleiche zu den Anschauungen der früheren Periode.

Es ist daher leicht begreiflich, dass eine kürzlich erschienene Publikation, welche der neuen Lehre in wichtigsten Punkten geradezu den Boden entzieht, Aufsehen erregen musste und dass sie geeignet wäre, wie vorher die Arbeiten Golgi's, in der Nervenkunde eine neue Aera zu inauguriern. Ich meine hier die umfangreiche Abhandlung<sup>1)</sup> Apáthy's, dessen meisterhafte Präparate letzthin auf dem III. Zoologenkongresse zu Leiden vorlagen und von sämtlichen Kongressteilnehmern bewundert wurden. Im folgenden will ich die nunmehr geordneten und theoretisch ergänzten Befunde des genannten Histologen in gedrängterer Darstellung mitteilen, um auch diejenigen Leser, die aus Zeitmangel zu dem etwas mühsamen Studium der eingehenden Originalausführungen nicht schreiten können, mit den wichtigsten Resultaten Apáthy's bald bekannt zu machen.

Die Frage danach, wo das leitende Element in nervösen Systemen zu suchen wäre, wird in der Arbeit gar nicht erörtert. Zusammen mit Golgi, Cajal, Retzius, Pflüger, Lenhossék, Flemming und unzähligen anderen Histologen sieht auch Apáthy das Leitende in der anatomischen Einheit der Primitivfibrillen. Die Ansicht einer verschwindend kleinen Minorität der Autoren, mit Leydig an der Spitze, das Leitende liege anderswo, z. B. im Hyaloplasma, ließe sich etwa mit der Ansicht

1) Stefan Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mitteilung. Mit 9 Tafeln. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. XII, S. 495—748, Taf. 23—32, Berlin 1897.

van Gehnchten's vergleichen, welcher bei der Muskelkontraktion die Hauptrolle nicht den Muskelfibrillen, sondern der Zwischensubstanz zuteilt<sup>1)</sup>.

Apáthy beschäftigt sich zunächst mit der Frage nach der Herkunft des Leitenden.

Es wird gewöhnlich angenommen, dass Ganglienzellen überhaupt jene fibrillogene Matrix sind, die ihre faserigen Produkte in bestimmte, aus Scheiden und Hüllen bestehende Bahnen hineinwachsen lässt und sie centralwärts, bezw. gegen die Peripherie verbreitet. Die Ausdrücke Ganglienzelle und Nervenzelle können dabei promiscue gebraucht werden.

Anders bei Apáthy. Seit jeher unterscheidet er zwischen matrikalen Nervenzellen und den lediglich physiologisch thätigen Ganglienzellen. Diese zweierlei Zellen, zusammen mit der dritten Art, den Gliazellen, sind nur phylogenetisch auf eine und dieselbe ursprüngliche Zellform zurückzuführen. Ihre ursprünglich gleiche Prospektivität hat sich mit der Zeit infolge ungleicher Entwicklung einzelner Anlagen beträchtlich verändert. Die Ganglienzellen produzieren das, was geleitet werden soll, den nervösen „Tonus“: die Gliazellen produzieren das Hüll- und Stützwerk; die Nervenzellen aber sind die Bildner dessen, was leiten soll, d. i. der Nervenfibrille. Hiemit steht im Einklang der wesentliche Unterschied in der Histologie und Histogenie aller dieser Zellen. Andererseits können gewisse Zellen, die anfänglich bloß leitende Primitivfibrillen liefern, im erwachsenen Tiere (Hirudineen) nur noch Gliafasern bilden, und eine derartige Erscheinung ist nicht merkwürdiger, als wenn eine Zelle neben einem spezifischen Zellprodukte auch eine deutlich ausgeprägte Zellmembran, also ein anderes Protoplasmprodukt zu liefern im Stande ist (S. 583).

Der Nachweis der Nervenzellen im ausgewachsenen Systeme bietet einige Schwierigkeiten. Beim Suchen von bestimmten Zellen pflegt man die Aufmerksamkeit in erster Linie auf das Vorhandensein von entsprechenden Kernen zu richten. Der Verf. geht entschieden zu weit, wenn er behauptet, dass wir auch bei völligem Mangel von Kernen, die wir als Kerne der Nervenzellen beanspruchen könnten, doch nicht berechtigt wären, die Existenz von besonderen Nervenzellen in Abrede zu stellen. Was ließe sich da nicht alles einer Theorie zuliebe in die uns vorliegenden, thatsächlichen Bilder hineindeuten! Es lassen sich übrigens die benötigten Kerne in allen Teilen des Nervensystems auffinden. Namentlich bei Hämateinfärbung kann man sämtliche vorhandene Arten der Kerne mit Leichtigkeit unterscheiden. Neben den gewöhnlichen Kernen des bindegewebigen Neurilemms, der Muskelfasern und des den Perineuralsinus umgrenzenden Epithels (Epineurium anderer Autoren), existieren noch zwei weitere Kernarten, die namentlich in der Größe von einander abweichen. Die einen erreichen im Durchmesser höchstens 4, gewöhnlich nur 2  $\mu$ , liegen nach Art von Wanderzellen überall im Nervensysteme zerstreut, zwischen den Ganglienzellen, im Gliawerk des Centralsystemes und der Commissuren, in Nervenfasern etc. und werden für umgewandelte Leukoocyten erklärt. Die anderen, 10–16  $\mu$  messenden Kerne von runder oder eiförmiger Gestalt sollen den fibrillogenen Nervenzellen angehören. Sehr

1) Anatom. Anzeiger, 1887, II. Bd. Vergl. S. 799: „Il ne peut avoir de contractilité sans réticulum isotrope“.

klar sind sie in den peripherischen Nerven zu betrachten. Ein solcher Kern liegt stets im Lumen der Nervenfasern, inmitten eines kleinen, spindelförmigen Plasmahofes und erinnert am meisten an Kerne der Muskelfasern; doch sind die letzteren reicher an Chromatin und besitzen eine etwas schwächere Membran. Je nach der Lage im Nervensysteme werden sie als Mediankerne, Konnektivkerne, Packetkerne und Nervenkerne schlechthin (in peripherischen Nerven) unterschieden.

Was den Zellkörper selbst anbelangt, so dürfte es in den meisten Fällen kaum gelingen, sein Gebiet sicher zu bestimmen. Der Kern bleibt zwar erhalten, der zugehörige Körper erscheint jedoch im reifen Nervensysteme vielfach umgewandelt. In Querschnitten deckt er sich am wahrscheinlichsten mit dem Umfange einer Nervenspindel. Leider wird die nähere Ermittlung der topographischen Verhältnisse durch bedeutende Komplikationen erschwert. Einerseits wird man an Querschnitten gewöhnlich weit weniger Nervenkerne als Nervenfasern finden, andererseits ist es fraglich, ob eine Nervenspindel in ihrem ganzen Verlaufe das Produkt einer einzigen Matrixzelle ist, oder ob sich mehrere solche Nervenzellen in der Längsrichtung aneinander reihen, um eine Spindel, beziehungsweise eine Kette von Spindeln, hervorzubringen?

Schon das Zählen der Nervenspindeln an sich ist recht umständlich. Die nebeneinander verlaufenden Aeste einer Nervenspindel können mit Nervenfasern anderer Nervenspindeln in einer gemeinsamen Gliascheide eingeschlossen liegen. Auch sind zwischen den Nervenspindeln wirkliche Anastomosen nicht selten, die gewöhnlich einen sehr geringen Winkel mit den Spindelaxen bilden, so dass sie mit den übrigen Nervenfasern beinahe parallel verlaufen. Ferner ist es nicht ausgeschlossen, dass die eine Nervenfasern zusammensetzenden Primitivfibrillen verschiedener Herkunft sind, somit teilweise in das Gebiet fremder Spindeln hineingeraten. Das Eine können wir mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass die beschriebenen Kerne in der Mitte ihrer Zellen gelegen sind, ähnlich wie es mit den in der Mitte zwischen zwei Ranvier'schen Einschnürungen befindlichen Kernen der Schwann'schen Scheide der Fall ist, so dass der centrifugale und der centripetale Teil der Nervenzelle sich die Waage halten.

Alle diese Fragen, mit denen wir uns hier nur deshalb näher befassen, weil sie thatsächlich den am meisten angreifbaren Teil Apáthy'scher Lehre bilden, könnten nur an der Hand entwicklungsgeschichtlicher Studien positiv gelöst werden. Davon sind wir aber leider noch weit entfernt. Um im werdenden Organismus die Nervenzellen im Stadium morphologischer Intaktheit und beginnender Nervenproduktion nachzuweisen, müssten wir über Methoden verfügen, die produzierten Elementarfibrillen färberisch zu isolieren. Nun wollte dies bis jetzt auch dem Verfasser trotz seiner virtuos ausgearbeiteten Technik der Nachvergoldung nicht recht gelingen. Offenbar sind die jugendlichen Nervenbahnen für die Goldtinktion noch nicht besonders empfänglich oder aber verlieren sie diese Eigenschaft im Verlaufe der Behandlung.

Unabhängig davon behält gleicherweise die vom Verfasser gegebene Darstellung des Fibrillenverlaufes in vielen Punkten ihre Giltigkeit, mag man mit seiner neurogenetischen Theorie einverstanden sein oder nicht. Obwohl die Existenz der

Fibrillen von einzelnen Forschern, wie z. B. von Bütschli und Leydig<sup>1)</sup>, gelungen wird, treten sie mit geradezu verblüffender Deutlichkeit an verschiedensten Präparaten zutage. Max Schultze wird als der einzige bezeichnet, der die Fibrillenstruktur zuerst wirklich erkannt hatte, obwohl auch er die Fibrillen weniger sehen als vielmehr bloß ahnen konnte; direkt gezeigt wurden sie von Kupffer und zwar in markhaltigen Wirbelnervennerven. Diese Neurofibrillen entstehen in den geschilderten Nervenzellen ganz analog, wie Myofibrillen in den Muskelzellen. Stets in das erzeugende Somatoplasma der Zelle (Cytoplasma der Autoren) eingebettet und, von ihm geleitet, erstrecken sie sich nach innen zum Centralsysteme, nach außen zu den Sinnesepithelien in angeblich ununterbrochenen Zügen. Dabei geht die Differenzierung einzelner Teilstrecken einer Primitivfibrille in den hinter einander liegenden und protoplasmatisch bereits vereinigten Spindeln Hand in Hand mit der Vereinigung dieser Strecken zur einheitlichen Primitivfibrille vor sich. Jede solche Fibrille ist eine sowohl optisch, wie auch mechanisch isolierte anatomische Einheit und repräsentiert zugleich das spezifisch „Nervöse“. Demgemäß kommt vor ihrer Entstehung dem Organismus, respektive den Nervenzellen die nervöse Accidenz nur insoweit zu, als auch das Plasma der Muskelzellen die Fähigkeit besitzt, sich zu kontrahieren, lange bevor die echten Myofibrillen zur Entwicklung gelangen. Bei Lumbriciden und Hirudineen, auf die sich die Beobachtungen Apáthy's fast ausschließlich beziehen, scheinen in der That die centripetalen Partien der Nervenzellen und die entgegenstrebenden Fortsätze der Ganglienzellen in einer Zeit zu wachsen und sich mit einander zu verbinden, wo die Bildung der Neurofibrillen noch wenig vorgeschritten ist. So finden die letzteren in allen Körperteilen bereits vorbereitete Bahnen und die speziellen Verhältnisse der Lagerung und Umhüllung der Fibrillen in jenen cytoplasmatischen Fortsätzen hängen sozusagen sekundär von der physiologischen Funktion der Nerven ab.

Indessen wollen wir schon hier die Bemerkung einschalten, dass nicht alle zwischen den Ganglienzellen vorhandenen Anastomosen in reifen Systemen die nervöse Erregung in gleicher Weise zu leiten haben. Die bisherigen histologischen Methoden, die Metallimprägnation und die Methylenblaufärbung konnten hierüber keinen Aufschluss geben; an betreffenden Präparaten treten doch nur die Zellkonturen deutlich hervor, während die feinere Struktur der verbindenden Brücken von den stark tingierenden Stoffen vollständig verdeckt wird. Es giebt übrigens so dünne, Fibrillen-führende Verbindungen, dass sie mit Hilfe jener Methoden gar nicht dargestellt werden können. Daraus erhellt, wie mannigfache Irrtümer bei derartiger Untersuchung dem Beobachter unterlaufen müssen. Es lassen sich beispielsweise in der Darmwand von *Pontobdella* verschiedene Typen der Anastomosierung leicht demonstrieren. Auf Taf. XXVIII (Fig. 10) bildet der Verf. ein diesbezügliches Präparat ab, an welchem die Fibrillen mit ungläublicher Schärfe hervortreten. Eine Ganglienzelle liegt hier seitlich am Nerv, gerade dort, wo er sich in zwei Aeste spaltet; eine andere Zelle legt sich an den einen Ast an, verbindet sich aber durch eine sehr dünne Protoplasmabrücke auch mit dem zweiten. Würde man bloß diese topographischen Verhältnisse berücksichtigen, dann müsste

1) Letzthin (Herbst 1897) auch von H. Held.

man wohl auf eine ebenso innige Verbindung des Leitenden unter den Zellen und Nerven schließen; die vervollkommnete Methode zeigt uns jedoch, einerseits, dass die nervösen Zuleitungen teilweise aus verschiedenen Richtungen erfolgen, andererseits, dass die betreffenden Nerven nur zum Teil die Ganglienzellen innervieren, weil gewisse Fasern über jene Zellen ohne intimen Kontakt hinüberziehen. Außerdem findet man in der Mitteldarmwand der *Pontobdella* Ganglienzellen, deren Fortsätze zu einem Nervenzuge zusammentreten oder mehrmals mit einander verschmelzen, und auch Zellen, deren Leiber in einer gemeinsamen Cellealgruppe aufgehen. An anderen Objekten werden noch anderweitige, oft sehr komplizierte Verbindungsarten beobachtet.

Die Art der Verteilung des Leitenden in den cytoplasmatischen Bahnen ist, wie ich es schon erwähnt habe, von der physiologischen Funktion eines Nervenzuges abhängig. Auch diese Einzelheiten waren mit Hilfe bisheriger Methoden nicht gut darstellbar. In histologischen Lehrbüchern wird es gewöhnlich angegeben, man sei nicht im Stande, die motorische oder sensorische Natur der Nerven zu erkennen; lediglich auf deren Länge könne man aus dem Umfange des Stranges schließen.

Bevor wir den Bau der Nerven beschreiben, müssen wir jedoch die Kategorien der Fibrillenzüge kennen lernen, wie sie sich aus Apáthy's Präparaten ergeben. Eine einzelne Nervenfibrille, die physiologische Einheit, die nur in besonders günstigen Fällen als anatomische Einheit — und auch da nicht ganz zweifellos — zur Beobachtung gelangt, wird Elementarfibrille genannt. Gewöhnlich sieht man mehrere solche Elementarfibrillen zu einem stärkeren, optisch stets isolierbaren Strange zusammentreten, den man als leitende Primitivfibrille schlechthin bezeichnet. Der protoplasmatische Fortsatz, welcher eine einzelne oder mehrere Primitivfibrillen enthält, heißt Nervenfasern. Die Nervenfasern sind in einem Nerven gewöhnlich in Mehrzahl vorhanden und entsprechen entweder unmittelbar den fibrillo-genen Nervenspindeln, oder deren Aesten, falls sich eine Spindel in Fortsätze spaltet, welche nicht aus dem Nerv als Seitennerven austreten, sondern zu einander in paralleler Lage in dem nämlichen Nervenstrange verbleiben.

Aus den nach verschiedenen Methoden hergestellten Präparaten ersieht man zunächst, dass die Primitivfibrillen stets dasselbe Bild darbieten. Sie nehmen überall einen mehr oder weniger wellig gewundenen Verlauf und nur in gedehntem Zustande, z. B. in ausgespannten Membranen erscheinen sie schnurgerade, „wie mit dem Lineal gezogen“. Dieser Unterschied im Verlaufe ist als Anpassung der nicht elastischen, also nicht dehnbaren Primitivfibrillen an die Formveränderungen des Körpers aufzufassen, da die Unterschiede um so größer sind, je größer die Kontraktilität der Körperteile. An allen Primitivfibrillen entstehen in der Regel Varikositäten. Es sind durch Reagentien hervorgerufene Artefakta, welche die Fibrillen selbst nicht betreffen, indem sie bloß unregelmäßigen Quellungen und Schrumpfungen der umscheidenden Plasmasubstanz ihre Entstehung verdanken. Manchmal sind an Primitivfibrillen auch kleine Schlingen und Zerfaserungen zu beobachten, die im lokalen Voneinanderweichen der Elementarfibrillen ihren Grund haben<sup>1)</sup>. (Vergl. das beiliegende Diagramm bei V u. Z.)

1) Varikosität macerierter Muskelfasern ist ebenfalls allein der interfibril-

Das hauptsächlichste Merkmal sensorischer Nervenzüge besteht darin, dass hier mehrere Primitivfibrillen von einer gemeinsamen Membran umhüllt werden. Auf diese Weise entstehen nervöse Schläuche, die von weicher Interfibrillärsubstanz erfüllt sind und verhältnismäßig starke Wände besitzen. Auf Querschnitten durch solche sensorische Bahnen erblickt man eine Anzahl schwarzer verschieden großer Punkte, welche den einzelnen, in der Grundsubstanz eingebetteten Fibrillen entsprechen. Je nach der Stärke und Anzahl der eingeschlossenen Fibrillen lassen sich zwei Kategorien sensorischer Schläuche — wenigstens bei Anneliden — unterscheiden. Die einen führen zahlreiche Fibrillen, von denen einzelne auffallend stärker sein können als die übrigen; als Beispiele möge man die sogen. Neurochorde von *Lumbricus* betrachten. Die andere Art enthält viel dünnere Bündel der schwächsten Fibrillen, die in Nerven überhaupt vorkommen; auch hier sind die Umrisse der Gliascheide stets sehr scharf und deutlich und die Perifibrillärsubstanz bei Evertbraten myelinhaltig.

Im Gegensatz zu sensorischen Nerven kommt bei motorischen Nerven der Würmer jeder einzelnen Primitivfibrille, die sich allerdings sehr mächtig entwickeln, eine besondere Gliahülle zu, so dass auf Transversalschnitten im Centrum der von der Glia umschriebenen Kreise nur je ein schwarzer Punkt zu sehen ist; das Myelin erscheint auf die Gliawände beschränkt.

Der sonstige Bau ist bei sensorischen und motorischen Nerven gleich. Die aus den einzelnen Gliaschläuchen gebildete Nervenfasern wird von einer beträchtlichen Neurillemmscheide eingeschlossen, welche einiges Myelin enthält. Inbetreff des Letzteren hebt Apáthy hervor, dass es in allen Nerven enthalten ist und dass die diesbezüglichen Unterschiede im Nervenbau lediglich in der verschiedenartigen Verteilung des Myelins ihren Grund haben. Ich verweise hier auf die Ansichten Th. Boveri's u. a., die im Myelin ein fettartiges, lichtbrechendes und halbflüssiges Sekret besonderer accessorischer Bindegewebsdrüsen erblicken. Auf die Neurillemmlage folgt eine doppelte äußere Nervenscheide mit dem dazwischen liegenden Perineuralsinus.

Im Anschluss an obige Untersuchungen an Würmern, wurden auch Nerven von *Lophius*, *Leander*, *Astacus*, also von Arthropoden und Vertebraten berücksichtigt und auf die für die Anneliden geltenden Verhältnisse zurückgeführt. So wurden die kolossalen Axenzylinder dorsaler Wurzeln bei Fischen als sensorische Nerven der ersten Kategorie erkannt, während die blassen Remak'schen Fasern, welche besonders im Bereiche des Sympathicus Geflechte bilden, den zweiten Typus repräsentieren. Auch an zahlreichen anderen Stellen des Werkes werden namentlich die *Lophius*-Nerven zum Vergleiche herangezogen, nichtsdestoweniger glaube ich, dass in dieser Richtung ein Mehr der Abhandlung eher genützt als geschadet hätte.

Nachdem wir den Bau der Nervenbahnen kennen gelernt haben, verfolgen wir das Schicksal des Leitenden im Centralsysteme und an der Peripherie, in den Perceptionszellen und Sinneszellen. Dieses Thema wird in den umfangreichsten Kapiteln der an Einzelschilderungen überreichen

lären Substanz zuzuschreiben. — Vergl. Stef. Apáthy, Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? Biol. Centralblatt, Bd IX, 1889—1890, S. 537.

Arbeit erörtert. In unserer Darstellung müssen wir uns schlechthin auf die allgemeinsten und interessantesten Resultate beschränken und nur hier und da auf diejenigen Stellen des Originals hinweisen, wo der Leser das Nähere nachschlagen kann.

Das Leitende erstreckt sich entweder als rein sensorische und rein motorische Nerven oder als gemischte Nerven, welche alle drei Faserarten enthalten, von der Peripherie des Körpers unmittelbar oder aber erst, nachdem die Fibrillen eine oder mehrere peripherische Ganglienzellen passiert haben, zu den Ganglienzellen des centralen Bauchmarkes. Dieselben Fibrillen, welche von einer gegebenen Nervenzelle einer centralen Ganglienzelle zugeleitet wurden, können sich sehr oft noch viel weiter erstrecken, wobei ihre Matrix dieselbe Nervenzelle bleibt. In zahlreichen anderen Fällen übergehen sie kontinuierlich in Fibrillenzüge, die jenseits der Ganglienzelle von anderen Nervenzellen geliefert werden. Auf der Strecke zwischen der peripherischen und centralen Station können sich mehrere solche Entstehungscentren des Leitenden befinden. Bei höheren Tieren vermehrt sich stets die Zahl der Nervenzellen, die sich aneinander reihen und kontinuierliche Erregungsbahnen herstellen.

Zum Studium des Leitenden im Centralsysteme sind besonders die birnförmigen gestielten Ganglienzellen der Hirudineen geeignet. Indem wir das ganze Kapitel über die Stütz- und Hüllvorrichtungen perzipierender Zellen der Kürze halber überschlagen, wollen wir von der Organisation dieser Ganglienzellen nur das Vorhandensein blasser, perinukleärer Centrosomen erwähnen. Das Verhalten der eintretenden Primitivfibrillen wird vom Verf. sehr minutiös geschildert und durch mannigfache Spezialfälle illustriert. Die Verästelung der Fibrillen oder, richtiger gesagt, ihr Auseinanderweichen kann schon in den Fortsätzen beginnen oder erfolgt erst im Somatoplasma der Zelle selbst. Die immer feiner werdenden Fibrillen (wahrscheinlich handelt es sich hier schon um die eigentlichen Elementarfibrillen) durchsetzen das Zellplasma in verschiedener Weise, indem sie ein korbartiges Geflecht oder Gitter bilden, welches in verschiedener Tiefe in dem Zellkörper eingelagert sein kann. In dieser Beziehung kann man bei Hirudineen zwei Haupttypen von Ganglienzellen unterscheiden. Ich will es speziell betonen, dass diese Typen nur eine rein histologische Bedeutung haben können, da z. B. sowohl die größten im Systeme vorkommenden als auch die kleinsten Ganglienzellen miteinander ein und demselben Typus angehören. In dem einen Falle beschränkt sich das erwähnte Fibrillenkörbchen auf die äußere chromatische Zone der Zelle. Im anderen Falle entwickelt sich außer dem peripherischen Geflechte ein inneres tiefer gelagertes Körbchen, welches den Zellkern eng umspinnt und mit dem äußeren mittels mehr oder minder radiär verlaufenden Brücken in Verbindung steht. Einzelne Gitterwerke können unter einander auch dadurch differieren, dass sich zwischen den Fibrillen oft Anastomosen herausbilden, die dem ganzen Gebilde außerordentliche Zierlichkeit verleihen. Niemals enden die Fibrillen frei im Somatoplasma der Zelle; wo auf Präparaten freie Endstücke im Gitterwerke zu sehen sind, da handelt es sich dort bloß um durchschnitene Gitterdrähte. Ebenso sind auch etwaige lose Fibrillenstückchen aufzufassen.

Nachdem die leitenden Elementarfibrillen, die gewöhnlich in einem Zuleitungsstrange vereinigt, oder in zwei dünnere Bündel getrennt, in die

Zelle hineindringen, den Zelleib in Form des geschilderten Geflechtes oder Gitters durchsetzt haben, verlassen sie die Ganglienzelle in derselben, weder vermehrten noch verminderten Anzahl, dagegen stets in anderer Gruppierung. Ableitende Bahnen sind in der Regel in Mehrzahl vorhanden; zu einem einzigen, dann aber besonders starken Fortsatze treten sie nur dann zusammen, wenn er direkt in einen peripherischen Nerv übergeht. Viele Ganglienzellen besitzen zwei ableitende Fortsätze, andere sind neben einem Hauptfortsatze mit einer Anzahl kleiner, schwächerer Nebenfortsätze ausgestattet.

Die austretenden Primitivfibrillen begeben sich entweder unmittelbar in Drüsen, Muskeln, Blutgefäße und sonstige Innervationsgebiete, oder gelangen noch vorher in andere Ganglienzellen, wo sie sich in der bekannten Weise aufsplintern. Im Folgenden wollen wir die einzelnen Formen der peripherischen Nervenverbreitung näher betrachten.

Motorische Nerven bilden bekanntlich, bei Muskelfasern angelangt, scheibenförmige Wülste, welche aus einem dichten, feinkörnigen, stark tingierbaren Somatoplasma bestehen, sich mäßig in die Muskelfasern einsenken und an mehreren Stellen mittels feiner, sich zwischen die kontraktile Leisten hineinschiebender, protoplasmatischer Brücken mit dem Medullarprotoplasma zusammenhängen. Diese Wülste haben an Längsschnitten, z. B. bei Muskeln der *Pontobdella*, eine spindelförmige Gestalt, an Transversalschnitten sind sie mehr knopfförmig.

Sie waren bis jetzt allgemein für motorische Nervenendigungen gehalten. Die Sache verhält sich indessen anders. Während die Perifibrillärsubstanz nicht tief in den Wulst hineindringt und an seinem Aufbau geringen Anteil nimmt, durchsetzen die Neurofibrillen sein Inneres und innervieren die kontraktile Fasern viel inniger, indem sie sich in subtile, stets T-förmig divergierende Zweige verästeln, welche immer feiner werden und sich je nach dem Präparate verschieden weit verfolgen lassen (S. 686), ohne ein förmliches Gitter zu bilden. Intramuskuläre Fibrillen verlassen die Muskelfasern und bilden ein (eher vermutetes als direkt beobachtetes) Elementargitter. Von großer Tragweite ist auch der Befund, dass intramuskuläre Fibrillen verschiedener Muskelfasern sich mit einander durch wirkliche Anastomosen verbinden können.

Andere Histologen, welche dieselben Objekte in dieser Richtung studiert haben, namentlich Rohde, auf dessen Einwürfe ich weiter unten noch zurückkommen werde, wollen einen solchen Sachverhalt nicht zugeben. Sonst glaube ich aber hervorheben zu müssen, dass verwandte Befunde in der Litteratur bereits niedergelegt sind, so z. B. diejenigen Rouget's<sup>1)</sup> über den Verlauf motorischer und sensorischer Nervenfasern in Muskeln.

Das Verhalten anderer peripherischer Nerven wurde in verschiedenen Sinneszellen, in gewöhnlichen Stütz- und Deckepithelzellen, ja sogar in den Lymphkapillaren und in Sammelblasen der Segmentalorgane sehr eingehend verfolgt. Am Wege dahin haben viele Nerven peripherische Ganglienzellen zu passieren, manchmal mehrere solcher Zellen nacheinander. Der Fibrillenverlauf kann sich hier insofern komplizieren, als sich zwischen den stets im Innern der Neurilemmhülle gelagerten, birnen-

1) Vergl. C. Rouget in: Comptes rendus de l'Acad. Sc. Paris, T. CXXIII.

förmigen oder rundlichen Ganglienzellen öfters Anastomosen ausbilden, wie dies in ganz analoger Weise bei Ganglienzellen des Centralsystems der Fall ist. Die oben erwähnten Ganglienzellen in der Darmwand von *Pontobdella* hält Apáthy für ein wirklich „klassisches Objekt“ zum Studium solcher leitenden und nichtleitenden Anastomosen. Auch zwischen Ganglienzellen und Sinneszellen wurden Anastomosen beobachtet.

Die Innervierung der Sinnesnervenzellen weicht von derjenigen der Ganglienzellen zunächst dadurch ab, dass hier stets nur eine Nervenbahn in die Zelle eindringt, bzw. die Zelle centripetal verlässt, während in die Ganglienzellen in der Subintestinkette des öfteren mehrere Nervenfasern eindringen, zumal in den Fällen, wo dieselben Nervenfasern mehrere Ganglienzellen innervieren. Anastomosen sind allerdings auch bei Sinneszellen, sowohl den cylindrischen subepidermalen als den tiefer gelagerten, anzutreffen. Der Nerv dringt in die Zelle stets von dem proximalen Pole ein, gelangt ohne Verästelung bis zum Kern, umgreift ihn mit einem engen körbchenartigen Gitter und setzt sich nach neuerlicher Vereinigung auseinandergewichener Fibrillen in dem schlauchförmigen Zellkörper distalwärts fort.

Ganz besonders interessant ist die Tafel XXIX des Werkes, welche die wertvollen Beobachtungen über das völlig unbekanntes weitere Schicksal der peripherischen Fasern illustriert. Es werden dort einige Fälle abgebildet (z. B. in Fig. 7), deren nähere Schilderung im Texte keinen Zweifel darüber aufkommen lässt, dass „nicht selten bloß ein kleiner Teil der zu einer stärkeren Primitivfibrille vereinigt eingetretenen und das perinukleäre Neurofibrillengitter bildenden leitenden Elementarfibrillen in der Sinneszelle bleibt; der weitaus größte Teil tritt aus der Sinneszelle heraus und erscheint in Form von sich verzweigenden Neurofibrillen zwischen den Epithelzellen, wo er wahrscheinlich an der Bildung eines intraepithelialen Neurofibrillengitters teilnimmt“ (S. 657). Die Innervierung bietet also in den Präparaten recht mannigfache Bilder. Meistens lässt sich die den distalen Teil der Cylinderzelle durchziehende axiale Primitivfibrille nicht weiter verfolgen. In günstigen Fällen sieht man aber, wie sie die Zelle verlässt und sich in der Subcuticula dicht unter der Körperoberfläche netzförmig ausbreitet. Mitunter zweigt vor dem distalen Ende der Sinneszelle von dem axialen Fibrillenbündel ein Nebenast ab, der, wie alle sonstigen peripherischen Nerven, mit Gliamembran und einem perifibrillären Mantel versehen, sich zwischen gewöhnlichen Epithelzellen bis zu der Subcuticula durchwindet, um an dem wahrscheinlich aus Elementarfibrillen gebildeten Gitter teilzunehmen. Man findet übrigens Nerven, welche die Sinneszellen gar nicht berühren, sondern sich direkt in die Subcuticula begeben. Völlig neu dürfte die Beobachtung sein, dass auch gewöhnliche Epithelzellen, die sich von sonstigen Deckzellen in keiner Hinsicht unterscheiden, mit Nervenfasern versorgt werden; es kommt auch in ihrem Zellkörper zur Bildung eines Fibrillengitters, doch wird ein engeres perinukleäres Körbchen stets vermisst.

Eine besondere Art der Sinneszellen bilden die Retinazellen der Hirudineen. Der umfangreiche Kern dieser Zellen ist gewöhnlich an die Seite geschoben, und den Hauptbestandteil der Zelle bildet ein rundlicher Glaskörper, welcher in seinem Innern in einer centralen Körnchenzone, dem sogenannten Innenkörper, birgt. Die Nervenfasern zerstreuen sich

auch in den Retinazellen gleich nach ihrem Eintritte und bilden namentlich an der Peripherie der Zelle ein dichtes äußeres Gitter; der Glaskörper wird von keinem engeren Körbchen umschlossen. Fibrillenhaltige Anastomosen wurden auch hier beobachtet. Interessant ist der Umstand, dass die Augeninnervierung bei den einen Hirudineen, wie bei *Pseudobranchellion* in der Belichtungsrichtung, bei anderen, wie bei *Aulastomum* und *Hirudo* gegen die Lichtrichtung stattzufinden pflegt.

Bei *Hirudo* ist es dem Verf. geglückt, auch die Innervation subepithelialer, muskelloser Gefäße zu eruieren. Die Nervenfasern umschlingen die Gefäße reifenförmig, was entfernt an die reifenförmigen Muskeln der Hepatopankreasdrüsen bei Amphipoden erinnern mag. Doch liegen hier die nervösen Fibrillen der Gefäßwand nicht von außen an, sondern befinden sich im Somatoplasma der Zellen selbst, welche hier etwas gestreckter sind als in der Endothelwand der Blutgefäße der Vertebraten. Die Maschen des Neurofibrillengitters sind quergestellt und rhombenförmig.

Eigenartig ist die Innervation der Harublase in den Nephridien. Es gelangen hier zwei Fibrillennetze zur Ausbildung. Das eine liegt im Bindegewebe der Blasenwand, das andere in den Epithelzellen selbst. Beide stehen mit einander durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung. Inbetreff des inneren Epithelnetzes ist zu erwähnen, dass es sich nicht auf einzelne Zellen beschränkt, vielmehr das Epithel als Ganzes, ohne Rücksicht auf Zellgrenzen, durchsetzt. Auch hier nehmen sich die meisten Neurofibrillen im Querschnittsbilde in Präparaten als dunkle Punkte aus, und erst durch das Heben und Senken des Tubus wird man der zickzackförmigen Linien gewahr, welche jene Punkte in schräg vertikaler Richtung mit einander verbinden.

Neurofibrillen glaubt Apáthy auch in den Zellen des Darmepithels gesehen zu haben.

Ein glänzendes Beispiel von der Sorgfältigkeit und Umsicht, mit welchen der Verf. seine Untersuchungen ausführt, giebt das umfangreiche Kapitel über den Verlauf der Fibrillen in den Flimmerzellen des Darmes (S. 697—708). Zum Studium wurden die Flimmerzellen in der Typhlosolis von *Anodonta* gewählt. Die Frage ist schon rein histologisch so interessant, dass ich dem Verf. mehr ins Detail folgen will; ich thue dies aber insbesondere deswegen, weil man hier, wie kaum an einer anderen Stelle des Organismus, die Ueberzeugung gewinnen könnte, dass peripherisch ausstrahlende Nervenfasern dennoch freie Endigungen an der Oberfläche der Epithelien besitzen.

Die früheren Untersuchungen Engelmann's, denen zufolge die Geißeln sich im Somatoplasma der Zellen fortsetzen [ähnlich wie dies nach K. Cam. Schneider bei den Wimpern des *Trichoplax* angeblich der Fall sein soll]<sup>1)</sup> und in tieferen Partien des Zellkörpers konvergieren, hat Apáthy schon vor Jahren vollauf bestätigt<sup>2)</sup>. Auch diesmal hat er in der Darmleiste der Teichmuschel die typischen pinselförmigen Gebilde im Somatoplasma beobachtet, konnte sich aber zugleich überzeugen, dass

1) Diesbezüglich erlaube ich mir auf meine „Morphogenetischen Studien“ zu verweisen.

2) Tanálmány a Najadéak Schövettanáról. In: Értkezések a Természettudományok köréből, k. M. T. Akad. XVI köt. VIII. Budapest 1884.

es Neurofibrillen sind. Das betreffende Präparat [Taf. XXVI, Fig. 7]<sup>1)</sup> zeigt uns bei 1500facher Vergrößerung mehrere Flimmerzellen, die in Celloidin geschnitten, mittels Nachvergoldung gefärbt und in Balsam montiert wurden. Die färberisch als dunkle Linie isolierte Primitivfibrille tritt von der Basis in die Zelle hinein, verstreicht an dem Kern vorbei, ohne Abgabe von Gitterästchen, und teilt sich dann in ein Bündel schwächerer, gleichmäßig dicker Fibrillen, welche fast parallelen Verlauf nehmen und hart an der Basis einzelner Geißeln bis in den ungefähr 3  $\mu$  starken Cuticularraum der Zellen gelangen. Betrachtet man das Bild in polarisiertem Lichte bei gekreuzten Nikols (Zellaxen unter 45° zu den Polarisierungsebenen des Polarisators), so bekommt man trotz des sehr dunklen Gesichtsfeldes diese Fibrillen als scharfe, glänzende, bronzefarbige Linien zu sehen, während die Geißeln matt entfärbt und fast unsichtbar werden. Nach Drehung des Zeigers des Analysators um 13° gegen die Zellenaxe (bei derselben Stellung dieser Axen) erscheinen die Neurofibrillen in dem bräunlichen Gesichtsfelde schwärzlich indigoblau und die Geißeln bleiben ziegelrot, wie bei der gewöhnlichen Beleuchtung (Auer'sches Glühlicht), nur ist der Farbenton etwas dumpfer. Daraus ergibt sich mit aller wünschenswerten Klarheit, dass die Pinselfibrillen allen sonstigen Fibrillen vollkommen entsprechen. Sie zeigen nämlich einen hochgradigen Pleochroismus, der sie auch bei Methylenblaubehandlung charakterisiert. Somit kann von einer direkten Fortsetzung dieser Fibrillen in die äußeren Geißelhaare nicht die Rede sein. Die Geißeln verhalten sich ja ganz anders, ähnlich den kurzen Zwischenhärcchen, die sich an den Zellgrenzen erheben. Nun kommt der Verf. auf die Vermutung, dass die Cilien den Cuticularsaum durchsetzen und im Somatoplasma in eine Differenzierung übergehen von derselben Form, wie der Fibrillenpinsel. Er erläutert diese Auffassung durch eine besondere Skizze (Taf. XXXII, Fig. 5). Die Stränge der Ciliendifferenzierung bilden am Cuticularsaume eine knopfförmige Erweiterung und verlassen den Zellkörper als freibewegliche Geißeln. Mit ihnen alternieren die Neurofibrillen (die auch unmöglich Myofibrillen sein könnten) und endigen in dem Cuticularsaume mit einem Knöpfchen. Apáthy hält aber eine Nervenendigung mittels eines Knopfes nicht für wahrscheinlich. Er sieht darin vielmehr Umbiegungsstellen der Fibrillen, die sich in der Cuticula in analoger Weise verästeln und ein cuticulares Neurofibrillengitter bilden können, wie in der Subcuticula an der Oberfläche des Körpers. Besondere Umstände verhindern vielleicht das Verfolgen dieser feinsten Ausstrahlungen.

Der Innervierungstypus der Flimmerzellen lässt sich nach dem Verf. an die Innervierung kontraktiler Muskelzellen zurückführen; ihm stellt er den uns bereits bekannten Innervationstypus sensibler Zellen gegenüber. Ich möchte hinzufügen, dass sich die Innervationsweise der Flimmerzellen ohne weiters aus der inneren Geißeldifferenzierung ergibt, vorausgesetzt, dass diese Differenzierung in der geschilderten Form wirklich existiert.

1) In dem mir gewidmeten Exemplare befindet sich bei der Figur die Randbemerkung, dass die farbigen Platten nicht genau aufeinandergelegt wurden und dass auch die Farbennüancen nicht ganz richtig wiedergegeben sind.

Das Verhalten der centripetal in den Ganglien zusammenlaufenden peripherischen Nerven ist ebenfalls recht verschieden. Viele Nerven gehen nach Eintritt in die Ganglien sofort in ein ungemein dichtes und feines, offenbar aus Elementarfibrillen zusammengesetztes Gitter über, wobei sie sich Y-förmig verästeln. Die Fibrillen vereinigen sich dann neuerdings zu stärkeren Bündeln, um zu den Ganglienzellen zu gelangen. Dickere sensorische Nerven der einen Art verzweigen sich mittels hirschgeweihförmiger Kolben, welche bis jetzt für Nervenendigungen gehalten wurden, und bilden in ihren feinsten elementaren Ausstrahlungen ebenfalls ein Elementargitter, in einer stark myelinhaltigen Grundsubstanz, worauf sie in Ganglienzellen desselben Ganglions einmünden. Dünnere sensorische Primitivfibrillen der anderen Art begeben sich ohne Gitterverästelungen durch die Längskommissuren zu Ganglienzellen, welche in entfernteren Ganglien liegen. Die drei großen, in allen vorderen Nervenwurzeln des Blutegels vorhandenen Nervenschläuche verhalten sich ähnlich wie die sensorischen Nervenfasern bei Wirbeltieren.

Dass die neuralen Gitter in den Ganglien aus Elementarfibrillen bestehen, lässt sich schon aus der extremen Feinheit ihrer Drähte ( $0.05-0.1 \mu$ ) vermuten. Sie sind möglicherweise schon in den noch unverästelten Nervenschläuchen als zarte Streifung wahrnehmbar. In den hirschgeweihförmigen Kolben werden sie von der Interfibrillärschicht eingeschlossen, die sich bei unvollkommener Methylenblautinktion oder bei Golgi's Imprägnationen allein zu färben pflegt. Aus ähnlichen Gründen wurde bis jetzt auch das netzförmige Gliawerk mit den eigentlichen Neurofibrillennetzen in den Ganglien vielfach verwechselt.

Während die beiden ersten Teile der Publikation sich mit der Darstellung der Einzelergebnisse des Autors und ihrer Begründung befassen, ist der dritte und letzte, nicht minder umfangreiche Teil der technischen Methodik gewidmet. Von Interesse sind davon namentlich Gedanken über die eigentliche Rolle, welche die Metallsalze und speziell die verwendeten Arten des Goldchlorids beim Kontakt mit organischen Geweben spielen. Immerhin bleiben wir im Unklaren darüber, was zu erfahren uns am meisten erwünscht wäre: die Ursachen der speziellen Affinität der Nervelemente zum Goldsalze ließen sich trotz der Fortschritte der Zoochemie nicht klar genug darlegen.

Apáthy arbeitet mit drei Methoden; er tingiert mit Methylenblau, mit Hämatein und mittels Vor- oder Nachvergoldung.

Seine Methylenblaumethode ist dieselbe geblieben, die er schon im Jahre 1892 beschrieben hat<sup>1)</sup>. Die Anfertigung und Fixierung von Methylenblauschnitten hat er nicht weiter verfeinert, da er sich oft überzeugen konnte, dass seine beiden anderen Tinktionsmethoden die Anwendung des Methylenblaus entbehrlich machen.

Seine Hämateinmethode erreicht zwar nicht den Vollkommenheitsgrad der Vergoldung, ist aber unter Umständen leichter auszuführen und leistet auch in speziellen Fällen bessere Dienste. Die Zusammensetzung der Apáthy'schen Hämateinlösung *IA* ist von früher her allgemein bekannt. Die tingierten Schnitte können nach Bedarf mit anderen Farbstoffen nach-

1) Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. IX, 1892, S. 15, 466 ff.

behandelt werden. Hierzu eignet sich besonders Rubin und Ammonium-pikrat, wie uns davon unter anderem die in Apáthy's neuester Arbeit über die Speicheldrüsen des Blutegels<sup>1)</sup> erzielten Resultate ein schönes Zeugnis geben.

Namhafte Vorteile bietet die Hämateinmethode dadurch, dass die Schnitte ohne Nachteil dicker sein können als bei Vergoldung, und ganz besonders dadurch, dass das Tinktionsmaterial ein längeres Einwirken des Alkohols verträgt, ohne an Färbbarkeit einzubüßen. Hämatein ist aber auch niemals im Stande, so starke Farbenkontraste bei tinktorieller Differenzierung der leitenden Elemente hervorzurufen, wie dies bei der Goldmethode der Fall ist. Außerdem haben die damit hergestellten Präparate darunter zu leiden, dass manche feinere Details, z. B. in den Sinnesepithelien, nach einiger Zeit durch Verblässen verloren gehen.

Die oberste Stelle nimmt daher die Goldmethode ein. Wenn sie sich auch bei anderen neurologischen Objekten ebenso bewähren wird, wie bei den Anneliden und den nicht wenigen Vergleichsobjekten, dann wird sie wahrscheinlich das Golgi'sche Imprägnationsverfahren verdrängen, weil sich mit ihr selbst die besten, von Ziehen, Obregia, Flechsig, Cox u. a. eingeführten Modifikationen der ursprünglichen Golgi'schen Methode, die demnächst ihr 25jähriges Jubiläum feiern könnte, nicht zu messen vermögen.

Leider hat Apáthy's Goldmethode mit der Methode Golgi's eine gewisse Launenhaftigkeit gemeinsam. Zum völligen Gelingen der Fibrillendifferenzierung sind mehrere Bedingungen erforderlich, deren Grenzen — wie bei der Temperatur und Belichtung — ziemlich eng gezogen sind, Bedingungen, die auch beim besten Willen des Praktikers nicht immer eingehalten werden können, weil auch von der Qualität des Goldchlorids und der Ameisensäure vieles abzuhängen scheint. Aber selbst in jenen Fällen, in denen die beabsichtigte eigentliche Wirkung ausbleibt, ist die Arbeitsmühe nicht vergeblich gewesen. Davon konnte sich auch der Schreiber dieser Zeilen, welcher dem Prof. Apáthy wertvolle technische Angaben zu verdanken hat, an so extrem verschiedenen Objekten, wie an *Trichoplax*- und *Ammocoetes*-Schnitten überzeugen. Die zart abgestuften Töne des eigenartig milden Purpurs des Goldchlorids erlauben alle sonstigen histologischen Differenzierungen im Präparate besser zu überblicken, als dies bei Anwendung der gewöhnlich gebräuchlichen Farbstoffe möglich wäre.

Mit Gold tingieren kann man entweder frische oder vorher fixierte und gehärtete Untersuchungsobjekte. Bei der Vorvergoldung werden die frischen Stücke in eine einprozentige Lösung von Aurum chloratum flavum eingelegt und dann nach 24stündigem Verweilen in einprozentiger Ameisensäure, behufs Differenzierung stark belichtet, wobei die Flüssigkeit unter Umständen gewechselt werden muss. Die Objekte vertragen vor der Vergoldung eine mehrtägige Mazeration im Drittelalkohol. Im Präparate färbt sich das Somatoplasma und die Interfibrillärs substanz; Kerne und kontraktile Primitivfibrillen fallen dagegen sehr blass aus; die Nerven haben eine intensive, dunkle, violettrote Farbe.

1) Beschaffenheit und Funktion der Halsdrüsen von *Hirudo medicinalis* L. mit Rücksicht auf die klinische Verwertung ihres Extraktes. In: Orvos-Természettudományi Értesítő. Kolozsvár 1897. Vergl. Biol. Ctbl., Bd. XVIII, S. 218.

Wichtiger und in ihrer Art unersetzlich ist die Nachvergoldung; sie lässt sich ebenso gut bei dünnen Membranen als bei Mikrotomschnitten anwenden. Man fixiert je nach Größe des Objektes 4 bis 24 Stunden in konzentrierter Sublimat-Kochsalzlösung oder in Sublimatalkohol. Für Wirbeltiernerven ist eine Zugabe einprozentiger Osmiumtetroxidlösung zu empfehlen. Sowohl die Fixierung selbst als alle damit verbundenen Manipulationen sollen möglichst kurze Zeit dauern, da man sonst Gefahr läuft, den spezifischen Zustand der Nerven, welcher sie für das Goldchlorid empfänglich macht, zu zerstören. Die Schnitte (7—10  $\mu$  stark) verweilen in der Goldlösung bis zu 24 Stunden, worauf sie in Ameisensäure einer möglichst starken, anhaltenden Belichtung durch Sonnenstrahlen bei niedriger Temperatur ausgesetzt werden. Vor dem Lackeinschluss kann man die Zellkerne mit Hämateinlösung nachfärben. Im Gegensatz zu der Vorvergoldung sind hier die Zellkörper und die Perifibrillärsubstanz nur wenig gefärbt, während Kerne und Fibrillen viel Farbstoff aufnehmen; die Nerven werden tief dunkel bis schwarz.

Objekte, die mit Gold behandelt wurden, zeichnen sich vor der Hämateinmethode außer den lebhafteren Farbenkontrasten auch dadurch aus, dass sie ohne Schaden selbst einer komplizierten Nachbehandlung unterzogen werden können. Der Nachteil der Methode liegt darin, dass sie nur bei sehr dünnen Objekten erfolgreich angewendet werden kann und dass der Erfolg durch die Einwirkung des absoluten Alkohols stets in Frage gestellt wird. —

Im Ganzen hat man den Eindruck, dass sich zur Vergoldung am besten die Nerven der Wirbellosen eignen. Vertebratennerven sind schwieriger als Primitivfibrillen differenzierbar; ebenso embryonale Nervelemente, wahrscheinlich Neurofibrillen *in statu nascendi* überhaupt. So erklärt es sich, warum Apáthy seine Studien mit besonderer Vorliebe an Hirudineen und Lumbriciden, die durch starke Primitivfibrillen charakterisiert sind, durchführte, und warum neurogenetische Untersuchungen der Zukunft vorbehalten bleiben.

Damit wäre der erste Teil meiner Aufgabe, Apáthy's Untersuchungen in gedrungener Form darzustellen, erledigt. Bei der außerordentlichen Reichhaltigkeit des Inhaltes konnte leider nur ein Teil der geschilderten Verhältnisse Berücksichtigung finden. Wenn ich auch bei Vorführung einzelner Befunde bestrebt war, die Darstellungen und Absichten des Verf. möglichst getreu wiederzugeben, konnte ich dem nach meiner Erachtung kaum sehr übersichtlichen Texte nicht folgen, sondern habe das Material anders gruppiert, um den Ueberblick des Ganzen zu erleichtern.

Da in fertiggestellten Abhandlungen besonders die durch Erwägung gewonnenen, theoretischen Resultate fast niemals nach historischen Momenten niedergelegt werden, so ist es in der Regel ziemlich schwer, den Gedankengang des Autors zu rekonstruieren und herauszufinden, wie eine umfangreiche Auffassung entstanden ist.

Nichtsdestoweniger nehme ich mit ziemlicher Sicherheit an, dass speziell die gelungenen Goldpräparate „terminaler“ Verästelungen des Leitenden zwischen kontraktilem Faseru in Muskeln und in der Subkutilla, wo sie von Sinneszellfibrillen herkommen, dem Verf. die ersten Anregungen zu der Vorstellung eines geschlossenen Nervennetzes gegeben haben. Später,

als er sich bestimmt sah, die gang und gäbe gewordenen Vorstellungen von dichotomischer Verästelung der Leitungswege aufzugeben, wurde jene Auffassung nur noch gefestigt. Sie bildet den Kern der ganzen Konjektur:

An manchen Stellen, wo bei Anwendung bisheriger Methoden eine Endigung der Erregungsbahn angenommen werden musste, existiert ein weitergehendes nervöses Fibrillenwerk. Diese Fibrillen lassen sich um so weiter verfolgen, je gelungener das Präparat. Folglich beruht die Erscheinung der Neuronengespinnte auf unvollkommener tinktorieller Isolierung des Leitenden. Neurofibrillen umspannen den ganzen Organismus als kontinuierliche Erregungsbahnen, alle Organe durchdringend. Sinneszellen und Ganglienzellen, an denen man das Ein- und Austreten der für das Leitende a priori gehaltenen Fibrillen scharf konstatieren kann, sind in dieses allgemeine Bahnennetz eingeschaltet. Sinneszellen sind ästhetische Gebilde. Ganglienzellen kommen teils in peripherischen Nervenzügen, namentlich in der Nähe von Sinneszellen als Schaltzellen vor, teils sind sie im Centralsysteme „wie Beeren“<sup>1)</sup> angehängt und hier besonders zahlreich. Ihre Funktion dürfte demnach im Bestimmen der Stromqualität und Intensität bestehen. Sie erfüllen also dieselbe Aufgabe wie elektrische Batterien im telegraphischen Netze. Als „galvanische Elemente“ (um bei einem Ausdrucke Paul Albrecht's zu bleiben) werden sie fortwährend durch Erzeugung des Nervenstromes in Anspruch genommen und reagieren auf Sinnesempfindungen durch Veränderungen des Stromes. Dem widerspricht gar nicht die Thatsache, dass auch durch physiologische Reize der Erregungstonus derselben Fibrillen sekundär geändert werden kann. Diese Inanspruchnahme der Ganglienzellen einerseits, die Lage der Fibrillen in der kernhaltigen Grundsubstanz der Nervenstränge andererseits, verleiten zu der hypothetischen Vermutung, dass die Fibrillen anderswo entstehen, und zwar in peripherischen Spindeln, deren Kerne als Matrixkerne anzusprechen wären. Der Umstand, dass die Fibrillen in den Spindeln in Mehrzahl vorhanden sind und zugleich mit Teilungen der Spindeln von einander divergieren, unterstützt noch die Annahme der Kontinuität der Fibrillen. Wahrscheinlich verhält sich die Sache bei den feinsten Verästelungen des Nervennetzes; offenbar gabeln sich die Fibrillen niemals, sondern zerfallen in immer feinere Züge, in die Elementarfasern. — Die Existenz leitender Anastomosen zwischen Ganglienzellen und im peripherischen Systeme lässt uns ebenfalls mit dem Neuronbegriffe aufräumen.

So ungefähr wird sich dieser Ideengang entwickelt haben. Möge mir der Verf. verzeihen, wenn sich meine Skizze mit der historischen Wahrheit nur unvollständig deckt.

1) Vergl. Biol. Centralblatt, Bd. IX, 1890, S. 646.

An dem beiliegenden Diagramme soll die Theorie Apáthy's, die ich vielleicht am passendsten, nach Analogie des Blutumlafes, Theorie des nervösen Kreislaufes nennen will, noch eindringlicher illustriert werden. Es sind im optischen Schnitte zwei neben einander stehende Ganglien aus dem Bauchmarke eines *Hirudo*-artigen Cölomiers dargestellt, nebst peripherischen Differenzierungen, welche verschiedenen Tieren entnommen wurden. Die richtigen Größenverhältnisse wurden in der Skizze völlig außer Acht gelassen. Auch die topographischen Beziehungen entsprechen nicht der Wirklichkeit. Bloß die hauptsächsten Momente des Fibrillenkreislaufes sollen hier ihren Ausdruck finden.

Mehrere spindelförmige, mit Kernen ( $nK$ ) versehene Nervenzellen, welche zum Teil sensorische ( $sS$ ,  $sS_2$ ), zum Teil motorische ( $mS$ ) Neurofibrillen führen, vereinigen sich zu dicken Strängen, um als seitliche Kommissuren in das centrale Nervensystem zu gelangen. Die sensorischen Spindeln  $sS_2VI$  u.  $sS_2VII$  veranschaulichen den Fall, wo die peripherische Erregungsbahn aus mehreren aneinandergereihten Nervenzellen zusammengesetzt ist. An der sensorischen Spindel  $sSI$  bemerkt man einen Nebensaft ( $a$ ), an der motorischen Spindel ( $mS$ ) eine mehrfache Verzweigung.

Die sensorischen Nervenspindeln  $sSII$  u.  $sSIV$  biegen bei  $EsSII$  u.  $EsSIV$ , longitudinale Richtung annehmend, in die Konnektive ein, um Ganglien, die im nächsten oder einem entfernteren Segmente liegen, zu erreichen. Die Nervenzelle  $sSII$  thut dies erst in dem Ganglion der anderen Seite, das Fibrillenbündel  $sSIV$  sofort nach Eintritt in das Centralsystem. An optischen Querschnitten ( $EsS$ ) sehen die Primitivfibrillen wie Punkte aus.

Die Fibrillen des gemischten oder sensorischen Bündels  $sSI$  gehen im Ganglion ( $GI$ ) zunächst in das Elementargitter ( $NN$ ) über. Aus diesem Gitter gelangen sie als Zuleitungsbündel ( $zV$  u.  $zVI$ ) zu Ganglienzellen, die in dem zweiten Ganglion liegen ( $GZV$  u.  $GZVI$ ).

Die sensorischen Fibrillen der Nervenspindel  $sSIII$  übergehen in ein Elementarnetz mit hirschgeweihförmigen Kolben ( $HG$ ); ein wieder vereinigttes Bündel, welches von diesem Gitter abgeht, innerviert die nächstliegende Ganglienzelle ( $GZVII$ ).

Die sensorische Nervenzelle einer anderen Art ( $sS_2VI$ ) geleitet ihre Fibrillen ohne Verästelungen direkt zu den benachbarten Ganglienzellen ( $GZI$  u.  $GZII$ ).

Die motorische Nervenspindel ( $mS$ ) entsendet ein Fibrillenbündel ( $mfI$ ) in die nächste Ganglienzelle ( $GZVIII$ ), ein anderes Bündel ( $mfII$ ) in eine Ganglienzelle im Ganglion der anderen Seite ( $GZIV$ ). Das ableitende Fibrillenbündel ( $mfIII$ ) begiebt sich aus dieser Zelle in eine weitere Ganglienzelle ( $GZII$ ). Das ableitende Bündel  $abII$  gehört zu der letztgenannten Zelle.

Die Ganglienzelle  $GZI$  ist in doppelter Weise innerviert; das eine Zuleitungsbündel ( $z_1I$ ) erhält sie aus der sensorischen Spindel  $sS_2VI$ , das zweite wird ihr aus dem Ganglion der anderen Seite zugeleitet ( $z_2I$ ).

In den Ganglienzellen bilden die Neurofibrillen entweder ein einfaches Netzwerk in der äußeren Zone des Zellkörpers, wie in Zelle  $GZV$  und  $GZVI$ , oder umspinnen den Zellkeru mittels eines zweiten, engeren, inneren Körbehens, wie dies z. B. in der Zelle  $GZVII$  zu sehen ist.



Motorische Fibrillen (*mNI* u. *mNII*) bilden an Muskelfasern, z. B. der *Pontobdella*, Wülste (*EP*), welche man bei der einen Muskelfaser (*Mf<sub>1</sub>*) im Querschnitte, bei einer zweiten (*Mf<sub>2</sub>*) im Längsschnitte dargestellt sind. Die Fibrillen strahlen aber in das innere der Muskeln hinein (*mNIII* u. *mNIV*), wobei sie sich T-förmig teilen (in den Muskelfasern *Mf<sub>3</sub>* u. *Mf<sub>4</sub>*). Sie verbinden sich mit einander mittels Anastomosen (*an*).

Primitivfibrillen der Nervenspinde *sSI* innervieren Sinneszellen und Epithelzellen. Sie verästeln sich oft in eingeschalteten peripherischen Ganglienzellen, die in Mehrzahl vorhanden sein können (*pGZI* u. *pGZII*), worauf sie sich in der Subcuticula (*sCu*) als Elementargitter verzweigen. Oder aber sie gelangen ohne Vermittlung von Ganglienzellen zu den tieferen Sinneszellen (*SZI*), beziehungsweise zu den cylindrischen, die Körperoberfläche (*Cu*) erreichenden Sinneszellen, welche sich mit jenen mittels Anastomosen verbinden können (*SZII*). Manche von diesen Bündeln lassen sich über die Zelle hinaus nicht weiter verfolgen (*SZII*, *SZV*). Bei manchen sieht man dagegen, wie sie in die Subcuticula hineingelangen, um sich zu verästeln, und zwar entweder die ganze Zelllänge durchmessend (*SZIV*) oder als ein Seitenzweig austretend (*SZIII*),

Auch gewöhnliche Epithelzellen (*DZ*) empfangen besondere Fibrillenbündel, die sich in ihrem Somatoplasma ausbreiten.

Ein sich dichotomisch teilendes Fibrillenbündel wird von der sensorischen Nervenzelle *sSIV* an zwei durch Anastomose verbundene Retinazellen des *Pseudobranchellion* (*Rx*) abgegeben. Die Fibrillen verästeln sich im Somatoplasma in der Nähe des Kernes (*K*) und des Glaskörpers (*GK*). Im Glaskörper der ersten Zelle (*Rx I*) erblickt man den Innenkörper, welcher in einer körnigen Zone eingebettet liegt. Die zweite Zelle (*Rx II*) enthält ein peripherisches Gitter, dessen Drähte meistens durchgeschnitten wurden.

In den Wimperzellen aus der Typhlosolis (*WZ*), die mit einem cuticularen Saume (*C*), Wimpern (*w*) und Zwischenhärcchen (*xH*) ausgestattet sind, strahlen die Fibrillen, mit Fortsetzungen der Geißeln alternierend, pinselförmig aus (*NP*) und endigen scheinbar mittels kleiner Knöpfchen.

(Das Fibrillenbündel, welches die Wimperzellen innerviert, zeigt Varikositäten (*V*) und Zerfaserungen (*Z*) im Fibrillenverlaufe.)

Sämtliche Primitivfibrillen erscheinen stark wellig gewunden, was sich durch völligen Mangel an Elastizität erklären lässt.

In Folgendem möchte ich mir einige kritische Bemerkungen über die oben auseinandergesetzten Ansichten Apáthy's erlauben.

Man wird mir vielleicht entgegenhalten, es sei nicht an der Zeit, Kritik an einer Lehre zu üben, die ja — wie offiziell verlautet — noch nicht vollständig publiziert wurde, wo namentlich der Verf. uns über seine wichtigsten Postulate eingehendere Aufklärung schuldet. Aber gerade darin sehe ich bereits eine Schuld des Autors. Auch handelt es sich mir um die Stellung, welche seine Annahmen bei gegenwärtigem Stande der Kenntnisse in der vergleichenden Histologie einnehmen, zumal der Verf. verschmäht hat, es selber zu thun.

Ich muss Apáthy's frühere, in diesem Blatte erschienene Dissert-

tation<sup>1)</sup> nochmals erwähnen. Schon damals hat Apáthy das Wesentlichste von seiner nunmehr ausführlich entwickelten Lehre mitgeteilt, namentlich in histologischer und histogenetischer Richtung. Und doch, obgleich beide Publikationen dasselbe Thema behandeln, dürften sie auf die meisten Leser recht verschiedenen Eindruck machen. In der vorläufigen Mitteilung befindet sich eine ziemlich genaue und sehr geistreiche Vergleichung der histologischen Natur der Nerven-fibrillen und der Muskel-fibrillen. Auch der Begriff der Nervenzellen wurde schon damals präzisiert. Dieser Begriff — sagte der Verf. — könnte erst dann als histologisch berechtigt angesehen werden, sobald man sich direkt überzeugen wird, dass die Fortsätze der Ganglienzellen die nach außen reagierenden Elemente des tierischen Organismus nicht erreichen und andererseits, dass die als Nervenzellen beanspruchten Elemente nicht erst sekundär in die Erregungsbahnen hineingelangen oder eingeschaltet werden. Von diesem Standpunkte aus entwickelte Ansichten, mit denen gegenwärtig auch die Anschauungen Sedgwick's beinahe übereinstimmen, waren sehr anregend, besonders angesichts der Beobachtung, dass die Ganglienzellen des Bauchstranges zur Zeit der Entstehung der leitenden Elemente gar keine Fortsätze zu haben scheinen.

Gegenwärtig verfügen wir bereits über eine Spezialschilderung, welche durch nicht weniger als 88 vorzügliche Abbildungen illustriert wird, und fühlen uns merkwürdigerweise viel weniger überzeugt als vor Jahren, wo wir sogar mit hypothetischen Auslassungen des Verf.'s über die Arbeitsteilung und Heraufdifferenzierung der Ganglien, der Muskeln, der Nervenmatrix aus Urektodermmzellen einer Blastaea oder Gastraea fürlieb nehmen mussten<sup>2)</sup>. Zu unserer heutigen viel skeptischeren Stimmung dürfte vielleicht die sichtliche Gewissenhaftigkeit bei Anfertigung der vorgeführten Bilder das meiste beigetragen haben, so paradox dies auch klingen mag. Damals erhielten wir einen Ueberblick über die Genese interessanter, histogenetischer Gedanken; heute handelt es sich hingegen um Nachweise.

Besonders der Begriff der fibrillogenen Nervenzellen dürfte unter Neurologen wenig Anklang finden. Es ist offenbar wenig bescheiden, subjektive Eindrücke zu verallgemeinern, doch dürfte es schwer halten, aus all den gebotenen, mitunter umfangreichen Bildern irgend einen neuen, positiven Anhaltspunkt für die Nervenzellenhypothese zu gewinnen. Es sollen sich diese Zellen häufig aneinanderreihen. Vergeblich würden wir aber nach einer Stelle suchen, welche uns zwei solche Zellen zeigen würde, deren Verschmelzung noch nicht völlig zum Austrag gekommen wäre. Und die Kerne der Nervenzellen anlangend, muss Prof. Apáthy selbst zugeben, dass ihre Natur in verschiedenster Weise auszulegen wäre. Die topischen Verhältnisse im Bau der Nervenzüge sind ja bei weitem nicht völlig klargelegt. Man könnte noch immer vermuten, dass jene ovalen Kerne den Gliaränden als Matrix angehören. Es sind wohl Neurilemmkerne bekannt, welche die strukturlose Schwann'sche Scheide produzieren und von einem ähnlichen Plasmahof umgeben sind, wie ihn die Kerne der Nervenzellen besitzen. Auch die terminologische Bezeichnung dieser Zellen ist nicht glücklich gewählt und es ist thatsächlich nicht einzusehen, warum der Verf. schon in seiner ersten Mitteilung die

1) Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? 1889.

2) a. a. O. S. 601.

von Ganglienzellen sowohl histologisch als physiologisch verschieden sein sollenden Elemente mit einem Namen bedachte, welcher seit jeher zur Bezeichnung der Ganglienzellen in der Litteratur eingebürgert ist. Die entscheidendsten Beweise für die Existenz und die besondere Rolle der postulierten Zellen würde meines Erachtens eine eingehende histotechnische Analyse ihres Somatoplasmas im Vergleiche mit der Beschaffenheit des Celleus der Ganglienzellen liefern; sitzen doch die Letzteren in den Endfortsätzen der Nervenzellen gewissermaßen eingesenkt, wie in flachen Kelchen. Der Verfasser liefert zwar diesbezügliche histologische Beschreibungen, doch wäre es erwünscht, noch vielseitigere Untersuchungen auszuführen, wie es etwa Held in seinen neurologischen Studien versuchte. Ich glaube, dass eine erschöpfende Kenntnissnahme von der Struktur der Endflächen der Achsencylinder und ihrer Endfüßchen am ehesten die Lösung der Frage ermöglichen würde, ob die Achsencylinderfortsätze als Produkt der Ganglienzellen oder der Nervenzellen anzusehen sind.

So lange dies aber nicht der Fall ist, so lange muss der Satz, welcher, — wie sich Camillo Golgi an einer Stelle ausdrückt — seit den Arbeiten Remak's und Deiter's zum Axiom geworden ist, seine Geltung behalten, dass nämlich jeder Achsencylinderfortsatz eine Ausstrahlung der Ganglienzelle darstellt.

Aber auch dann wäre es müssig, über den Ursprung und Ausdehnung nervenerzeugender Zellen zu streiten, so lange uns die geeigneten Methoden fehlen, die Sachlage im embryologischen, also histogenetischen Wege zu erschließen.

(Zweites Stück folgt.)

### C. Mez, Mikroskopische Wasseranalyse.

Anleitung zur Untersuchung des Wassers mit besonderer Berücksichtigung von Trink- und Abwasser. Berlin (J. Springer) 1898. Mit 8 Tafeln und vielen Textabbildungen. Preis: 20 Mk.

Die Untersuchung des Wassers auf seinen Gebrauchwert lag bisher fast ausschließlich in den Händen der Bakteriologen und Chemiker. Die dafür verwendete Methodik ist daher auch ausschließlich diesen beiden Wissenschaften entlehnt. Wenn deshalb Verf. an mehreren Stellen seines Buches darauf hinweist, dass die rein botanischen und zoologischen Methoden mehr als bisher zur Anwendung gelangen müssen, so wird er damit die Billigung aller derer finden, welche mit den jetzigen schablonenmäßigen Wasseruntersuchungen und ihren Folgerungen daraus unzufrieden sind. Wenn auch ähnliche Forderungen aus theoretischen Ueberlegungen schon häufig von Seiten der Botaniker erhoben sind, so fehlte es bisher durchaus an Versuchen, die auf dem Boden der Praxis erwachsen waren und diese Postulate durchzuführen geeignet erschienen. Diese Lücke hat Mez mit seinem Buche ausgefüllt. Nicht aus theoretischer Spekulation, sondern aus praktischer Thätigkeit ist es entstanden, deshalb ist es auch in erster Linie als Leitfaden für den Praktiker berechnet, dem die Aufgabe gestellt wird, ein Wasser auf seine Reinheit und damit auf seinen Gebrauchswert zu prüfen.

Der erste Teil des Buches umfasst diejenigen pflanzlichen und tierischen Organismen, welche sich im verunreinigten Wasser gewöhnlich vorfinden. Das Hauptgewicht ruht dabei auf den dichotomischen Schlüsseln,

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Garbowski Thaddäus

Artikel/Article: [Apáthy's Lehre von den leitenden Nervelementen. 488-507](#)