ich den Versuch mit derselben Kolonie mehrmals und immer mit dem gleichen Erfolg, nur mit dem Unterschied, dass keine Ameise mehr den Versuch machte, den Wall zu erklettern, und dass die Sache rascher ablief. Auch der besonders eifrige Arbeiter, der an einem leichten Knick im Abdomen kenntlich war, blieb jedesmal bis zuletzt.

Auch hier müssen wir schließen, dass diese *Fusca*-Arbeiter nicht blind automatisch und reflektorisch handelten; nachdem sie vielmehr die Erfahrung gemacht hatten, dass außerhalb des Nestes keine Angehörigen der Kolonie mehr zu finden waren, kehrten sie ins Nest zurück und kamen nicht mehr heraus, was sie doch vorher mehr als zehnmal gethan hatten. Reflexmaschinen sind zu solchem Verhalten nicht fähig.

Aus dem Mitgeteilten folgt noch die Bestätigung der Beobachtungen, nach denen die Arbeiter einer Kolonie in ihren Leistungen individuelle Verschiedenheiten aufweisen und dem Gesetz der Differenzierung durch Arbeitsteilung vielleicht in höherem Grade unterworfen sind, als wir es bis jetzt annehmen (vergl. auch Forel in Les Fourmis de la Suisse und Lubbock [a. a. O., S. 19 und 37ff.]).

Ludwig Stieda: Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts.

I. Teil: Von Sömmering bis Deiters.

In: Festschr. für C. von Kupffer, Jena 1899.

Ausgehend von der Ueberzeugung, dass die Kenntnis so vieler moderner Forscher sich nur auf die allerjüngsten Entwicklungsstadien beschränkt — sehr zum Nachteil eines höheren kritischen Standpunktes zu den Tagesfragen —, hat der Verf., der schon vor 40 Jahren auf diesem Gebiet seine Arbeiten begonnen hat, es unternommen, uns darzustellen, welchen Weg seiner subjektiven Meinung nach die Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern und ihren Beziehungen zu einander, sowohl im Centralorgan wie in den peripheren Nervenknoten seit Sömmering zurückgelegt hat, und welchen Anteil die einzelnen Forscher an der Zunahme unserer Kenntnisse gehabt haben. Da die meisten Zusammenfassungen fast nur die Entwicklung unserer Kenntnisse in neuester Zeit eingehend behandelt haben, erscheint ein ausführliches Referat der Stieda'schen Studie an dieser Stelle berechtigt.

In Sömmering's Werk „Vom Bau des menschlichen Körpers", 5. Teil, 1791, heisst es „Unter dem Vergrößerungsglase erscheint sowohl der graue, wie auch der markige Teil der Hirnmasse" (i. e. Gehirn, Rücken-

mark und Nerven) „als zähe, klebrige, träge, etwas durchsichtige, zusammenklebende Klümpchen oder Kügelchen". Kügelchen, die, wie es weiter heisst, wahrscheinlich kleiner als Blutkügelchen seien. Das Vorhandensein eines Nervensaftes („Lebensgeist"), der in Kanälen sich bewege — die andere damals diskutierte Meinung über die wesentliche Struktur des Nervensystemes — sei nicht zu erweisen. Hierin stützt sich S. natürlich auf ältere Forscher, von denen nur Giov. Mus. de la Torre, der Autor von der Lehre, dass das Nervensystem aus lauter größeren und kleineren, durchsichtigen, in den peripheren Nerven reihenweise angeordneten Kügelchen, schwimmend in einer klebrigen Flüssigkeit aufgebaut sei, und Prochaska, der durch die Annahme einer weichen, elastischen Zwischensubstanz von de la Torre abwich und uns eine Litteraturübersicht von Aristoteles bis auf diesen gegeben hat, angeführt seien. Die Nervenfasern haben beide Männer nicht gesehen, wohl aber ihr Zeitgenosse Felix Fontana, dessen Resultate Sömmering für bedeutungslos hielt. Alex. Monro's geschlängelte Fasern waren, wie er später selbst zugab, eine optische Täuschung, bedingt durch das benutzte Mikroskop, gleichwohl ist ihm vielfach das Verdienst zugeschrieben worden, dass er die Nervenfasern entdeckt habe. Dies komme auch nicht Marc. Malpighi und Leeuwenhoek zu, wie Fr. Arnold (1845) meinte.

Durch Monro's Angabe, dass alle Gewebe, sogar die Haare, aus seinen gewundenen Nervenfasern bestünden und ihre scheinbare Widersinnigkeit, ward Fontana zu seiner Nachuntersuchung angeregt, deren Ergebnis ist[1]):

„Der Nerv wird durch eine große Anzahl durchsichtiger, homogener, gleichförmiger, sehr einfacher Cylinder gebildet; diese Cylinder scheinen von einer sehr feinen, einförmigen Haut gebildet zu sein, die, soweit das Auge darüber urteilen kann, mit einer durchsichtigen, gallertigen, in Wasser unauflöslichen Substanz angefüllt ist. Ein jeder dieser Cylinder bekommt eine Hülle in Gestalt einer äußeren Scheide, welche aus einer unzähligen Menge geschlängelter Fäden zusammengesetzt ist. Eine sehr große Anzahl durchsichtiger Cylinder machen zusammen einen sehr kleinen, kaum sichtbaren Nerv aus, der dem äußeren Anschein nach einen weißen Streifen bildet; und viele dieser Nerven bilden zusammen die größeren Nerven, die man in den Tieren wahrnimmt"; und weiter die Ueberzeugung Fontana's, dass diese Cylinder „die einfachen und ersten organischen Elemente der Nerven sind", denn er konnte sie nicht weiter teilen. „Mir däucht," so schließt er, „dass ich hier einen großen Schritt

1) Felix Fontana's Abhandlung über das Wiperngift, nebst einigen Beobachtungen über den ursprünglichen Bau des tierischen Körpers u. s. w. Aus dem Französischen übersetzt. Berlin 1787, p. 371. (Die franz. Ausgabe ist 1781 in Florenz erschienen.)

zur Kenntnis eines so wesentlichen Werkzeuges zum Leben gethan habe, ...“ Im Gehirn hat Fontana in seiner geschlängelten darmähnlichen Kanälchensubstanz, nach seinen Abbildungen zu schließen, die markhaltigen Nervenfasern, daneben auch die Marktropfen gesehen. Dass er auch schon den Achsencylinder gesehen habe (wie das Remak annahm), glaubt Stieda nicht.

Reil's Nervenfasern (1796) waren sicherlich Bündel von Nervenfasern in unserem Sinne. Die Nachuntersucher F. Arnemann (Göttingen 1787) und Metzger (Königsberg 1790) konnten Fontana's Cylinder nicht finden. Fontana's Entdeckung blieb unbeachtet. Erst in den Arbeiten des berühmten Naturforschers und Bremer Arztes Reinh. Treviranus findet sich (1816) ein wesentlicher Fortschritt. Mit der Anschauung: „Die Elementarcylinder und Eiweißkügelchen des Zellgewebes sind auf verschiedene Weise modifiziert und machen in dieser Modifikation die Elementarteile der Nerven, Muskeln, Knorpel und Knochen aus“, machte er sich an die Untersuchung und fand „im wesentlichen dasselbe, worauf auch Fontana kam“. Er hat aber außerdem die Scheiden der „Nervenröhren“ erkannt und das sie füllende „Nervenmark“; die begrenzenden „geschlängelten Kanäle“ Fontana's als Stellen gedeutet, „in welchen das Nervenmark der inneren Wand der Röhren anhängt“. Ferner hat er gefunden, dass die äußeren Scheiden in Gehirn und Rückenmark fehlen, ebenso hat er die postmortalen Veränderungen des Nervenmarkes richtig beobachtet.

In dem ganzen Zeitraum, der diesem bedeutenden Fortschritt durch Treviranus folgt, von 1816 bis 1833, bis zu Ehrenberg's[1]) gewichtiger Arbeit, ist kein Autor zu nennen, der unsere Kenntnisse irgendwie gefördert hätte. Dieser muss als Entdecker der Nervenzellen bezeichnet werden. „In den Ganglien der Rückenmarksnerven,“ schreibt er l. c. p. 450, „sah ich bei Vögeln Röhrennerven und sehr große, fast kugelförmige (etwa $^1/_{48}$ Linie dick), die eigentlichen Anschwellungen bildende, unregelmäßige Körper, die mehr einer Drüsensubstanz ähnlich sind.“ Von der Bedeutung seiner Entdeckung hatte er keine Ahnung. Bei den Nervenfasern unterschied er die cylindrischen einfachen Nervenröhren der peripherischen Nerven und die varikösen (gegliederten) Nervenröhren des Gehirns und Rückenmarks, deren erstere er als „Bewegungsnerven?“, deren letztere er als „Empfindungsnerven?“ bezeichnet. Auch im sympathischen Nervensystem und wohl auch in der Retina hat er zuerst die Nervenzellen beschrieben und teilweise auch abgebildet.

---

1) In Poggendorf's Annalen der Physik und Chemie, Bd. XXVIII, Leipzig 1833, p. 449—65, Taf. VI.

Zunächst schloss sich den Entdeckungen Ehrenberg's keine rasche Zunahme unserer Kenntnisse an, es trat sogar noch eine Reihe von Forschern auf, die ganz in den alten Bahnen wandelten. Doch wurde bald die Entdeckung der „Nervenkugeln„ bestätigt, durch Joh. Müller 1834, ferner durch Lauth, Volkmann, Valentin, Purkinje und Remak.

Die erste Arbeit, die wesentlichen Fortschritt brachte, war die berühmte Abhandlung G. Valentin's: „Ueber den Verlauf und das letzte Ende der Nerven", Februar 1836, die nach Kölliker's Urteil von 1850 die „erste, gute Beschreibung der Nervenelemente" enthält, jedoch im folgenden Jahr schon durch Remak's Befunde entschieden überholt wurde. Jede Nervenprimitivfaser bildet nach seiner Ansicht von der Peripherie bis zu ihrem Eintritt in die graue Substanz ein vollständiges Leitungsrohr, das aus einer zellgewebigen Scheide und einem gleichmäßig hellen, durchsichtigen, halbflüssigen Inhalt besteht. Beim Durchtritt durch die Pia mater erleiden die Nervenfasern eine Veränderung, sie werden zu den „Mittelfasern", welche zu den varikösen des Gehirns und Rückenmarks überleiten. Die Ganglienkugeln liegen für ihn zwischen den Nervenröhren als „Belegungsmassen". Für die sympathischen Nervenkugeln beschreibt er eine mehr oder minder deutliche zellgewebige Hülle, eine eigene Parenchymmasse, einen selbständigen Nucleus oder Kern und einen in diesem enthaltenen rundlichen, durchsichtigen zweiten Nucleus. Oft zeigt sich auch auf diesen Kugeln Pigment in verschiedener Anordnung. Nach der Natur der Hülle unterscheidet er fünf Arten von Ganglienkugeln. Von der isolierten, länglichen, geschwänzten Form meint er, sie „könnte leicht zu der Vermutung Anlass geben, dass sich diese Verlängerung in eine eigene organische Nervenfaser fortsetzt". Jedoch betont er, dass Kugeln und Fasern nirgends ineinander übergingen. Er hält die Zellen, die er auch in Groß- und Kleinhirn gefunden, für ein funktionell sehr wesentliches, schaffendes, aktives Element des Nervensystemes im Gegensatz stehend zu den mehr passiven, leitenden Nervenfasern. Eine sehr bemerkenswerte Theorie[1]). Es schließt sich das Referat über Purkinje's Arbeit vom Jahr 1838[2]) an. An seinen Querschnitten frischer Nerven sah er die Doppellinie der einhüllenden Membran, anschließend die Schicht des Nervenmarks als „dickeren" Kreis und im Centrum eine meist mehreckige, vollkommen durchsichtige Stelle, die man als den inneren Kanal des Nervenmarks ansehen konnte. An dünnen Längsschnitten gehärteter Nerven fand er „in der Mitte einen dünnen durchsichtigen Streifen .... Aehnliches sah man an den aus den Schläuchen der Elementarfäden

1) Des Verf. Ansicht ist diesen Worten entgegengesetzt, denn er meint hierzu: „Wie man nur auf solche Theorien und Behauptungen kommen kann!"

2) Der Ber. üb. d. Verhandl. auf d. Naturforschervers. zu Prag 1837 erschien in diesem Jahr.

durch Quetschung hervordringenden cylindrischen Markfäden". Er hat also schon den Achsencylinder gesehen, wie er auch nach einer Notiz Valentin's schon vor Ehrenberg die varikösen Nervenfasern gekannt hat. Er hat ferner sehr verschiedenartige Nervenzellen, mit oder ohne Fortsätze aus Gehirn und Rückenmark beschrieben und gegen Valentin das Fehlen einer Scheide um die Ganglienkörner des Gehirns betont.

Von Joh. Müller's Angaben sei sein Schluss angeführt, „dass die Zacken der keulenförmigen, kernhaltigen Körperchen und der kernhaltigen Ganglienkörperchen des Gehirns eine allgemeine Erscheinung sind".

In seiner ersten Abhandlung vom Jahre 1836 stellte Remak zunächst fest, dass auch in den peripheren Nerven sich, wie schon Lauth in Straßburg beobachtet hatte, variköse Nervenfasern finden und erwähnt als Einschnürungen, wie sie an allen Fasern sehr häufig gesehen werden und bildet ab in Taf. IV, Fig. Vb das, was man gegenwärtig als Lantermann'sche Einkerbungen bezeichnet. 1837 sagt er: Die Primitivröhren hätten als Inhalt ein glattes „Primitivband", das, was wir jetzt Achsencylinder nennen. „Es stellt sich bei den verschiedensten Vergrößerungen und Beleuchtungen meistens so dar, als wäre es aus sehr feinen, soliden Fasern zusammengesetzt, die in ihrem Verlauf zuweilen zu kleinen Knötchen anschwellen". Irrtümlicherweise schrieb er den Primitivröhren Ausbuchtungen zu. Wenn Stieda meint, dass Remak die Existenz einer Markmasse leugne, so möchte ich dem entgegenhalten, dass die Stelle sehr wohl so aufgefasst werden kann, nach meiner Meinung aufgefasst werden muss, dass Remak zeigen will, dass eben die Nervenfaser nicht eine central mit Mark gefüllte Röhre, sondern dass dieses in der Hülle um das feste Primitivband enthalten sei, allerdings geschieht, auch in seiner Dissertation, einer besonderen Markscheide keine Erwähnung. — In einer späteren Arbeit aus demselben Jahre schreibt er, von den Rückenmarksnervenzellen entsprängen „mehrfache . . . . Bündel von sehr durchsichtigen, nicht röhrigen Fasern, die sich mitunter sehr bald in ihre Elemente zersplittern und zum Teil die zerstreut liegenden Kugeln miteinander in Verbindung setzen. Dasselbe findet im allgemeinen an den Kugeln aller Ganglien statt, mit dem Unterschiede, dass hier bloß an einer Seite der Kugel ein Bündel im übrigen ähnlich beschaffener Fasern entspringt . . . ." Er unterscheidet diese Fortsätze von den Primitivbändern, da sie nicht eine fibrilläre Struktur zeigten. In der gleichen Abhandlung beschreibt er auch die nach ihn benannten, nicht röhrigen, nackten, leicht sich spaltenden Primitivfasern der grauen Bündel des Sympathicus[1]). In seiner Dissertation (1838) und

1) In § 6 seiner Dissertation schildert er diese organischen Fasern

deren deutschem Auszug hat er seine früheren Befunde zusammengefasst und noch neues hinzugefügt. Am bedeutungsvollsten ist der Befund, dass die organischen Fasern (der sympathischen Knoten) aus der Substanz der gekernten Ganglienkugeln entspringen, sie könnten auch entstehen, indem von mehreren Punkten der Kugeln feinste Fasern heraustreten und deutlich in organische Fasern übergehen.

Schließlich sei noch Rosenthal, ein Schüler Purkinje's, erwähnt, in dessen Dissertation sich, wohl nach des Meisters Vorbild, zum erstenmal die Ausdrücke cylindri axis, Achsencylinder und vagina medullaris, Markscheide, finden. — Das harte Urteil Stieda's über Remak kann ich nicht teilen, mir scheint er den anderen weit überlegen gewesen zu sein, und speziell aus Valentin's citierter absprechender Aeußerung vermag ich nur zu entnehmen, wie unangenehm ihm dieser überlegene Kopf war.

So weit waren die Untersuchungen über den Bau von Nervenfasern und -zellen gediehen, als Joh. Müller's Schüler Schwann seine bahnbrechende Arbeit: „Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen", Berlin 1838, veröffentlichte. Er schließt sich hinsichtlich des Baues der Nervenfasern eng an Remak an und beschreibt die Kerne der nach ihm benannten bindegewebigen Scheide. In Betreff ihrer Entstehung finden sich bei ihm die ersten Angaben. Jede Nervenfaser sei „in ihrem ganzen Verlauf eine sekundäre Zelle, entstanden durch Verschmelzung primärer, mit einem Kern versehener Zellen". Ferner: „Die Nerven wachsen weder von der Peripherie nach dem Centralorgan, noch von dem Centralorgan nach der Peripherie hin, sondern ihre primären Zellen sind unter den Zellen enthalten, aus denen sich jedes Organ bildet und die wenigstens dem Ansehen nach noch indifferent sind". Beides Auffassungen, die lange herrschend blieben, seit etlichen Jahren aber als endgültig widerlegt gelten können. Weiter heisst es: „Die Ganglienkugeln sind Zellen, und die äußere Haut ist ein wesentlicher Bestandteil derselben, nämlich die Zellmembran; diese ist vollkommen strukturlos. Das Parenchym ist der Zelleninhalt, und das Bläschen

---

als „non tubulosae, id est, vagina aliqua circumdatae, sed nudae —, eximie pellucidae, quasi gelatinosae, tubulis primitivis plerisque multo tenuiores, in superficie fere semper lineas longitudinales praebentes, in fila tenerrima facile se dissolventes, in decursu frequentissime nodulis ovalibus praeditae, et corpusculis quibusdam parvis ovalibus vel rotundis, raro irregularibus, simpliciter vel multipliciter nucleatis, quoad magnitudinem nucleos globulorum nucleatorum fere adaequantibus, plus minus large obtectae". — Der richtigen Erkenntnis über der Natur der sogenannten Schwann'schen Scheide kam er, wie man sieht, damals sehr nahe.

in denselben ist der Zellenkern, die kleinen Körperchen in diesem Bläschen sind die Kernkörperchen."

Zum Schlusse dieser Periode gedenkt Stieda noch eingehend der Verdienste Hannover's. Einmal hat er nach Jacobson's Beispiel die Chromsäurelösung zur Erhärtung des Nervensystems angewandt, zum andern hat er auf Grund seiner Untersuchungen angeführt, „dass der Ursprung der Gehirnfasern von den Gehirnzellen und ihre durch das ganze Leben bleibende Verbindung mit jenen Centralgebilden (ihm) augenblicklich mehr als wahrscheinlich" sei. Von dem Primitivband meint er, es sei glatt, auch wahrscheinlich eine hohle Röhre.

Da Hannover angiebt, es entsprängen im allgemeinen zwei Fasern in einer Zelle, so muss das doch etwas misstrauisch gegen seine Angaben machen, wenngleich er sicherlich Achsencylinder hat entspringen sehen. Sein Verdienst scheint mir von Stieda gegenüber Remak's zu sehr hervorgehoben. Remak selbst war es, der zuerst Hannover's Angaben citierte (1840) und solche Details angab für sympathische Ganglienzellen, dass kein Zweifel daran sein kann, dass er thatsächlich den Zusammenhang mit dem Achsencylinder gesehen. Was uns der Verfasser über die Lehrbücher jener Zeit berichtet, zeigt uns Valentin von einer sehr wenig günstigen Seite, Henle als alle andern an Klarheit und Objektivität weit überragend. Ganz merkwürdig sind As. Hassal's Anschauungen (englisch 1846, deutsch 1850—52 erschienen), der zu dieser Zeit noch die Nervenfasern als mit halbflüssiger Substanz, dem Nervenfluidum, gefüllte Röhren, die Markkugeln und Tropfen als Zellen auffasst und die Ganglienzellen für Drüsen hält. Noch 1842 leugnete B. Stilling, dieser um die Nervenanatomie sonst so verdiente Forscher (mit Wallach), das Vorhandensein von Nervenzellen („Ganglienkugeln") im ganzen Rückenmark. Doch schon 1843 hat er seine Meinung geändert, wenn er auch die Zellen nicht als „Ganglienkugeln" gelten lässt, sondern sie „Spinalkörper" nennt, und große, mittlere und kleinste unterscheidet. Seinen theoretischen Standpunkt möge das folgende Citat kennzeichnen: „Längs des ganzen Verlaufs des Rückenmarks sehen wir in der vorderen grauen Substanz die auffallenden Spinalkörper eingelagert und in den hinteren die gelatinöse Substanz; die hinteren Spinalnervenwurzeln gehen durch die gelatinöse Substanz, die vorderen durch die Spinalkörperschicht; dass die gelatinöse Substanz mit der Empfindung, die Spinalkörper mit der motorischen Kraft in Beziehung stehen, müsste hieraus sich unzweideutig ergeben, obgleich wir die näheren und nächsten Beziehungen der Nervenwurzeln zu jener Substanz noch nicht kennen."

Trotz ihrer bahnbrechenden Bedeutung für die Beziehungen der Nerven zu der grauen Substanz des Centralsystems zeigen auch spätere

Arbeiten B. Stilling's hinsichtlich unseres Themas kein Fortschreiten seiner Ansichten. Als Entdecker des Zusammenhangs zwischen Nervenzellen und Nervenfasern bei Wirbellosen hat man Helmholtz, 1842, bei Wirbeltieren Kölliker, 1844, vielfach angesehen, der Verf. meint, Hannover für den Entdecker der Idee des Zusammenhangs zwischen Zelle und Faser halten zu müssen, während Kölliker als der erste die Wahrheit dieser Idee durch den thatsächlichen Befund bewiesen habe. Wir möchten Remak die größte Bedeutung für die Lösung dieses Problems zuerkennen, schon weil er Helmholtz angeregt hat.

Von dessen Darstellung sei der entscheidende Passus wiedergegeben: „Quae caudae [sc. cellularum] sunt cylindricae, ejusdem latitudinis ac fibrillae nerveae, modo paullatim dilatatae in cellulam transeunt, modo ubique aequales eis insidunt; initium eorum paullum continet materiae granulosae[1]) qua cellula repletur, partes distantes fibrillis nerveis sunt simillimae aspectu.“ Bald wurden Helmholtz' Befunde bei Evertebraten bestätigt. Auch Hannover trat 1842 mit einer großen Abhandlung hervor und gab auch Abbildungen des Zusammenhangs von Nervenfasern und -Zellen von Wirbeltieren; da er aber den Uebergang in Fasern mit Markscheide nicht beobachtete, glaubte Kölliker, er habe nur lange, blasse Fortsätze der Ganglienkugeln [Dendriten] gesehen; an anderen Stellen erkennt indes Kölliker Hannover's Befunde vollständig an. Kölliker selbst urteilte 1844 zunächst: „Was den Ursprung der Remak'schen Fasern betrifft, so kann man es mit Volkmann als vollkommen ausgemacht betrachten, dass sie nicht, wie Remak erachtete, von den Ganglienkugeln, sondern von der Scheide derselben abstammen und eine Fortsetzung derselben sind“, sie seien unausgebildete Zellgewebsbündel; er bestätigte die Ergebnisse Bidder's und Volkmann's, dass ein großer Teil der feinen Fasern des Sympathicus nicht aus den Rückenmarksnerven stamme, und behauptete, „die feinen Fasern entspringen in den Ganglien nicht mit Endschlingen oder mit freien Endigungen, sondern als einfache Fortsetzungen der Ausläufer der Ganglienkugeln; mit anderen Worten, die Fortsätze der Ganglienkugeln sind die Anfänge dieser Nervenfasern“. In den Spinalganglien des Frosches hat er gesehen, wie „dieser Fortsatz ziemlich plötzlich, doch ohne dass eine scharfe Grenze festzusetzen wäre, eine andere Natur annimmt, er bekommt dunkle Konturen, leicht granulierten Inhalt und wellige Ränder, mit einem Wort, er wird zu einer feinen Nervenfaser“. Auch im Rückenmark von Fröschen sah er den Zusammenhang. Bei allen Ganglienzellen nimmt er ihn nicht an, sondern

1) Vom Ref. gesperrt.

führt auch „freie Ganglienkugeln“ auf. Von Reichert wurden Kölliker's Angaben bestätigt, ebenso anerkennend beurteilt von Valentin und Volkmann. 1846 hat dann Kölliker, nachdem inzwischen von Harless und Budge der Zusammenhang bestätigt war, einen weiteren, bedeutungsvollen Schritt gethan, der in folgendem sich ausgedrückt findet:

„Comme ces prolongements [des cellules nerveuses] ont parfaitement le même aspect et la même structure que les nerfs primitivs de la queue des larves des Batracieus et se ramifient et terminent ausi exactement de la même manière, l'on pourrait en conclure, que ces prolongements sons de vraies fibres nerveuses, qui au lieu d'être destinées à des organes extérieures, servent à mettre en relation diverses parties du système nerveux lui-même, ...“

Robin (1847) hat dann die bipolare Natur der Spinalganglienzellen der Rochen zuerst nachgewiesen, wobei er allerdings diese Zelle nur als „un renflement ou une dilatation sphéroidale du tube“ ansah. Das Gleiche hat, ebenfalls für Selachier, R. Wagner dargethan, wobei er von einem Ursprung zweier Primitivfasern von jeder Zelle spricht. In einer zusammenfassenden späteren Arbeit aber präcisiert er auffallenderweise seine Ansicht dahin, dass die peripherischen Ganglienkörper (-Zellen) „in den Verlauf der Primitivröhren eingeschobene Elementarorgane“ seien. Und auch Bidder, der ganz unabhängig von R. Wagner arbeitete, kam zu den gleichen Befunden, die er so deutete, dass die Ganglienkugeln innerhalb der Nervenfasern lägen.

In der gleichen Arbeit wendet Bidder sich energisch gegen die Anerkennung, die Kölliker's uns jetzt so beweisend erscheinende Angaben gefunden! Sie hätten die fragliche Angelegenheit durchaus nicht weiter geführt, als das durch Helmholtz, Will und Hannover bereits geschehen war; — ein Protest, der um so merkwürdiger ist, da Kölliker selbst speziell Hannover's Untersuchungen, von der einen Stelle abgesehen, alle Anerkennung gezollt hatte und sich die Angaben Helmholtz' und Will's auf Wirbellose bezogen. Ihm selbst wollte es nicht gelingen, zu der Ueberzeugung vom Ursprung der Nervenfasern von den Kugeln in Gehirn und Rückenmark zu gelangen, so viel Mühe er sich auch gab, ihn zu finden. Beim Gangl. trigemini des Hechtes hat er ihn dann gefunden. Dass er zu dieser Zeit noch meint: „Das sogenannte Primitivband oder den Achsencylinder und die Markscheide kann ich für nichts anderes als für den optischen Ausdruck verschiedener Stufen derjenigen Metamorphose der Zersetzung halten, welcher der Inhalt toter Nerven unvermeidlich unterliegt“, sei als typisches Beispiel dafür angeführt, wie schwer es oft gehalten, jetzt uns so einfach erscheinende Dinge zur allgemeinen Geltung zu bringen. Bidder's andere Untersuchungen auf unserem

Gebiet blieben fruchtlos, da er zu sehr voreingenommen von den Befunden an den sensibeln Fischganglien an dieselben herantrat. Er glaubte, dass sich die Ansicht rechtfertigen ließe, dass das fetthaltige Kontentum der Nervenröhren von den Kugeln ausgeht, vielleicht als ein Absonderungsprodukt derselben zu betrachten sei. Der Physiologe Volkmann hat sich von der Richtigkeit von Bidder's mit E. Reichert gemeinsam gewonnenen Ansichten überzeugt und meint in einem Nachtrag, es könne „von einem Entspringen der Nervenfasern von den Ganglienkugeln kaum noch die Rede sein, wenigstens in dem Sinne nicht, wie man bisher das Entspringen sich vorzustellen pflegte"!

Für die peripheren Ganglien ward der Zusammenhang noch von anderen bestätigt, für das Centralorgan sollte er noch lange strittig bleiben.

Gegenüber Bidder hielt Kölliker seine Auffassung 1849 ganz aufrecht, betonte, dass es im Prinzip nur einerlei Nervenfasern gäbe, wie er schon 1844 behauptet, die sich nur durch ihr Kaliber unterschieden; er hielt ferner an der Existenz freier Ganglienkugeln fest und ließ an peripherischen wie bei centralen Nervenzellen die strukturlose Hülle in die der Nervenfasern übergehen. Bei letzterer Anschauung stand er eben auf dem allgemeinen Standpunkt jener Zeit, dass jede Zelle eine Membran habe.

Der Verf. wendet sich auch jetzt wieder den Lehrbüchern jener Zeit zu, denen J. Gerlach's von 1848 und Kölliker's von 1850. J. Gerlach sieht in den Nervenfasern Röhren, von dem zähen, sehr dickflüssigen Mark erfüllt, daneben erkennt er die Remak'schen organischen Fasern an. Die Nervenzellen haben eine dünne Membran, die im Centralorgan keine bindegewebige Scheide. Er hält es für wahrscheinlich, dass die „langen, sich zahlreich verästelnden Fortsätze einiger Ganglienkugeln größtenteils frei endigen und dazu dienen, zwischen entfernten Teilen des centralen Nervensystems eine Verbindung herzustellen". 1852, in der zweiten Auflage, nimmt er die Existenz des Achsencylinders als selbständiges, morphologisches Gebilde, welches sich konstant in jeder Nervenfaser findet, an und hält ihn physiologisch wohl für den wichtigsten Teil der Faser. Hier finden sich auch zuerst die Ausdrücke unipolar, bipolar und multipolar für verschiedene Formen der Nervenzellen.

Kölliker's Lehrbuch von 1850 fasst in vorzüglicher Weise das Wissen seiner Zeit zusammen. Hervorgehoben sei die Unterscheidung in markhaltige und marklose Nervenfasern, ferner dass er Kerne im Neurilemm gesehen, schließlich die grundlegenden Ausführungen über die topographische Verteilung der verschiedenen Nervenzelltypen. Dass die Fasern auch im Gehirn von den Zellen entspringen, davon scheint Kölliker fest überzeugt, wenn er auch an einer Stelle sich die Zellen der Ganglien nur durch den Zusammenhang mit den Nervenröhren von denen der Centralorgane unterscheiden lässt.

Im Gehirn von *Sphyrna* hat dann 1851 Fr. Leydig den Zusammenhang der Achsencylinder und Ganglienzellen präcise beobachtet und abgebildet. „Der Ausläufer einer Ganglienkugel setzt sich als Achsencylinder fort, der nach längerem Verlauf, nachdem eine Fettscheide mit aufgetreten war, sich jetzt als doppelt kontourierte Nervenfibrille zeigt.“ Hier äußert er auch sehr berechtigt Bedenken gegen eine Membran der Gehirnnervenzellen.

Gratiolet untersuchte das Rückenmark und beschrieb 1852, dass die fein verzweigten Ausläufer der Vorderhornzellen als unregelmäßiges Maschenwerk zusammenhingen und mit diesem die Fasern der Vorderstränge und der vorderen Wurzeln verbunden seien.

In die fünfziger Jahre (und Anfang der sechziger) fallen auch eine Reihe unter Bidder's Leitung in Dorpat entstandene Arbeiten, deren Resultate F. Bidder mit C. Kupffer im Jahre 1857 zusammengefasst hat:

E. G. Schilling (1852) behauptete, dass sowohl die Längsfasern der weißen Substanz des Rückenmarks, als auch die der vorderen Wurzeln aus den Vorderhornzellen entsprängen.

Von Ph. Owsiannikow's seiner Zeit wegen des einfachen Schemas des Fischrückenmarks, das er aufstellte, berühmter Arbeit sei erwähnt, dass er alle ins Rückenmark eintretenden Fasern mit Ganglienzellen verbunden sein ließ und dass er nur einerlei Nervenzellen im Fischrückenmark fand, von denen je ein Fortsatz zöge: zur vorderen Wurzel, zur hinteren Wurzel, durch die vordere Kommissur zu einer Zelle der anderen Seite, zu einer Zelle der gleichen Seite und ein fünfter zum Gehirn!

Die ganz tollen Täuschungen dieser Dissertation werfen ein sehr bedenkliches Licht auf Bidder's Beobachtungsgabe und scheinen dem Referenten durchaus nicht mit der unvollkommenen Technik jener Zeit entschuldbar; dass Stieda, als alter Dörpter, geneigt ist, diesen Fall milde zu beurteilen, ist ja menschlich sehr wohl zu verstehen.

Dass auch ein so vorzüglicher Beobachter, wie C. von Kupffer, damals das gleiche Schema beim Frosch, wenn auch mit Reserve, aufstellte, zeigt, dass Bidder die Verantwortung zu tragen hat. Für die Vögel ließ sich derselbe ebenfalls in einer Dissertation sein Schema bestätigen und das Vorhandensein nur einer Art von Nervenzellen, während alle anderen Zellen Bindegewebszellen seien. Von der zusammenfassenden, starr an der alten Ansicht festhaltenden Arbeit von 1857 sei nur die eine gute Erwägung erwähnt, die bei dem Standpunkt Bidder's, der ja die Zellen entweder in Erweiterungen der Primitivröhren oder in Lücken der grauen Substanz eingelagert sein lässt, vielleicht auf des Altmeisters embryologischer Forschung, C. v. Kupffer's Mitarbeit zurückzuführen ist. Nachdem festgestellt ist, dass die Nervenfasern nicht durch Verwachsung längsgeordneter Zellen

entstehen, wie es Schwann seiner Zeit gelehrt, heißt es: „Will man nicht dem Gebäude der Morphologie die Grundlage rauben, indem man den Satz negiert, dass jedes Formelement aus der Zelle hervorgeht, will man also nicht etwa behaupten, dass die Nervenfaser durch Gerinnung aus einem flüssigen Blastem entsteht, so dürfte wohl die Annahme den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit beanspruchen, dass die Nervenzelle mit den Bedingungen ausgerüstet sei, die Faser als direkten Fortsatz aus sich hervorgehen zu lassen, ohne dass eine Beteiligung anderer Bildungszellen im Verlauf der Faser, in der Konstruktion der Elemente, wie es in der ersten Zeit des Embryonallebens erscheint, ersichtlich ist. Jede Faser müsste demnach .... morphologisch betrachtet, nur als ein kolossaler „Ausläufer" der Nervenzelle aufgefasst werden ...."

Die Arbeiten Jacubowitsch's, deren letzte 1857 erschien, der nicht direkt als Bidder's Schüler gelten kann, seien nicht als Wahrheit und Dichtung, sondern nur als Dichtung zu bezeichnen, urteilt Stieda.

Bidder's Schema ward von R. Wagner modifiziert und durch Festhalten der kleinen Hinterhornzellen brauchbar gemacht und verbreitet. In zwei zusammenfassenden Arbeiten hat dieser 1854 seinen Standpunkt dargelegt. Im Gehirn findet er nur multipolare Zellen. Ueber das Rückenmark giebt er an:

a) ein Teil der rein sensibeln Fasern steigt direkt zum Gehirn hinauf,
b) ein zweiter Teil geht zu den kleinen, multipolaren Zellen der Hinterhörner, und von diesen gehen Fortsätze zum Gehirn und zu Zellen der anderen Seite,
c) ein dritter Teil geht zu den großen, multipolaren Zellen der Vorderhörner,
d) von diesen gehen die motorischen Fasern der vorderen Wurzeln ab, ferner Fasern zum Gehirn und durch die vordere Kommissur zu Zellen der anderen Seite.

„Alle Innervationserscheinungen im Gehirn und Rückenmark beruhen auf einer für viele Verhältnisse geometrisch geordneten anatomischen Verbindung von multipolaren Ganglienzellen untereinander und auf dem Ursprung von Nervenfasern aus solchen Ganglienzellen mit Ausschluss aller direkten Verbindung von je zwei und mehr Primitivfasern unter sich selbst." Das Prinzip der Kontinuität ist hier fest und klar ausgesprochen.

Die Anerkennung Wagner's und die sogar eines Fr. Leydig, ebenso nicht die Modifikation Wagner's am Bidder'schen Schema hat verhindern können, dass rasch dies Gebäude der Bidder'schen Schule morsch wurde.

Schroeder van der Kolk (1857) untersuchte in Alkohol ge-

härtete mit ammon. Karmin gefärbte, aufgehellte Schnitte und fand vielerlei Wichtiges, hat sich aber auch vielfach geirrt, namentlich bei seinen Angaben über die Verbindungen der Nervenzellen untereinander.

L. Clarke, der schon 1851 die Aufhellung mit Terpentinöl und den Einschluss in Kanadabalsam, wohl als erster, vorgenommen, konnte zunächst nicht einen direkten Zusammenhang von Nervenzellen und Fasern beobachten. Damals hat er auch auf die seither als Clark'sche Säulen bekannten Zellengruppen die Aufmerksamkeit gelenkt.

Später bezeichnet er den Zellen-Faserzusammenhang als wahrscheinlich.

Mit Clarke's Methode arbeitete J. v. Lenhossék, der 1855 den engen Zusammenhang der feinsten Verzweigungsnetze der Ganglienzellen des Rückenmarks eine längst gemachte Beobachtung nennt. Er hat den Zusammenhang von Zellen mit Primitivfasern in einzelnen Fällen auf seinen Schnitten beobachten können; einen Teil der Fasern lässt er aus der grauen Substanz direkt hervorgehen.

In dieser Zeit trat auch Remak wieder hervor. Er bestritt den Zusammenhang der Zellen des elektrischen Lappens von Torpedo, wie ihn R. Wagner angegeben, und machte Angaben über den Faserverlauf im Rückenmark, die sich im allgemeinen später nicht bestätigt haben, dann aber kommt folgende wichtige Stelle:

Die Zellen der Spinalganglien seien nur bipolar, nie multipolar. Weit häufiger sehe man Zellen mit einfachem Fortsatz: wahrscheinlich[1]) teilt sich derselbe nach kurzem Verlauf in zwei Fasern. Die Zellen der sympathischen Ganglien seien multipolar.

1855 aber hat er folgendes geschrieben: „Ebenso will ich hier vorläufig ein gesetzmäßiges Verhalten erwähnen. Ich habe nämlich Mittel gefunden, festzustellen,

1. dass jede Zelle mit einer motorischen Nervenfaser in Verbindung tritt;

2. dass die übrigen centralen Fortsätze sich physikalisch und chemisch von jenen Fasern unterscheiden . . .“

Damit hat Remak die fundamentale Entdeckung Deiters' für die motorischen Vorderhornzellen vorweg genommen — es ist mir unverständlich, warum ihm Stieda dies Verdienst schmälern und ihn mit Bidder in einen Topf thun will.

Gegen das einfache Bidder'sche Schema wandte sich eine Reihe von Autoren. Zunächst wird vom Verfasser Stilling besprochen, dessen Angaben über unser Thema „durchgängig auf Täuschung und

---

1) Bei Stieda steht versehentlich, unwahrscheinlich. Bei Remak (Ber. k. pr. Akad. d. Wiss. 1894, p. 28) folgt der Satz: „Mindestens finde ich in den Spinalganglien der Säugetiere (des Rindes) nicht selten Teilungen dunkelrandiger Nervenfasern, die ich bei Plagiostomen vermisse.“

auf Irrtum des Verfassers beruhten", während ja seine sonstigen Verdienste um die Kenntnis des Centralnervensystems allbekannt sind.

Mit aller Entschiedenheit wandte er sich gegen Bidder's Ansicht, dass sensible und motorische Nervenprimitivfasern aus einer Zelle des Vorderhorns entsprängen. „Von so bestimmt ausgesprochenen Behauptungen, die sich schroff entgegenstehen, muss notwendig eine falsch sein; auf einer der beiden beobachtenden Parteien muss das Unrecht sein. Die Zukunft wird entscheiden, wer richtig beobachtet hat, Bidder (und dessen Schüler) oder ich." Längst ist diese Entscheidung gefallen gegen Bidder.

Auch A. Kölliker (1858) wandte sich entschieden gegen die Dorpater Schule, ebenso J. Gerlach, der damals (1858) nach vierjähriger Prüfung seine Karminfärbemethode veröffentlichte und eindringlich empfahl. Er trat für eine eigenartige Verbindung der Nervenfasern und Zellen (der Körnerschicht und der sogen. Purkinje'schen) des Cerebellums ein. Nach Untersuchungen am Hecht, mit Hilfe der Gerlach'schen Methode durchgeführt, wandte sich bald auch L. Mauthner (1859) gegen die Befunde Bidder's und Owsiannikow's. Sein bald darauf veröffentlichter Versuch, die Ganglienzellen nach ihrem Verhalten gegen Karmin einzuteilen, ist als ganz verfehlt zu betrachten, und ebenso ist es eine Täuschung gewesen, wenn er „sowohl aus dem Kern einer weißen Zelle im Großhirn des Hechts, als auch aus dem Kern zweier Ganglienkugeln aus den Vagusganglien des Kalbes Fortsätze entspringen" zu sehen glaubte. Auch sonst enthalten seine Angaben auch für jene Zeit viele eigenartige, irrtümliche Ansichten.

Kurz werden dann von Stieda die Arbeiten Fr. Goll's, J. Dean's und J. C. Vogt's angeführt, ausführlicher verweilt er bei Reißner (Dorpat) und seinen Schülern, zu denen er selbst gehörte. Das Bidder'sche Schema konnte in keiner einzigen Beziehung bestätigt werden. Ein Zusammenhang der Vorderhornzellen mit den vorderen Wurzeln galt als sicher, ein solcher mit den hinteren Wurzelfasern, auch einer zwischen Zellfortsätzen der einen Seite mit denen der anderen wurde niemals beobachtet, aber ebenso auch nie Anastomosen der Nervenzellen untereinander. Speziell L. Stieda hat den Zusammenhang der hinteren Wurzeln mit den Nervenzellen der Hinterhörner scharf bestritten: . . . „Die Fasern der hinteren Wurzeln sind nicht auf die kleinen Zellen der Hinterhörner, sondern auf die Längsfasern der Hinterstränge zurückzuführen" — eine Auffassung, die nun schon lange als richtig bestätigt ist, nachdem ihr anfangs wenig Glauben geschenkt worden war.

Nachdem der Verfasser an der Hand der vierten Auflage (1863) von A. Kölliker's (der schon lange besondere Aufmerksamkeit dem Nervensystem zugewandt, ein Gebiet, in dem er bis in unser Jahr noch

uns wichtige Entdeckungen geschenkt hat) Gewebelehre den damaligen Stand der Lehre vom Bau der Nervenfasern und -Zellen dargelegt, wendet er sich zu dem verdienstvollen, so jung verstorbenen Deiters, dessen „Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere“ nach seinem Tode Max Schultze 1875 herausgegeben hat.

Nur Deiters' Theorie der Nervenzelle haben wir hier ins Auge zu fassen. Er schreibt: „Ich finde die Grundzüge einer Theorie der centralen Ganglienzellen in der Anschauung von Remak, dass jede Zelle nur mit einer motorischen Nervenwurzel in Verbindung tritt und dass diese eine Faser chemisch und physiologisch von allen übrigen Fortsätzen unterschieden ist; und weiter in einer daran sich schließenden Hypothese von M. Schultze, dass eine gewisse Zahl feiner, aus verschiedenen Ganglienzellen entsprungener Fortsätze sich da und dort zu einem Bündel vereinigen, welches später Achsencylinder einer markhaltigen Nervenfaser wird.“ „Der Körper der Zelle,“ heisst es weiter, „setzt sich ohne Unterbrechung in eine mehr oder weniger große Zahl von Fortsätzen fort, welche sich mannigfach in langen Zügen und in oft wiederholten Teilungen verästeln, und in welche sich das körnige, oft sogar das pigmentierte Protoplasma unmittelbar verfolgen lässt, die also direkt als dessen Fortsätze erscheinen, die sich zuletzt in eine unmessbare Feinheit auflösen und sich in die poröse Grundmasse verlieren, welche mit solchen feinsten Fortsätzen nur in Fetzen hängend erkannt wird. Diese Fortsätze, die in keiner Weise, auch in ihren letzten, unveränderten Verästelungen als beginnende Achsencylinder eines sich aus ihnen entwickelnden Nervenfadens anzusehen sind, nenne ich im folgenden der Bequemlichkeit wegen Protoplasmafortsätze. Von diesen unterscheidet sich auf den ersten Blick ein ausgezeichneter einzelner Fortsatz, der entweder vom Körper der Zelle, oder, was auch vorkommt, von einem der größeren Protoplasmafortsätze unmittelbar in der Wurzel desselben entspringt. Dieser eine Nervenfaser- oder Achsencylinderfortsatz lässt allerdings in seinem ersten Anfang noch die Körner des Protoplasmas erkennen, in das er sich verliert, denn es ist kein scharfer Absatz da, aber sobald er sich von dem Zellenkörper entfernt, erscheint er gleich als eine starre hyaline Masse, viel resistenter gegen Reagentien, überhaupt anders sich gegen diese verhaltend und von Anfang an nur unverästelt.“

Daneben findet er an vielen Protoplasmafortsätzen feine, leicht zerstörbare, von den Achsencylindern feinster Nervenfäserchen keine Abweichung zeigende, meist seitlich mit einer dreieckigen Basis aufsitzende Fortsätze, an denen er in seltenen Fällen einen dunkeln Kontur erkennen konnte. Er sieht in diesen ein zweites System abgehender

Achsencylinder. „So erscheinen denn die Ganglienzellen als Centralpunkt für zwei Systeme echter Nervenfasern, einer meist breiteren, immer einfachen und ungeteilten Faser und eines zweiten ausgedehnten Systems von kleinsten Fäserchen, die an den Protoplasmafortsätzen angeheftet sind.“ Wie er sich deren Verlauf genauer vorstellt, darüber giebt uns Deiters keine genauere Auskunft: Eine Verbindung der Zellen in Form von Protoplasmafortsätzen bestreitet er entschieden, wohl aber meint er, diese feinen nervösen Fasern könnten eine solche Verbindung herstellen; an anderer Stelle hält er es für probabel, dass durch Vereinigung solcher feinster Fasern dickere Nervenfasern entstehen könnten. Die hinteren Wurzelfasern fasst er als Achsencylinder von Hinterhornzellen auf, er hat aber auch an eine zweite Möglichkeit der Verbindungen gedacht, nämlich mit den sogenannten Protoplasmafortsätzen sensibler Zellen. Gegen die Reflexschemata der Physiologen nach Art der von Bidder und Funke spricht er sich scharf aus.

Soweit geht Stieda's eingehende Darstellung. Hoffen wir, dass er bald den zweiten Teil, von Deiters bis zur Gegenwart, folgen lässt.

Erlangen, Dezember 1901. **A. Spuler.** [22]

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

(Nähere Besprechung einzelner vorbehalten.)

O. Zacharias, Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. Teil 9. Mit 2 Tafeln und 27 Abbildungen im Text. 8. 111 Stn. Stuttgart, Erwin Nägele.

F. Pfuhl. Der Unterricht in der Pflanzenkunde, durch die Lebensweise der Pflanze bestimmt. Gr. 8. VIII u. 223 Stn. Leipzig, B. G. Teubner.

Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

Die Jahresversammlung wird vom 17. bis 20. September in München stattfinden, unmittelbar vor der am 22. September beginnenden Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad.

Folgende Verhandlungsgegenstände sind in Aussicht genommen: 1. Die hygienische Ueberwachung der Wasserläufe. 2. Die Wechselbeziehungen zwischen Stadt und Land in Bezug auf ihre Gesundheitsverhältnisse und die Sanierung der ländlichen Ortschaften. 3. Feuchte Wohnungen: Ursache, Einfluss auf die Gesundheit und Mittel zur Abhilfe. 4. Der Einfluss der Kurpfuscher auf Gesundheit und Leben der Bevölkerung. 5. Das Bäckergewerbe vom hygienischen Standpunkt für den Beruf und die Konsumenten.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Spuler Arnold

Artikel/Article: Ludwig Stieda: Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts. 465-480