

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—5.

16. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven.

In der 14. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel S. Bd. 1888 pag. 441 ff.) habe ich meine Erfahrungen über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven niedergelegt; ich will diese Angaben durch Darlegung der Beobachtungen, die ich an den motorischen Hirnnerven gemacht habe, jetzt vervollständigen.

Mein Aufsatz fand bald nach seinem Erscheinen eingehendere Besprechung durch His in seiner Schrift »Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark« (in: Abh. Math. Physik. Classe Sächs. Ges. Wiss. Leipzig 15. Bd. pag. 313—372). His glaubt, dass keine medullare Zelle aus dem Vorderhorn in die motorischen Nerven dauernd übergehe, während ich die Überzeugung aussprach, dass gewisse Zellen, deren Eindringen in die Wurzeln ich beobachtet zu haben glaube, darin blieben; freilich musste ich zweifelhaft lassen, welche Rolle ihnen etwa bei dem weiteren Aufbau der motorischen Nerven zufiele.

Meine damals geäußerten Anschauungen waren stark beeinflusst durch Bilder, die ich bei dem Studium der Entwicklung des vordersten aller motorischen Nerven gewonnen hatte, des Oculomotorius, an dem ich wiederholt deutliche Ganglienzellen wahrgenommen zu haben glaubte. Es war natürlich, dass ich bei dem Widerspruch,

den meine in der 14. Studie ausgesprochenen Ansichten bei einem der erfahrensten Kenner der Nervenentwicklung gefunden hatten, und bei der eignen Unsicherheit, die mir verblieben war, von Neuem meine Aufmerksamkeit auf die Phänomene richtete, welche die Entwicklung des Oculomotorius bei den Selachiern begleiten.

1. Der Oculomotorius.

Von allen motorischen Nerven ist mit Ausnahme vielleicht des Hypoglossus kein anderer zum Gegenstand so widerspruchsvoller Angaben und Deutungen geworden, wie der Oculomotorius. Er ist als dorsaler, als ventraler und als gemischter Nerv in Anspruch genommen worden; man hat ihm metamerischen Werth zu- und abgesprochen; er ist als Theilstück des Trigeminus definirt, und ihm sind alle Beziehungen zum Trigeminus geleugnet worden. Man hat Ganglien an ihm entdeckt, deren Ursprungsort man in der Ganglienleiste sah; man hielt sie dann für eine Abspaltung des G. ciliare; man schrieb sie einem eigenen G. oculomotorii zu, das nichts mit dem G. ciliare zu thun habe; man leugnete die Ganglien ganz und gar — kurz es war nicht mit ihm fertig zu werden. Auch der Verfasser dieser Studien hat sich vorzuwerfen, dass er halbe und unfertige Beobachtungen gelegentlich zu Papier gebracht hat, die sich contradictorisch widersprechen — ja er ist jetzt sogar gezwungen, seine erst vor einem Jahre gemachten Angaben über die Ursprungsart des Oculomotorius und dessen Beziehungen zu den in seinem Laufe vorkommenden Ganglien (Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopfproblems. in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. 1890 pag. 60) völlig zu widerrufen.

Dabei leuchtet ein, von welcher Bedeutung für die gesammten morphologischen Probleme des Wirbelthierkopfes, ja auch für die histogenetischen Probleme der Nervenentstehung die Entscheidung aller dieser Streitfragen sein musste — und wenn es trotz Allem nicht gelang, dieselben einigermaßen festzustellen, so durfte die Ursache davon wohl in der großen Schwierigkeit der Untersuchung, in der außerordentlichen Complication der Verhältnisse, unter denen der Oculomotorius entsteht und durch seine Entwicklung geräth, und schließlich in den überraschenden und die Tradition durchbrechenden Resultaten gesucht werden, die sich dabei ergeben haben.

Wenn ich es jetzt unternehme, diese Schwierigkeiten zu lösen oder wenigstens einen sicheren Boden für weiterbauende Forschung

zu gewinnen, so brauche ich, Angesichts der eben erwähnten Präcedentien, wohl kaum darum zu bitten, an das Nachstehende den Maßstab legen zu wollen, der so schwierigen Untersuchungen gebührt; ich glaube aber immerhin einige Schritte vorwärts gekommen zu sein und einige der fundamentalen Fragen, die mit der Entwicklung des Oculomotorius in Zusammenhang stehen, gelöst zu haben.

Meine Darstellung wird sich zunächst an die Embryonen von *Scyllium canicula* halten, welche in sehr viel deutlicherer Weise die auffallenden Phänomene der Entstehung des Oculomotorius enthüllen, als z. B. *Pristiurus*.

Die ersten Anfänge bemerkt man an Stadien, welche zwischen den Stadien *I* und *K* BALFOUR'S liegen. Sie machen sich bemerklich als Aufhellung der basalen Partie des Mittelhirns, deren dicht gedrängte Medullarzellen beiderseits von der Mittellinie sich in dem »Randschleier« (HIS) vereinzelt vorsechieben und zugleich jenes blasere Aussehen haben, welches ich schon bei der Bildung der motorischen Spinalnerven als der Bildung der Nerven vorausgehend erwähnte (14. Studie S. Bd. 1888 pag. 451).

Das Plasma dieser helleren Zellen tritt nun an einzelnen Stellen aus der ventralen Begrenzung des Mittelhirnes hervor und bildet feine Ausläufer, die ersten Anfänge des Oculomotorius, welche zu einem unregelmäßigen Netz zusammentreten, das erst in gewisser Entfernung von der Bodenplatte des Mittelhirnes, etwa in der Mitte des von sehr locker gefügten Mesodermzellen eingenommenen Innenraumes der Kopfbeuge, oberhalb und zur Seite des umgebogenen vorderen Chorda-Endes, ein schmales Nervenstämmchen aus sich hervorgehen lässt. Dieses Netz bietet in der That einen merkwürdigen Anblick. Es macht einen durchaus verschiedenen Eindruck von der Anlage der motorischen Spinalnerven. Seine Maschen erscheinen gebildet durch das Aneinanderfließen von Fortsätzen großer Zellen, deren Kern in der Plasmamasse selbst befindlich bleibt; eine Anzahl dieser Fortsätze stammen unmittelbar aus dem Mittelhirne. Wo weiterhin das Netz zu dem dünnen Nervenstämmchen wird, liegen einige lange schmale Kerne demselben an, auch finden sich deutliche Kerntheilungsfiguren an einigen derselben.

Vielleicht wird ein mit dem Anblick von Schnitten von Selachierembryonen aus dem BALFOUR'Sehen Stadium *K* und *L* vertrauter Forscher sofort die Vermuthung äußern, dass dieses Netz nichts Anderes sei, als die ausgetretenen Oculomotoriusfasern, umgeben und

verknüpft durch die netzförmig verbundenen Mesodermzellen. In der That liegt eine solche Deutung sehr nah. Wenn ich mich dennoch nicht entschließen kann, derselben zuzustimmen, so bewegen mich dazu zwei Gründe.

Der erste besteht in der Beobachtung, dass unmittelbar am Anfang der Plasma-Ausflüsse, welche zur Bildung des Oculomotorius zusammentreten, Zellen sich finden, die halb im Medullarrohr, halb außerhalb desselben liegen, gerade wie ich es an den Wurzeln der Spinalnerven beobachtete. Die zweite Thatsache ist auch schon von Andern festgestellt worden, dass im Oculomotorius der erwachsenen Selachier und auch anderer Wirbelthiere Ganglienklümpchen und zerstreute Ganglienzellen vorkommen.

Ich werde weiter unten von diesen Oculomotoriusganglien ausführlicher zu reden haben, hier will ich nur bemerken, dass diese Ganglienzellen und Ganglienklümpchen **nicht** aus der Trigemiusplatte herkommen, sondern von Anfang an dem auswachsenden Oculomotorius angehören, da sie sich schon bei Embryonen zahlreich auf derjenigen Streeke desselben vorfinden, welche zwischen Mittelhirn und der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum seu ciliare Ant. verläuft, ja sogar dicht an der Austrittsstelle des Oculomotorius aus dem Mittelhirne auch schon erkennbar sind, ehe irgend eine Verbindung mit dem G. mesocephalicum besteht.

Diese beiden Thatsachen lassen jenes oben erwähnte Netz von Nervenfasern in anderem Lichte erscheinen, als es wohl sonst erscheinen möchte. Ich lege an dieser Stelle kein ausschlaggebendes Gewicht auf den Umstand, dass die Kerne des Nervennetzes größer sind, als fast alle unliegenden Mesodermkerne — es wäre immerhin möglich, dass ihre Lage an den Nervenfasern sie flacher und darum größer erscheinen ließe, als die Mesodermzellen. Aber die Thatsache, dass dicht neben diesem Netze einige ähnliche Kerne liegen, deren einer eben Anstalt trifft, aus dem Medullarrohre auszutreten, während die beiden anderen demselben dicht anliegen, und der Umstand, dass in späteren Stadien eine größere Zahl solcher Zellen im Begriff des Austretens beobachtet werden können, lässt die Vermuthung berechtigt erscheinen, dass auch schon die Kerne dieses Anfangsnetzes ausgetretene Medullarelemente seien.

Man könnte vielleicht behaupten, dass jene zahlreicheren Elemente, die ich auf Taf. 1 Fig. 1—13 *b* abgebildet habe, Medullarzellen im Begriffe des Zurücktretens seien; oder überhaupt nicht Medullarzellen, sondern Mesodermzellen seien, welche sich in die Randzone des Mittelhirnes eingedrängt, oder dem ausgetretenen Nervenplasma so dicht angeschmiegt haben, dass sie wie ein dazu gehöriger Kern erscheinen. Alle diese Beobachtungen wären an sich selbst vielleicht nicht entscheidend, eine so der Tradition widersprechende Thatsache, wie das Vorkommen von Ganglienzellen in einem motorischen Vorderhornnerven, festzustellen. Aber die unzweifelhafte Thatsache, dass sich in dem Lauf des Oculomotorius Ganglienzellen nicht nur vereinzelt, sondern in außerordentlich großer Zahl vorfinden, deren Herkunft nicht aus irgend einem Ganglion der Ganglienleiste, auch nicht aus Zellen der lateralen Ganglien abgeleitet werden kann, macht es mehr als wahrscheinlich, dass sie eben aus dem Vorderhorn austreten, und dass die Fig. 1—13 in der That den Austritt solcher Zellen bezeichnen.

Das Punctum saliens der Beweisführung muss somit dahin verlegt werden, das Vorkommen dieser Ganglienzellen im Laufe des Oculomotorius nachzuweisen, ehe derselbe mit irgend einem Ganglion des Kopfes in Contact tritt.

Dieser Nachweis lässt sich auf zweierlei Weise führen: die eine betrifft das zeitliche, die andere das räumliche Auftreten der Ganglienzellen im Oculomotorius.

Dasjenige Ganglion der Ganglienleiste, welches allein in Frage kommen kann, wenn es sich darum handelt, die Ganglien des Oculomotorius aus ihm abzuleiten, ist das G. mesocephalicum BEARD (ciliare Aut.), Theilstück der Trigemiusplatte¹. Über seine Entstehung und anfängliche Entwicklung werde ich in einer späteren Studie ausführliche Mittheilungen machen, die ich hier nicht vorausnehmen will. Dass es seiner Entstehung nach nichts mit dem Oculomotorius zu thun hat, geht aus den früher schon von anderen Autoren gegebenen Nachrichten hervor; ist es doch das erste Ganglion der Ganglienleiste, das sich gesondert beobachten lässt, und zwar zu einer Zeit, in der an die Wurzelbildung der Oculomotoriusfasern noch nicht zu denken ist.

Der Oculomotorius findet mit seinem nach abwärts wachsenden Stamme das G. mesocephalicum fertig

¹ Ich schließe mich jetzt der Terminologie von BEARD durchaus an.

zwischen den Wandungen der 1. und 2. Kopfhöhle liegen. Er trifft auf dasselbe, umwächst es aber an der inneren Seite und breitet seine Fasern an der hinteren und unteren Peripherie der 1. Kopfhöhle aus, während das G. mesocephalicum zunächst einen Ast dicht neben und vor dem Oculomotorius längs der Hinterseite der 2. Kopfhöhle absendet, mit seinem Hauptstamme aber, der zum N. ophthalmicus profundus wird, über die Außenseite derselben hinzieht (Taf. 2 Fig. 1—13).

Bevor der Oculomotorius aber auf das G. mesocephalicum stößt, erkennt man in seinem Laufe eine Anzahl von nahe an einander liegenden runden und ovalen Zellen (Taf. 2 Fig. 2 n, Fig. 3 c). Dieselben liegen zumeist dicht vor der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum. Die Richtung ihrer Längsachse ist senkrecht zu der der Ganglienzellen des G. mesocephalicum, sie stehen auch eine Strecke weit von demselben ab, so dass man schwerlich dazu berechtigt ist, sie als aus demselben in den Lauf des Oculomotorius übergegangen anzusehen, wie es von so vielen Autoren, früher auch von mir selbst angenommen worden ist. Diese Zellen sind es aber, aus denen in etwas späteren Stadien eines der Ganglien des Oculomotorius hervorgeht. Die Dicke des Oculomotorius in dieser frühen Periode beträgt vielleicht 4 bis 6 Fasern, es ist aber bemerkenswerth, dass er an seinem unteren Ende stärker erscheint, als an seinem oberen. Auch an dem distalen Ende des Oculomotorius, unterhalb der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum, erkennt man deutlich zu dieser frühen Zeit zwei Gruppen von Ganglienzellen, deren eine am Eintritt des Nerven in sein Endgebiet, den M. obliquus inferior, gelegen ist, während die zweite, in mancher Beziehung interessantere, etwas oberhalb davon an der Stelle sich befindet, wo die Arteria chorioidealis, bekanntlich die Verlängerung der Spritzlochvene, den Lauf des Oculomotorius kreuzt, um sich an die Innenseite des Bulbus zu begeben und daselbst später die Gefäße der Chorioidea herzustellen. Auch diese beiden Gruppen von Ganglien sind dem Oculomotorius schon ein- resp. angelagert, ehe irgend eine Verschmelzung mit dem G. mesocephalicum stattfindet.

Nun ist es ja bekanntlich schwierig, in frühen Stadien der Entwicklung isolirte Ganglienzellen von Mesodermzellen zu unterscheiden, und desshalb könnte man diese drei Oculomotoriusganglien für Anhäufungen von Mesodermzellen halten, wäre nicht, wie schon oben

bemerkt, durch SCHWALBE und Andere nachgewiesen, dass in der That auch bei erwachsenen Selachiern und bei anderen Vertebraten an denselben Localitäten deutliche Ganglienzellanhäufungen existiren, und könnte man nicht die weitere Entwicklung dieser Zellen zu wirklichen Ganglienzellen bei älteren Embryonen mit größter Sicherheit verfolgen.

Dadurch aber wird es zur Thatsache, dass in den Lauf des entstehenden Oculomotorius Ganglienzellen gerathen, und dass diese Ganglienzellen keinen anderen Ursprung haben können, als die Region des Vorderhornes im Mittelhirn.

Nach Feststellung dieser Thatsache ergab sich die Nothwendigkeit, die Entstehung und die ersten embryonalen Stadien des Oculomotorius von dem Gesichtspunkte aus zu untersuchen, ob es nicht gelänge, den Austritt von Medullarzellen in die Wurzeln des Nerven direct zu beobachten.

Auch das gelang. Ich habe oben schon von dem Netz plasmatischer Ausflüsse von Medullarzellen gesprochen, welche den Anfang des Oculomotorius bilden. Ich kann mittheilen, dass bald nach der Bildung dieses Netzes Medullarzellen im Moment des Austrittes aus dem Medullarrohre und Übertrittes in dieses Wurzelnetz von mir beobachtet worden sind (Taf. 1 Fig. 1—13). Diese Zellen treten theils vereinzelt, theils in mehrfacher Zahl neben oder hinter einander aus, wie die Abbildungen erweisen. Auch zeigen Fig. 10 und 11, dass die Kerne als lange blasse Stäbchen mit dem ansfließenden Plasma von tieferen Schichten des Vorderhornes durch die davor liegenden dichten Fasergeflechte der weißen Substanz durchpassiren.

Durch diese Beobachtungen, welche an *Scyllium canicula* und *catulus*, *Torpedo* und *Raja* gemacht sind, erfahren nun Thatsachen eine definitive Deutung, die ich früher schon öfters gemacht, dann aber des anomalen Charakters halber wieder aufgegeben hatte. Es finden sich nämlich bei **allen** Embryonen der Selachier Ganglienzellen in demjenigen Theile des Oculomotorius, welcher zwischen dem Mittelhirn und dem ersten Theilungspunkt des Nerven, wo er den Ast zum *M. rectus superior* abgiebt, sich erstreckt, also an seinem eigentlichen Stamme. Ja, in gewissen Stadien trifft man diese Zellen am zahlreichsten gerade an den Wurzeln und auf der ersten basalen Hälfte des Stammes an. Auf Taf. 2 Fig. 5—9 sind solche Ganglienzellen in concentrirten Anhäufungen von einem *Raja*-Embryo

abgebildet; auch in späteren Stadien findet man sie daselbst noch, aber je weiter sich der Embryo entwickelt, um so seltener werden sie. Deutliche Anhäufungen solcher Ganglienzellen sind bei *Torpedo*, *Mustelus* und *Scyllium* leicht zu beobachten, ich bilde sie aber nicht weiter ab, um die Zahl der Abbildungen nicht ins Ungemessene zu vermehren.

Diese Anhäufungen von Zellen habe ich seit Jahren gekannt und anfänglich, auch ihrer äußeren Erscheinung halber, als Ganglien gedeutet. Ihr Vorkommen bewog mich, das von mir beobachtete Eintreten von Medullarzellen in die Anfänge der motorischen Spinalnerven in der Weise hervorzuheben, wie es in der 14. Studie geschehen ist. Später ward ich wieder an der Natur jener Zellen des Oculomotorius als Ganglienzellen irre und hielt sie für Anhäufungen von Mesodermzellen (Anat. Anzeiger 5. Jahrg. pag. 60). Jetzt aber bin ich zur definitiven Überzeugung gelangt, dass es sich um Ganglienzellen handelt.

Den Beweis hierfür liefert gerade diejenige Strecke des Oculomotorius, welche zwischen dem Medullarrohr und dem G. mesocephalicum verläuft, also diejenige, welche von dem Verdachte absolut frei bleibt, durch Anlagerung an ein existirendes Ganglion der Trigeminusplatte Ganglienzellen in sich aufgenommen zu haben. Mag es auch schwer, ja unmöglich sein, mit unseren heutigen Conservirungs- und Färbungsmethoden ausgetretene Medullarzellen und angelagerte Mesodermzellen in frühen Embryonalstadien zu unterscheiden: je weiter sich die Ganglienzelle entwickelt, um so sicherer gelingt es, dieselbe von den Mesoderm- resp. Neurilemm bildenden Zellen zu unterscheiden. Konnte es also zweifelhaft bleiben, ob die Anhäufungen von Zellen am oberen Theil des Oculomotorius aus Medullar- oder Mesodermzellen bestehen, so schwand dieser Zweifel, als es mir gelang, bei einem Embryo von *Raja* (Taf. 2 Fig. 10—12), der beträchtlichere Größe besitzt, einige ausgebildete Ganglienzellen aufzufinden, die nur durch Umwandlung jener Zellanhäufungen entstanden sein können, welche auf Taf. 2 Fig. 5—9 abgebildet sind. Zugleich liefern aber diese Zellen auch den Beweis, dass die größere Zahl derselben verschwinden. Was aus ihnen wird, ob sie einfach zu Grunde gehen, oder vielmehr Umwandlungen erleiden, das will ich nicht an dieser Stelle erledigen: wir werden weiter unten sehen, dass die histogenetischen Vorgänge bei der Bildung der motorischen Nerven von Neuem auf die Frage untersucht werden müssen, ob nicht doch zahlreiche Medullarzellen in ihren Lauf auf-

genommen werden, und welche Bedeutung sie für den histogenetischen Aufbau des Nerven, resp. auch für die Urgeschichte des Nervensystems haben.

2. Zur Entwicklung des Trochlearis.

Leider bin ich nicht im Stande über die allererste Entstehung dieses Nerven Angaben zu machen. Ich kann denselben erst sehen, wenn er bereits eine gewisse Länge erreicht hat. Dies ist um so bedauernswerther, als sein merkwürdiger Abgang von der dorsalsten Kuppe des Mittelhirns trotz seiner Natur als motorischer Nerv ein bisher ungelöstes topographisches Problem bildet, ein Problem, das noch complicirter wird durch die auffallende Chiasmabildung, der seine Fasern unterliegen.

Der Trochlearis theilt mit den übrigen Augenmuskelnerven zwei Eigenthümlichkeiten: er ist wie sie einer der spätest entstehenden Nerven, vielleicht der späteste; und wie sie verläuft er erst auf geraumer Strecke durch embryonales Mesoderm, che er an sein Endgebiet, den *M. obliquus superior*, gelangt. Beide Eigenthümlichkeiten bilden bei der phylogenetischen Betrachtung des Trochlearis wie seiner beiden Genossen eine weitere Instanz, die bisher allzu wenig in Rechnung gestellt worden ist. Auch wäre wohl gerade der Trochlearis ein Nerv, dessen Betrachtung für das Problem der Verbindung zwischen entstehendem Nerv und seinem Endorgan von ganz besonders schwieriger Natur ist, da die auswachsenden Fasern kein vorgebildetes Organ zu ihrer Verfügung haben, an dem entlang sie sicher zu ihrem Endorgan herantreten könnten, welches so weit von dem Austrittspunkt entfernt liegt, wie bei keinem anderen motorischen Nerven.

Des Problematischen ist aber auch damit noch nicht genug. Wie ich schon früher (*Anat. Anzeiger* 5. Jahrg. 1890 pag. 61 und 15. Studie, *Mitth. Z. Stat. Neapel* 9. Bd. 1890 pag. 346) erwähnt habe, findet sich bei Embryonen mehrerer Selachier — nach *HOFFMANN* auch bei Reptilien — dem Trochlearis ein Ganglion angelagert, dessen Ursprung von mir in einer späteren Studie nachgewiesen werden soll. Ich gebe einige Abbildungen, die von *Torpedo*-Embryonen genommen sind und das Ganglion resp. die Ganglien, um welche es sich hier handelt, in situ darstellen (Taf. 3 Fig. 1—6 a). Bei *Torpedo* wird es fast regelmäßig gefunden, aber nicht immer an derselben Localität. Ja, sogar auf den beiden Seiten desselben Embryos können

Differenzen der Lagerung vorkommen: ich besitze auch einige Embryonen, bei denen es auf der einen Seite kräftig entwickelt ist, auf der anderen aber fehlt. Ich habe es auch bei *Raja*, *Scyllium* und *Mustelus* nachweisen können — aber bei all diesen Embryonen findet es sich nur in den früheren Stadien. Bei Embryonen von *Torpedo ocellata*, die mehr als 30 mm Länge messen, habe ich es nie mehr angetroffen. Mitunter gewahrt man eine Ganglienmasse den Fasern des Trochlearis dicht angelagert, als bildete sie einen Theil seiner Fasern (Taf. 3 Fig. 4b), gleichzeitig aber besteht eine andere Ganglienzellanhäufung davon getrennt (Fig. 5). Beide Ganglien senden Fortsätze aus, als wollten sie wirkliche Nervenfasern bilden — aber ich habe mich bisher nicht davon überzeugen können, dass es sich um vollkommen ausgebildete peripherische oder Wurzelfasern handle: ich habe zwar in den betreffenden Ganglien die charakteristische Umwandlung ihrer Zellen zu spindelförmigen Elementen beobachten können, welche mit der Bildung echter Nervenfasern verbunden ist, aber ob dieser Process wirklich dazu führt, sensible Fasern in den Lauf des Trochlearis einzuschalten, muss ich dahin gestellt sein lassen¹. Diese Frage zu entscheiden wird wohl nur der ana-

¹ Sollten dieses vergängliche Ganglion und seine Fasern vielleicht doch nicht ganz vergänglich sein? Bei den älteren Anatomen finden sich Angaben über »knotiges Ansehen des Trochlearis« ARNOLD, in: TREVIRANUS, Zeitschrift für Physiologie 2. Bd. Heft 1. 1826. pag. 165. Freilich nimmt ARNOLD drei Jahre später diese Angabe wieder zurück (dieselbe Zeitschrift 3. Bd. pag. 151), aber vielleicht variiert auch bei Säugethieren dieses Vorkommen. VARRENTRAPP beschreibt den N. tentorii cerebelli (Observat. anatom. de parte cephalica nervi sympathiei 1832) mit den Worten (pag. 33): »Ramulum illum, quem ARNOLDUS primus in dissertatione inaugurali a nervo trochleari retrorsum ad duram matrem decurrentem et plerumque ex nervi laudati ganglio parvo orientem descripsit, equidem saepissime reperi.« VARRENTRAPP spricht sich nicht deutlich aus, ob er auch ein Ganglion beobachtet hat. Wohl aber bestätigt BIDDER dasselbe (Neurolog. Beobachtungen, Dorpat 1836 pag. 16, mit den Worten: »Schon ARNOLD und VARRENTRAPP bemerkten an der Stelle des N. trochlearis, wo die Nervi tentorii cerebelli abgehen, häufig ein Knötchen; ich konnte ein solches ‚nicht immer‘ sehen, wohl aber beständig eine veränderte Färbung desselben, wie auch die Hirnhautnerven selbst durch ihr ganzes Aussehen sich deutlich als organische Zweige erwiesen.«

Ob diese N. tentorii cerebelli mit den oben beschriebenen sensiblen Fasern jenes vergänglichen Ganglions zusammenhängen, würde wohl nur durch eine erneute monographische Bearbeitung des N. trochlearis festgestellt werden können, welche in ähnlicher Weise unternommen werden müsste, wie die Bearbeitung des Oculomotorius durch SCHWALBE. Die Möglichkeit liegt sehr nahe, dass es sich nur um Äste des Ophthalmicus superficialis p. facialis handelt,

tomisch histologischen Untersuchung ausgewachsener Formen gelingen. wie dieselbe das Vorkommen von Ganglienzellen im Oculomotorius nachwies, lange bevor es gelang, auf entwicklungsgeschichtlichem Wege die Herkunft dieser Ganglienzellen festzustellen. Bleibt nun auch bei dem Oculomotorius zweifelhaft, welcher Natur die ihm angehörenden Ganglienzellen sind, so würde darüber bei dem Trochlearis kein Zweifel sein können, da, wie gesagt, die erratischen Ganglien, von denen ich eben spreche, nachweisbare Producte der Trigeminiplatte, also der Ganglienleiste sind.

An der Stelle, wo eine Anzahl von Ganglienzellen sich dem Laufe der Trochlearisfasern unmittelbar anschmiegen, mitunter auch schon vorher, sieht man auch meistens eine Theilung dieser Fasern, eine Astbildung, die aber, wie es scheint, in vielen Fällen nur zur Bildung einer Schleife führt. Es sind freilich schon bei anderen Wirbelthieren, sogar beim Menschen, Spaltungen im Faserverlauf des Trochlearis beobachtet worden, aber doch nur als Varietäten; bei den *Torpedo*- und anderen Selachier-Embryonen ist es aber fast Regel, dass der Trochlearis, wenn er seinen Weg durch das embryonale Mesoderm macht, sich spaltet — ja oft sieht man, wie diese Äste einzeln von Knorpelzellen umwachsen werden, so dass sie nachher jeder für sich durch einen eigenen Knorpelcanal das Cranium verlassen, aber doch in vielen Fällen wieder zu einem Stamme vereinigt werden, der sich an den *M. obliquus superior* begiebt. Diese Verästelung erzeugt gelegentlich auch irreführende Beziehungen, zumal mit Zweigen des *Ophthalmicus superficialis p. major s. facialis*. Diese Zweige machen häufig den Eindruck, als gehörten sie zu dem Trochlearis, aber bei genauerer Verfolgung ihres Laufes wird man fast immer finden können, dass sie dem mächtigen *Ophthalmicus* und nicht dem wesentlich schwächeren Trochlearis angehören.

3. Die Entwicklung des Abducens.

Die ersten Angaben über die Entwicklung des Abducens verdanken wir, eben so wie über die beiden vorhergehenden Augenmuskelnerven, MILNES MARSHALL, der diese Nerven sowohl beim Hühnchen, wie bei den Selachiern zuerst in frühen Stadien beobachtete. Freilich

deren Verwechslung mit jenem Trochlearisgeflecht sehr nahe liegt, auch schon bei den Embryonen leicht irre führt.

Für die eben erwähnten Citate bin ich der Güte und freundlichen Zuvorkommenheit Professors W. KRAUSE in Göttingen verpflichtet.

sind diese Angaben MARSHALL'S heute nicht mehr erschöpfend, auch in manchen Einzelheiten weder thatsächlich richtig, noch auch in ihrer Deutung aufrecht zu halten — was wir oben bereits sahen.

Vom Abducens hat MARSHALL Abbildungen geliefert, welche den Nerven schon als aus 4—7 Wurzelsträngen entstehenden Stamm zeigen, aber nicht zur Anschauung bringen, wie diese einzelnen Wurzelstränge sich bilden.

Ich habe mich bemüht, diese Lücke auszufüllen, und kann neue Abbildungen liefern, welche die ersten Stadien besser illustriren. Es ergibt sich, dass die ersten Anfänge des Nerven zu einer Zeit auftreten, welche dem Stadium *L* BALFOUR'S entspricht. Zu dieser Zeit habe ich den Abducens aus zwei Wurzelfasern entstehen sehen, die ziemlich weit von einander getrennt sind, aber in einander fließen. Die Breite dieser Fasern entspricht je einer Zelle, es ist also wahrscheinlich, dass die Plasmamasse, aus der sie bestehen, nur einer oder höchstens zwei Medullarzellen angehört. Bei dem gleichen Stadium eines *Mustelus*-Embryos finde ich die Zahl der Plasmaausflüsse beträchtlich größer: ich zähle deren sechs auf jeder Seite. Auch gehen sie nicht gleich fast wagerecht aus dem Medullarrohre ab, sondern treten nach abwärts in z. Th. wohlgerundeten Bögen hervor (Taf. 4 Fig. 2—5).

Bei einem Embryo von *Pristiurus*, aus dem BALFOUR'Schen Stadium *L'*, sind die Plasmaausflüsse zur Bildung des Abducens gleichfalls schon zahlreicher, als bei dem vorher geschilderten Embryo von *Scyllium canicula*, sie sind auch gleichzeitig breiter und setzen sich zu netzförmigen Maschen (Taf. 4 Fig. 6 u. 7) zusammen, aus denen ein nach vorn, parallel der Grundlinie des Medullarrohres laufender Nerv hervorgeht, der aber kaum bis an seinen Endbezirk, die noch nicht zur Muskelbildung vorgeschrittene dritte Kopfhöhle, herangewachsen ist. Innerhalb des Netzwerkes und an den Wurzelfasern des Nerven sieht man Zellen liegen, welche größer erscheinen, als die umliegenden Mesodermzellen; ähnliche Zellen liegen auch innerhalb des Medullarrohres gerade an den Stellen, aus denen die Plasmaausflüsse hervorgehen, welche die Wurzeln des Abducens bilden. Immerhin aber ließe sich aus diesem Bilde keineswegs mit Sicherheit folgern, dass diese Kerne resp. Zellen aus dem Medullarrohre stammen: ihre Größe ließe sich auch so erklären, dass sie durch Anlagerung an die nervöse Plasmamasse sich mehr abplatteten, als die umliegenden, netzförmig durch Ausläufer verbundenen Mesodermzellen. Wenn ich trotzdem vermuthe, dass schon

diese Zellen Medullarzellen seien, so ist das ein Schluss, den ich auch hier wieder aus Beobachtungen ziehe, die an späteren Stadien gemacht sind und weiter unten ausführlich beschrieben werden sollen.

Es ist nun auffallend, dass die Wurzeln des Abducens — meist sind es vier Stränge, es kommen aber auch bis zu sieben vor — bei ihrem Austreten schon die Richtung nach vorn einschlagen, die hintersten am deutlichsten, die vorderen weniger ausgesprochen; sie scheinen durch die Chorda und deren mesodermale Bekleidungs-schichten, aus welchen später das Cranium sich bildet, an einem Wachsthum nach abwärts gehindert zu werden. Dass aber der ganze N. abducens sich in horizontaler Richtung nach vorn wendet, hängt mit der Verschiebung der bisher sog. dritten Kopfhöhle zusammen, aus deren vorderen Abschnitt der M. rectus externus wird, während der hintere Abschnitt an dieser Muskelbildung nicht participirt, wie an anderer Stelle näher dargestellt werden wird. Der Abducens tritt an den M. rectus externus von hinten heran, er spaltet sich sogar gleich von vorn herein in zwei Äste, deren einer an der Innenseite des Muskels entlang läuft und von dort zwischen die Muskelbündel sich vertheilt, während der andere Ast an der Außenseite eindringt.

Man sieht den Abducens anfänglich nur in der Breite eines Kerns an die dritte Kopfhöhle herantreten, ehe in den Wandungen derselben die Umwandlung zu Muskelfasern vorgegangen ist. Erst später erlangt der Nerv einen größeren Umfang.

Fragt man nun, woher dieser größere Umfang stammt, so bleibt man natürlich darauf angewiesen, eine Zunahme der Plasmaausflüsse anzunehmen, welche aus dem Medullarrohr hervorkommen. Und da die erste Entstehung des Nerven eine vergleichsweise späte ist, eben so wie bei dem Oculomotorius, so kann man, zumal da die Ursprungsstelle so weit ausgedehnt ist, leichter dazu gelangen, die Zunahme der Elemente des Abducens zu beobachten.

Und da kann es nun nicht zweifelhaft sein, dass fortgesetzt, und bis zu ziemlich vorgeschrittener Embryonalperiode, Medullarzellen aus dem Vorderhorn austreten und in den Verband des embryonalen Nerven übergehen. Ich besitze eine beträchtliche Zahl von Embryonen aller Selachier, welche auf Sagittalschnitten dieses Auswandern der Medullarzellen demonstrieren. Häufig sieht man solche Zellen als Plasmaausflüsse mit einem Theile des Kernes halb außerhalb, halb innerhalb des

Medullarrohres liegen; es gelingt, zumal bei Hämatoxylinfärbung, mitunter die eben ausgetretenen Kerne von den umliegenden Mesodermzellen zu unterscheiden, so dass man ihrer eine größere Anzahl in dem Netzwerk der Wurzeln neben einander liegen sieht.

Aber am auffälligsten ist es, dass dieses Auswandern am stärksten auf bereits vorgerückteren Embryonalstadien einzutreten scheint. Ich habe Embryonen von *Raja*, *Torpedo*, *Mustelus*, *Scyllium catulus* und *cunicula*, welche nicht nur eine außerordentliche Zunahme der charakteristischen, an einander würfelförmig abgeplatteten Medullarzellen (Taf. 4 Fig. 10) an den Wurzeln des Abducens, sondern auch diese Wurzeln im Zusammenhang mit Zellenklümpchen zeigen, die aus den tiefer liegenden Bezirken der Vorderhörner durch den bereits sehr beträchtlich starken Belag mit weißer Substanz hindurch dringen und sich an die Wurzeln begeben (Taf. 4 Fig. 9) — so dass ein Bild entsteht, welches den Zellenbelag der Wurzeln und die Zellen im Inneren der weißen Substanz als kontinuierliche Masse aufweist. Und da diese Bilder für alle vier bis fünf Wurzelstränge dieselben sind, in den Zwischenräumen aber eben so wie davor und dahinter, keine ähnlichen Phänomene sich zeigen, so ist man wohl um so mehr berechtigt, diese Bilder in der eben erörterten Weise zu deuten, als ein Embryo von *Raja* ein solches Medullarzellenklümpchen ausgetreten und ganglienartig dem einen Wurzelstrang angelagert (Taf. 4 Fig. 8a) zeigt, während das davor liegende halb drinn, halb draußen, das noch weiter davor liegende aber noch ganz in der weißen Substanz, freilich dicht am Rande des Medullarrohres, beobachtet werden kann (Taf. 4 Fig. 8b).

Dieses vergleichsweise späte, aber massenweise erfolgende Aus-treten von Medullarzellen in den Abducens ist darum von hohem Interesse, weil es vielleicht eine Erklärung und Analogie für die Erscheinung bietet, auf welche zuerst VAN WIJHE (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76) aufmerksam gemacht hat, und welche ich in der 14. Studie erwähnt habe. VAN WIJHE hatte im Stadium O »an den ventralen Wurzeln der Spinalnerven an der Stelle, wo dieselben die Dura mater durchbohren, zellige Verdickungen gefunden, welche Ganglien täuschend ähnlich sehen«. Ich habe nun bei den Embryonen, an denen ich das Auswandern der Medullarzellen in die Abducenswurzeln genau beobachten konnte, auch an den Wurzeln der eigentlichen Spinalnerven dieselben Klümpchen dunkel gefärbter Zellen wahrgenommen und zweifle nicht daran, dass sie den VAN WIJHE'schen Verdickungen entsprechen und mit den in die

Wurzeln des Abducens auswandernden Medullarzellen dieselbe Natur und Provenienz haben, woraus dann das wichtige Resultat sich ergäbe, welches ich in der 14. Studie bereits aussprach, dass nämlich Medullarzellen in alle motorischen Nerven übertreten.

In den motorischen Spinalnerven sieht man gerade an der Stelle, die VAN WIJHE richtig bezeichnet, die Wurzel umgeben von dunkelgefärbten kleinen Zellen, welche theils zwischen den Fasern — die man nun schon Achsencylinder nennen kann — zum größten Theile aber um sie herum geordnet sind und oft jenes ganglienförmige Aussehen haben, auf welches VAN WIJHE hinweist (Taf. 5 Fig. 1—8 *m*). Auch noch eine Strecke weiter abwärts, zumal an der äußeren Seite der motorischen Nerven sieht man diese Zellen denselben an- resp. eingelagert.

Genau dasselbe Bild gewähren die Wurzelstränge des Abducens, und da man bei diesem Nerven mit annähernder Sicherheit nachweisen kann, dass diese Zellen aus dem Medullarrohre herausgleiten, so ist es wohl erlaubt, auch für die Spinalnerven einen ähnlichen Modus anzunehmen, zumal man fast in allen Wurzeln derselben, so weit sie ins Innere des Vorderhornes zu verfolgen sind, einzelne Kerne sieht, die aus dem Verband der großen Masse der Vorderhornzellen losgelöst, abwärts, oft sogar dicht am Rande des Medullarrohres innerhalb der Faserzüge sich finden, die in die motorischen Wurzeln hinein gehen (Taf. 5 Fig. 9—12 *m*).

Ich muss an dieser Stelle eines Argumentes gedenken, welches SAGEMEHL benutzte, um die Möglichkeit des Auswanderns von Medullarzellen in die motorischen Nerven in Abrede zu stellen. Er sagt (Unters. ü. d. Entw. d. Spinalnerven 1882 pag. 32): »Der Annahme, dass diese Zellen von dem Medullarrohre herkommen, widerspricht schon der Umstand, dass letzteres wahrscheinlich noch vor der Entstehung der motorischen Wurzel, jedenfalls aber zu einer Zeit, wo die motorische Wurzel noch ganz schwach ausgebildet ist und keine Zellen enthält, an den lateral-ventralen Theilen von einem Mantel weißer Substanz umgeben wird, der ein Herauswehern von Zellen mit den Fasern nicht gestatten würde.« Ich habe schon in der 14. Studie pag. 447 auf das Irrige der Meinung hingewiesen, als wenn weiße Substanz bereits im Medullarrohr existire, ehe die motorischen Wurzeln auftreten: aber ich will auch auf das Bestimmteste der Meinung widersprechen, als wenn vorhandene weiße Substanz das Auswandern von Medullarzellen unmöglich mache. Die Erscheinungen, welche oben vom Oculomotorius und Abducens be-

geschrieben sind, finden zu einer Zeit statt, wo ein beträchtlicher Betrag von weißer Substanz vorhanden ist, durch welchen hindurch sich die Medullarzellen ihren Weg bahnen, und wenn man die Abbildungen (Taf. 1 Fig. 9 und 10, Taf. 4 Fig. 9) betrachtet, so wird man sehen, dass die Kerne der Medullarzellen sich comprimiren und in die Länge ziehen, um mit dem Plasma zugleich durch die ad hoc gemachten oder immer vorhandenen Lücken der weißen Substanz auszuwandern.

Es ist aber von einer gewissen Wichtigkeit, dies festzustellen, aus demselben Grunde, welcher mich bestimmt, den Ausdruck Achsencylinder nicht ohne Weiteres auf die Plasmaausflüsse der ersten Anfänge der motorischen Nerven anzuwenden. Diejenigen Zellen nämlich, welche zu späterer embryonaler Zeit aus den Vorderhörnern durch die weiße Substanz hindurch in die motorischen Nerven hinabsteigen, scheinen eben auch keine Spur von Achsencylinder zu besitzen, sondern sind einfache, aus Plasma und Kern bestehende Zellen, welche ihre definitive Bestimmung noch zu erwarten haben und die Fähigkeit des Wanderns in hohem Grade besitzen, da man derartige Medullarzellen wie beim Oculomotorius so auch beim Abducens längs des ganzen Nervenstammes beobachten kann, ja sogar dem Endausbreitungsbezirk desselben, dem M. rectus externus, anliegend findet (Taf. 4 Fig. 12 *x*).

4. Allgemeinere Erwägungen.

Die vorstehenden Angaben thatsächlicher Natur erlauben nun nicht nur, sondern fordern dazu auf, in verschiedener Richtung ihre theoretische Verwerthung vorzunehmen.

Die Erörterung derjenigen Probleme indessen, welche die Histo-genese des ganzen peripherischen Nervensystems betreffen und wohl als die fundamentalsten anzusehen sind, will ich in dieser Studie nicht vornehmen, da ich sie, auf eine große Zahl neuer Beobachtungen gestützt, in der nächsten Studie ausführlich behandeln werde. Hier will ich das Auswandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven nur mit der Bildung gewisser Ganglien innerhalb der motorischen Nerven in Zusammenhang bringen. Unter den auswandernden Zellen wären also hiernach echte Ganglienzellen. Außer meinen eigenen und SCHWALBE's Beobachtungen am Oculomotorius bestärken mich in dieser Auffassung die Befunde, welche THOMSEN und GASKELL am Oculomotorius, Ersterer auch am Abducens ge-

macht haben, und die, wie es scheint, von anderer Seite nicht hinreichend gewürdigt worden sind.

Unter dem Titel: »Über eigenthümliche aus veränderten Ganglienzellen hervorgegangene Gebilde in den Stämmen der Hirnnerven des Menschen« beschreibt THOMSEN in VIRCHOW's Archiv 109. Bd. 1887 pag. 459 ff. gewisse Gebilde, welche sich als Umwandlungsproducte von Ganglienzellen herausstellten, die in den centralen, also proximalen Bezirken des Oculomotorius, Abducens und Facialis des Menschen in größerer Zahl und regelmäßig zu finden seien. Es ist sehr charakteristisch, dass THOMSEN »die besprochenen Herde, meist in rundlicher Form, in fast allen motorischen Hirnnerven gefunden hat, ganz besonders aber an einer bestimmten Stelle, nämlich da, wo der Nerv, gerade extracerebral werdend, noch aus den einzelnen Wurzelbündeln besteht, während die Herde vereinzelt sind oder ganz fehlen, wenn die Bündel sich bereits zu dem nur durch die gemeinsame Scheide zusammengefassten Stamme vereinigt haben. Vorzugsweise häufig sind sie im Oculomotorius und Facialis, seltener im Abducens und anscheinend fehlend im Trochlearis«. Und in einer Anmerkung setzt der Verfasser noch hinzu: »einmal fand ich einen gleichen Herd übrigens auch in einer hinteren Lumbalwurzel«. Anfangs hielt THOMSEN diese Herde für pathologische Producte, nachdem es sich aber herausgestellt hatte, dass sie bei ganz normalen Individuen ebenfalls vorhanden waren, wurden die Untersuchungen weiter ausgedehnt, und der doppelte Nachweis geführt, dass 1) sehr viele Ganglienzellen in den erwähnten Nerven vorhanden seien und 2) dass dieselben in den meisten Fällen zu jenen »Herden« sich umbildeten, welche wohl mit Recht als Zerfallproducte angesehen werden können. Aus der nicht langen, aber sehr wichtigen Abhandlung THOMSEN's will ich den Schluss hierher setzen, da er uns in der Erkenntnis der hier behandelten Probleme wesentlich weiterhelfen wird (l. c. pag. 463 ff.).

»Wenn somit nicht zweifelhaft sein kann, dass die erwähnten Herde aus veränderten Ganglienzellen hervorgehen, so ist die weitere Frage: wann und wie hat der Process stattgefunden? Über die Natur der Veränderungen haben mir Färbungen und chemisches Verhalten keinen Aufschluss geben können. Gegen eine postmortale Entstehung spricht die regelmäßige Form der Herde und das Nebeneinander von Herden und normalen Zellen — wohl sicher bestanden die Herde bereits intra vitam. Die Entstehung der kleineren Plaques aus der Zelle ist direkt verständlich, was die größeren

anlangt. so ist schwierig, anzunehmen, dass dieselben durch unregelmäßige Quellung nur einer Zelle entstanden sein sollten — dazu sind sie zu groß und das Vorkommen von Nervenfasern innerhalb der Herde, sowie die kranz- bezw. septumartige Gestalt derselben wäre kaum zu erklären. Gegen eine Confluenz mehrerer kleiner Herde durch Zugrundegehen der dazwischen liegenden Nervenröhren spricht das völlige Fehlen atrophischer Fasern.

»Dagegen scheint es mit Rücksicht auf den Befund mehrerer nahe zusammen liegender Ganglienzellen ohne Kapsel zwischen den Nervenbündeln nicht unwahrscheinlich, dass die größeren Herde früheren Ganglienzellenhaufen entsprechen, bezw. aus ihnen hervorgehen. Das Vorhandensein reichlicher normaler Ganglienzellen im Oculomotorius eines Neugeborenen einerseits und von ausgebildeten Herden ohne Zellen im gleichen Nerven eines Vierjährigen andererseits legt die Vermuthung nahe, dass die Umwandlung der Zellen — wenigstens größtentheils — in eine sehr frühe Lebensperiode fällt, woraus sich erklären würde, dass beim Erwachsenen ausgebildete Herde so häufig, normale Ganglienzellen dagegen nur selten gefunden werden: — in der embryonalen Entwicklung des Nerven dürfte dann vielleicht der Grund zu suchen sein, warum die Herde um so seltener werden bezw. ganz verschwinden, je weiter peripherisch der Nerv untersucht wird. Handelt es sich bei unseren Plaques thatsächlich — was erst ausgedehntere Untersuchungen feststellen können — um in den Nerven eingesprengte Ganglienzellen, die in allerfrühester Lebensperiode einem Absterbeprocess anheimfallen, so kann die eigenthümliche Form der Herde, ihre Lage als Caput mortuum im gesunden Nervengewebe, der amorphe Charakter ihrer Substanz eben so wenig auffallen, wie ihr häufiges und regelmäßiges Vorkommen gerade in demjenigen Theile des extracerebralen Nervenstammes, der am meisten central gelegen ist.«

In der embryonalen Entwicklung habe ich nun zwar keinen Grund gefunden, weshalb die Herde entarteter Ganglienzellen peripherwärts verschwinden, wohl aber habe ich nachgewiesen, dass die Ganglienzellen schon in sehr frühen und frühesten Stadien in die motorischen Nerven eintreten. THOMSEN seinerseits hat aber den Beweis geliefert, dass echte Ganglienzellen, außer am Oculomotorius, in dessen Faserverlauf, wie gesagt, sie schon durch ROSENTHAL und SCHWALBE nachgewiesen waren, sich auch im Abducens beim Erwachsenen finden, und hat dadurch der Forschung einen um so größeren Dienst erwiesen, als nun wohl durch den doppelten, ana-

tomischen wie embryologischen. Nachweis der Ganglienzellen in rein motorischen Nerven, welche noch dazu nicht in Anlagerung an Spinalganglien treten, die bisher fast allgemein geltende Lehre fallen wird, motorische Nerven besäßen keine Ganglienzellen.

Ehe wir uns aber daran geben, die Ursache des Zugrundegehens dieser Ganglienzellen in motorischen Nerven anzuschauen, haben wir vor Allem einen Grund für ihr Dasein resp. für ihre Bedeutung und Function anzugeben. wobei denn freilich die Thatsache ihres theilweisen und frühen Zugrundegehens sehr ins Gewicht fallen wird.

Zunächst wird es sich um die Feststellung der Natur derjenigen Ganglienzellen handeln, die im Oculomotorius nachgewiesen worden sind. SCHWALBE und andere Autoren, welche sich mit dem G. oculomotorii befaßt haben, scheinen keinen Zweifel gefühlt zu haben, dass es sich um sensible Ganglienzellen dabei handle. Der Begriff motorischer peripherer Ganglien scheint so gänzlich widersinnig gewesen zu sein, dass eben nur daran gedacht ward, die Herkunft selbst der in den Faserverlauf vereinzelt eingesprengten Ganglienzellen des Oculomotorius nur durch Abspaltung und Einwanderung aus Elementen der Trigeminalganglien zu erklären: auch BEARD, welcher zuerst eine scharfe Unterscheidung der unter dem Namen Ganglion ciliare so lange vermischten Ganglienbildungen durchgeführt hat, gelangt nicht weiter, als dass er dem Ganglion des Oculomotorius den Charakter eines wahrscheinlich sympathischen Ganglions zuspricht, wenn schon er ganz richtig seine Reserven gegenüber HOFFMANN macht, welcher das G. oculomotorii durch Abspaltung aus dem G. ciliare Aut. (mesocephalicum BEARD) hervorgehen lässt. Dass aber mit dem Wort sympathisches Ganglion nichts gewonnen ist, so lange nicht Bedeutung und Entwicklungsmodus der Ganglien des Oculomotorius auf die der sympathischen Ganglien des Grenzstranges zurückgeführt sind — wobei dieselben denn freilich als nicht sympathisch klar erkennbar würden — liegt auf der Hand. Aber es lag eben auch BEARD als Stein des Anstoßes im Wege, dass Ganglienzellen in rein motorischen Nerven kein Heimatsrecht haben, oder, wie es HIS einmal ausdrückt, »dass der Oculomotorius als ein rein motorischer Nerv kein Anrecht auf ein Ganglion besäße«. Nur VAN WILHE hat die Existenz von Ganglien und Ganglienzellen in den motorischen Nerven für möglich gehalten, aber leider hat er ihr Vorkommen und ihre Herkunft aus der Medulla nicht bündig nachzuweisen vermocht, und so ist bis heute die Frage nicht gelöst worden.

Fragt man sich nun aber, ob es auf Grund der bisherigen, wenn auch sehr unklaren und unbestimmten Vorstellungen über die Bedeutung der Ganglienzellen peripherische motorische Ganglien geben könne, so muss man dabei sofort in die Erwägung eintreten, auf welche Weise derartige Ganglien zur Thätigkeit gebracht, ihre motorischen Kräfte ausgelöst werden können. Wenn nicht Alles trägt, so nähern wir uns immer mehr der Vorstellung, dass dazu directe oder indirecte Anregung aus der sensiblen Sphäre gehört, und dass die materielle Grundlage zur Übermittlung dieser Anregung in Nervenbahnen gegeben sein muss, welche die einzelnen motorischen Ganglienzellen in so oder so gestalteten Contact mit den Ausläufern sensibler Fasern versetzen, sei es direct durch Wurzelfasern der sensiblen Ganglien, sei es durch Vermittlung medullarer Leitungsbahnen indirect. Wie aber sollte man sich die Anregung auf motorische Ganglienzellen übertragen denken, welche am Ende eines motorischen Nerven liegen, wie es die Ganglienzellen des Oculomotorius thun? Ist es denkbar oder wahrscheinlich, dass Wurzelfasern von sensiblen Hirnnerven durch die ganze Masse des Hirns hindurch in die Bahn des Oculomotorius eintreten, um sich auch durch dessen Fasermasse hindurch bis an den *M. obliquus inferior* zu begeben und da die Ganglienzellen zu umspinnen? Es wäre gewiss einfacher, die betreffenden Ganglienzellen blieben im Mittelhirn liegen und erführen dort ihre Anregung, wie alle anderen. Oder soll man daran denken, dass sie direct von Wurzelfasern peripherischer sensibler Ganglien in Erregung gebracht würden, welche Wurzelfasern dann nicht in das Hirn eingingen, sondern direct aus dem sensiblen an das motorische Ganglion gingen? An und für sich wäre ja ein solcher Vorgang keineswegs widersinnig, aber bisher haben wir von solchen Einrichtungen keine Kenntniss. Blicken wir aber auf die Verbreitung der in den motorischen Augenmuskelnerven enthaltenen Ganglienzellen, so muss uns an einer solchen Auffassung besonders irre machen der Umstand, dass sie — wenigstens nach THOMSEN'S Erfahrungen, denen sich, wie gleich weiter angeführt werden soll, auch GASKELL angeschlossen hat — sich besonders innerhalb der Wurzelfäden zahlreich finden und die Ausbreitung selbständiger sensibler Wurzelfasern an diese Localitäten wenig wahrscheinlich wäre.

Fragt man nun nach der Structur der Oculomotorius-Ganglienzellen, so antwortet SCHWALBE, dass sie in Gestalt und Conformation der Kapsel- und Scheidenbildung vollkommen den Ganglienzellen gleichen, welche den Spinalganglien angehören: sie haben die T-

Faserbildung RANVIER's, woraus zu schließen sei, dass sie ursprünglich bipolar seien, also eine centrifugale und eine centripetale Faser entsenden.

Entgegen den Angaben SCHWALBE's fand RETZIUS (Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebros spinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopf ganglien. in: Archiv Anat. Phys. Anat. Abth. 1880 pag. 392 ff.), dass die Ganglienzellen des G. ciliare in ihrem Bau mehr den sympathischen Ganglienzellen sich anschließen, wenn schon auch Zellen, zumal beim Huhn, sich finden, welche wiederum mehr den Bau der cerebros spinalen aufweisen.

Schließlich hat JEGOROFF in seiner umfassenden Monographie des G. ophthalmicum (Recherches anatomo-physiologiques sur le ganglion ophthalmique. in: Arch. Slaves Biol. Tome 2 und 3) sich der gesammten Frage nach der Natur dieses Ganglions bemächtigt und giebt ausführliche, wenn auch nicht abschließende Antwort auf eine Menge aufzuwerfender Fragen. Ich halte es für nöthig, die Angaben, welche JEGOROFF über die Structur der Zellen des Ganglions macht, zumal bei dem Widerspruch derjenigen SCHWALBE's und RETZIUS', in extenso hier mitzutheilen. Es heißt l. c. Tome 3 pag. 100 ff: » — le ganglion ophthalmique contient deux sortes de cellules nerveuses; certaines d'entre elles, les plus grosses, se trouvent munies de capsules épaisses, formées de tissu conjonctif, présentant une quantité considérable de noyaux et recouvertes d'un réseau serré de fibres nerveuses à double contour. D'autres cellules sont bien plus petites, au contraire; leurs capsules sont beaucoup plus minces et la quantité des fibres nerveuses qui les entourent est si insignifiante en comparaison de celle qu'on trouve sur les capsules de la première catégorie, qu'elles semblent presque nues comparativement. Les cellules qui font partie de cette dernière espèce, se présentent ordinairement sous forme d'agglomérations et adhèrent intimement les unes aux autres. Il est toujours facile de distinguer dans les grandes cellules de même que dans les petites, le protoplasma granuleux ainsi que le noyau et le nucléole. Certaines cellules présentent des dimensions particulièrement considérables; on y trouve plusieurs noyaux ainsi que plusieurs nucléoles: mais elles sont comparativement rares. Dans les préparations bien faites on peut voir les prolongements de chaque cellule qui sont au nombre de un à trois. Il ne m'est jamais arrivé d'en voir sept ainsi que l'affirme RETZIUS. La capsule présente un épaississement considérable à l'endroit où naît le prolongement, et les noyaux qu'elle renferme s'entassent tellement les uns sur les autres qu'il est très difficile

d'examiner plus en détail les rapports du prolongement et du contour de la cellule. Si nous examinons l'une des cellules qui se sont échappées de leur capsule avec les restes de prolongements plus ou moins longs, nous voyons que ces derniers représentent la continuation immédiate du protoplasme cellulaire qui renferme parfois des filets extrêmement fins, parallèles à l'axe longitudinal du prolongement. Une enveloppe de myéline vient revêtir les prolongements dans le cours de leur trajet: de plus, ils présentent toutes les propriétés décrites par RETZIUS (divisions de toute espèce). Les prolongements quittent la cellule séparément dans la majorité des cas: cependant il n'est pas rare d'en voir deux ou trois naître d'un petit tronc commun, qui sort de la cellule, pour se diviser aussitôt: quant aux rameaux qui résultent de cette division ils se dirigent aussitôt de différents côtés. Si l'on fait des coupes microscopiques parallèles à la direction des rameaux nerveux qui entrent dans le ganglion ophthalmique ou en sortent, on voit que les fibres qui les constituent viennent se disperser entre les cellules nerveuses à mesure qu'elles pénètrent dans le ganglion; ces fibres se relient directement à celles qui enveloppent la capsule de la cellule nerveuse: elles présentent la particularité caractéristique d'une division dichotomique qu'on observe tantôt sur la capsule même et tantôt à une petite distance de celle-ci.

Nach dieser Beschreibung der Structur der Ganglienzellen versucht JEGOROFF die Herkunft des G. ophthalmicum aus den Beziehungen zu eruiren, in die es mit den verschiedenen Nerven tritt, welche Fasern in es hinein senden, resp. von ihm empfangen, und findet, dass die Beziehungen zum Oculomotorius constant sind, wenn auch bei verschiedenen Thieren in verschiedener Weise ausgebildet. Nicht ganz so constant sind die Beziehungen zum Trigemini, aber auch da glaubt JEGOROFF einen bestimmten Antheil an der Bildung des Ganglion dem Trigemini vindiciren zu müssen. Ablehnend verhält sich JEGOROFF aber gegen die Annahme, dass das G. ophthalmicum, was für Verbindungen auch gelegentlich constatirt werden können, zu dem System des Sympathicus gerechnet werden könnte.

So gelangt JEGOROFF zu der kritischen Frage, welchen Nerven die Ganglienzellen denn nun eigentlich angehören, oder wie er sie stellt: »jusqu'à quel point la participation du nerf trijumeau est-elle indispensable à la formation des ganglions secondaires? Peut-on nier cette participation en se basant uniquement sur des cas où il a été impossible d'indiquer l'existence d'une branche à part. indé-

pendante, provenant du nerf trijumeau et qui se dirigerait directement vers l'agglomération ganglionnaire, ce qu'on remarque, ainsi que nous l'avons dit déjà, dans la majorité des cas, lorsque les ganglions secondaires se disposent dans le tronc du nerf moteur-oculaire? Nous devons nous demander enfin jusqu'à quel point la rencontre des fibres des deux nerfs différents est vraiment nécessaire pour provoquer l'apparition d'éléments ganglionnaires, et, s'il n'y a pas encore d'autres conditions qui influent sur ce phénomène?« (l. c. pag. 108).

Gewiss ist die Vorstellung befremdend, die in dieser Fragestellung liegt; als ob Ganglienzellen durch das Zusammentreffen der Fasern zweier verschiedener Nerven hervorgerufen würden! Indessen will ich mich damit nicht weiter beschäftigen, sondern die Antwort hersetzen, die JEGOROFF selbst giebt. Er sagt: »la paire nerveuse de ce ganglion est représentée d'un côté par le nerf moteur-oculaire, qu'on pourrait considérer comme sa racine motrice, et d'un autre par la première branche du trijumeau, qui constituerait sa racine sensitive« (l. c. pag. 118) — also dieselbe Antwort, die schon von den meisten früheren Forschern gegeben worden ist. Um aber diese Hypothese sicher zu machen, hat JEGOROFF physiologische Experimente angestellt, die wesentlich darauf hinauslaufen, dass durch Durchschneidung des Oculomotorius centralwärts vom G. ophthalmicum und durch Reizung des centralen Stumpfes dieses Nerven keine Reaction erhöhter Sensibilität erreicht wird, während andererseits mechanische und elektrische Reizung der Cornea und Sclerotica, nach wie vor, die ungestörte Sensibilität darthun, deren Wege also außerhalb des durchschnittenen Oculomotorius gelegen sein müssen, und wirklich zu liegen scheinen, da die Durchschneidung des Trigeminus centralwärts vom G. Gasseri die Sensibilität unterbricht. In der That spricht sich JEGOROFF dahin aus (l. c. pag. 121): »Cette série d'expériences nous démontre que toutes les fibres sensibles qui se trouvent dans le tronc du nerf moteur-oculaire se trouvent empruntées à la première branche du nerf trijumeau, car sa section au dessus de l'endroit où les fibres du rameau ophthalmique viennent se joindre à celles du tronc du nerf moteur-oculaire, entraîne la perte complète de la sensibilité de ce dernier. De cette façon le nerf moteur-oculaire n'est sensitif qu'autant qu'il reçoit des fibres de la première branche du nerf trijumeau. Il ne peut donc guère être question d'un faisceau quelconque de fibres sensibles, naissant du cerveau, d'après la supposition de SCHWALBE, et appartenant exclusivement au nerf moteur-oculaire.

»Nous devons donc conclure, en nous basant sur tout ce qui vient d'être exposé plus haut, que le ganglion ophthalmique est l'homologue, en tout point, des ganglions spino-cérébraux. De plus, sa paire nerveuse sera représentée par le nerf moteur-oculaire qui constituera sa racine motrice ou antérieure et le premier rameau ou rameau ophthalmique du trijumeau qui sera analogue à la branche sensitive ou racine postérieure des nerfs spino-cérébraux.«

Der Schluss, den JEGOROFF zieht, beantwortet nur implicite die Frage, welche er weiter oben gestellt hat: »jusqu'à quel point la participation du nerf trijumeau est-elle indispensable à la formation des ganglions secondaires?« Offenbar nimmt auch JEGOROFF an, dass die Ganglienzellen dem Trigemini angehören, und dass sie nur da sind, weil der Trigemini mit dem Oculomotorius zusammentritt. Diese Auffassung ist eben die allgemein verbreitete, und wenn ich so ausführlich geschildert habe, wie JEGOROFF sich zu dieser Frage stellt, so habe ich es gethan, weil dieser Forscher die umfassendsten und eingehendsten Untersuchungen darüber angestellt hat, wie das G. ophthalmicum beschaffen sei.

In einer fleißigen Arbeit »Contributo allo studio del significato morfologico e della struttura del ganglio ciliare« (Giornale d. Associazione dei Naturalisti e Medici di Napoli 1890) pag. 209—264 macht A. ANTONELLI ausführliche Angaben über die Structur des G. ophthalmicum, das er für ausschließlich dem Oculomotorius zugehörig erklärt und homolog einem Spinalganglion setzt.

Anders als SCHWALBE und auch anders als JEGOROFF spricht sich ein vierter Forscher aus, der kürzlich die Verhältnisse des Oculomotorius und des G. ophthalmicum untersucht hat, GASKELL. In seinem Aufsatz »On the relation between the structure, function, distribution and origin of the Cranial Nerves, together with a theory of the origin of the nervous system of Vertebrata« (Journ. Phys. Cambridge Vol. 10 1889 pag. 153—211) werden neben anderen Problemen auch diejenigen der metamerischen Anordnung der Hirnnerven discutirt und dabei eine Auffassung des morphologischen Werthes der Nn. oculomotorius, trochlearis und abducens entwickelt, welche von allen bisherigen abweicht und darum auch an dieser Stelle besprochen werden soll, (da sie mit dem Vorhandensein der Ganglienzellen im Oculomotorius und Trochlearis in Zusammenhang gebracht wird.

GASKELL beschreibt zunächst (l. c. pag. 163 ff.) den Faserverlauf im Oculomotorius der Säugethiere. Er lässt den Nerven aus einer großen Zahl von Wurzelbündeln zum Stamme zusammentreten;

die Fasern gehören zu den breiten und den schmalen markhaltigen, von 14,4 bis 18 μ die ersteren, von 3 bis 5 μ die letzteren: hieraus folgert GASKELL die große Ähnlichkeit des ganzen Nerven mit den motorischen Spinalnerven. Die breiten Fasern innerviren die Augenmuskeln, während die feinen, welche anfänglich den breiten untermischt sind, sich allmählich an einer Seite sammeln, eine besondere Gruppe bilden und zu dem G. oculomotorii werden, dessen Radix brevis sie darstellen. GASKELL sagt: »here they enter into a large number of ganglion cells resembling those of a spinal ganglion and issue forth to form the short ciliary nerves i. e. the motor nerves of the sphincter and ciliary muscles.«

Zu diesen feinen Fasern, welche zum Ganglion treten, und aus ihm heraus gehen, lässt GASKELL noch ein bis zwei feine Nerven gelangen, welche anscheinend vom Naso-ciliaris und vom Sympathicus abstammen. Diese feinen Nerven setzen sich aus breiten und schmalen markhaltigen und aus marklosen Fasern zusammen: die breiten Fasern gehen in die Muskeläste des Oculomotorius über, ohne das Ganglion zu berühren, während die übrigen in das Ganglion eintreten und eine kleine Gruppe von Zellen bilden, welche in Form und Erscheinung mehr sympathischen als spinalen Ganglienzellen gleichen.

Hiernach ergibt sich, dass dies Oculomotorganglion keinerlei breite sensible Fasern aus dem Bereich des Trigeminus empfängt, dass es also nach GASKELL'S Meinung »in fact as typical a motor vagrant ganglion is, as any in connection with the spinal nerves.«

Fragt man nun, was ein »motor vagrant ganglion« ist, so kann man aus den Auseinandersetzungen auf pag. 165 entnehmen, dass GASKELL vagrant ganglion für sympathisches Ganglion setzt, und so sagt er (pag. 164): »we see then, that SCHWALBE is right in looking upon this ganglion as essentially belonging to the 3rd nerve, and that VAN WILHE would have been right in considering it as wholly sympathetic, if he had only known the true meaning of a sympathetic ganglion.« Was nun aber ist nach GASKELL »the true meaning of a sympathetic ganglion«? Wir finden darüber auf pag. 162 die folgenden Andeutungen:

»— a spinal nerve must be defined as formed by 1) a posterior root composed of afferent fibres, both somatic and splanchnic. the ganglion of which group is stationary in position and is always situated near the entrance of the fibres into the central nervous system; 2) an anterior root composed of a) efferent non-ganglionated splanchnic and somatic fibres, and b) efferent ganglionated splanchnic

fibres characterised by the fineness of their calibre, the ganglion of which is vagrant and has travelled to a variable distance from the central nervous system.«

Hieraus geht hervor, dass GASKELL im Gegensatz zu allen bisherigen Forschungen die sympathischen Ganglien als aus den vorderen Wurzeln hervorgegangen ansieht. Nach BALFOUR's Untersuchungen, die später von ONODI u. A. weiter ausgeführt wurden, entsteht das sympathische Ganglion als eine Abtrennung des spinalen, würde also essentiell sensible Ganglienzellen enthalten. Auch mir ist es bisher Axiom gewesen, die sympathischen Ganglien als Theilproduct der Spinalganglien anzusehen, und als ich in der 14. Studie meine Forschungen über den Ursprung der motorischen Nerven begann, leitete ich sie damit ein, dass ich die Angaben JULIN's, welcher in den motorischen Nerven des *Petromyzon* sympathische Ganglien gefunden haben wollte, in Zweifel zog, weil bei den Cyclostomen motorische und sensible Nerven nicht zu einem gemeinsamen Stamme werden, sondern getrennt verlaufen, somit keine Ganglienzellen aus den Spinalganglien in die motorischen Nerven übergehen können. Ich verband damit die bekannten Angaben VAN WIJHE's, der an allen motorischen Wurzeln vorübergehend Ganglienbildung beobachtet haben wollte: mir schien das mit den herkömmlichen Auffassungen über die Composition der motorischen Nerven unvereinbar und so ward ich dazu gebracht, durch neue Untersuchungen schließlich doch die Thatsache des Austretens medullarer Zellen in die sich bildenden motorischen Wurzeln festzustellen, konnte aber damals noch nicht angeben, was aus diesen Zellen im motorischen Nerven würde.

In der vorliegenden Studie ist nun der Nachweis geliefert, dass auswandernde Medullarzellen in den motorischen Nerven in der That zu Ganglienzellen sich umgestalten, es wäre also dadurch der Auffassung GASKELL's möglicherweise ein thatsächlicher Untergrund gegeben. Indessen fehlt doch viel daran, dass ein Zwang bestände, diese Ganglienzellen der Vorderhörner für sympathisch zu erklären. Die Schwierigkeit der ganzen Frage liegt aber offenbar in dem Ausdruck »sympathisch«. Was sind denn sympathische Ganglien? Einstweilen nennen wir alle Ganglien sympathische, welche weder Spinal- noch Hirnganglien sind und durch den Grenzstrang mit einander verbunden werden. Wir nennen ferner alle Ganglienzellen der visceralen Sphäre sympathisch, und wir haben uns bisher damit beruhigt, die Herkunft aller dieser Ganglien durch Abspaltung und Wanderung aus den Spinal- resp. Hirnganglien geschehen zu lassen.

Wenn an eine andere Abstammung noch gedacht ward, so wurde autochthone Bildung aus dem Entoderm angenommen. Besäßen wir irgend ein aus der Structur hergenommenes, strenges Unterscheidungszeichen zwischen sympathischen und Spinalganglienzellen, so ließe sich ja wohl die Frage leichter lösen, ob die Ganglienzellen, die aus den Vorderhörnern herstammen, sympathisch oder spinal seien — aber wir haben nichts derart, und wo wir etwas zu besitzen glaubten, hat sich dieser Besitz als illusorisch erwiesen. Denn ob die Unipolarität. Bipolarität oder Multipolarität irgend einen qualitativ durchgreifenden Unterschied zwischen den verschiedenen Ganglienzellen desselben Thieres oder verschiedener Tiergruppen abgiebt, ist wohl noch zweifelhaft. Eben so wenig stichhaltig sind die Unterscheidungen zwischen marklosen und markhaltigen Fasern. breiten und schmalen etc. etc. Was uns allein helfen und fördern könnte, wäre eine Eintheilung der Ganglienzellen nach dem Ursprungsort und der Ursprungsart — aber dass wir auch damit noch in den Anfangsschwierigkeiten stecken, beweist diese Studie, welche das Auswandern von Ganglienzellen aus den Vorderhörnern, also einen neuen Ursprungsort peripherischer Ganglien, nachweist.

GASKELL aber geht noch weiter in seinen Deductionen bezüglich der im Oculomotorius und auch im Abducens aufgefundenen Ganglienzellen. Wie er die an der Peripherie gelegenen Ganglien des Oculomotorius für wandernde motorische, also nach seiner Definition sympathische Ganglien erklärt, so glaubt er die Ganglienzellen, die er an den Wurzelsträngen des Oculomotorius und im Verlaufe des Abducens gefunden hat, seltsamerweise als Spinalganglienzellen deuten zu können (l. c. pag. 167). Die Gründe, die er dafür giebt, erscheinen um so weniger ausreichend und für die ganze Theorie der »efferent vagrant motor ganglia« verhängnisvoll, als es längst ein sehr sicheres Kriterium giebt, welches die Charaktere der Spinalganglien bestimmt: nämlich ihre Herkunft aus der Ganglienleiste.

Da ich nun den stricten Nachweis führen konnte, dass sämtliche Ganglienzellen, peripherische wie centrale, des Oculomotorius aus dem Vorderhorn auswandern, so ist es ganz unmöglich, auch nur einen Theil derselben mit den Spinalganglien parallelisiren zu wollen, mithin auch unmöglich, den Oculomotorius als vollständigen segmentalen Nerven des ersten Segmentes zu proclamiren. Der Oculomotorius ist und bleibt der vorderste motorische Nerv des gegenwärtigen Wirbelthierkörpers und repräsentirt, wie ich schon in der 15. Studie ausgesprochen habe, wahrscheinlich eine größere Zahl

früher unabhängiger Nerven, welche durch die Umwandlungen des Vorderkopfes zu dieser Concentration in einen Stamm gelangt sind.

Der Trochlearis seinerseits hat, wie ich oben nachgewiesen habe, wirkliche, wenn auch vielleicht nur vorübergehende Beziehungen zu Ganglienzellen der Ganglienleiste, die also nicht mit den Ganglienzellen des Oculomotorius verwechselt oder parallelisirt werden dürfen. Ob außer dieser Quelle noch andere Quellen für den Eintritt von Ganglienzellen in seinen Verlauf bestehen, muss dahingestellt bleiben.

Über seinen morphologischen Werth habe ich in der 15. Studie (pag. 345 ff.) mich zweifelhaft geäußert. Sein Verlauf im Inneren des Medullarrohres, sein Austritt an der dorsalsten Stelle und seine Beziehungen zu dem oben erwähnten embryonalen Ganglion ließen mich zweifeln, ob er wirklich ein reiner Vorderhornnerv sei, oder nicht vielmehr Seitenhornfasern empfinde. Ich ließ die Entscheidung davon abhängen, ob es gelänge die Entwicklung des M. obliquus superior mit Sicherheit auf diejenigen Abschnitte des Kopfnesoderms zurückzuführen, welche zweifellos als Myotome zu betrachten seien. Ich habe seitdem Gelegenheit gehabt, die Entwicklung der Vorderkopfmotome näher zu untersuchen, und habe die Überzeugung gewonnen, dass in der That die Muskelmasse des M. obliquus superior ausschließlich aus Myotomen hervorgeht, und zwar vielleicht aus zweien. An anderer Stelle werde ich diese Angabe ausführlicher begründen.

Dadurch fällt meine Vermuthung, im Trochlearis einen Seitenhornnerven erblicken zu dürfen: er ist ein Vorderhornnerv, der zwischen Abducens und Oculomotorius sich einschaltet. Welche Motive zu so abweichenden Verlaufsverhältnissen im Medullarrohre geführt haben, bleibt freilich dadurch nur um so räthselhafter.

Der Abducens schließlich steht auf demselben Niveau, wie der Oculomotorius. Auch in ihm sind Ganglienzellen aufgefunden worden, und ich habe ihren Austritt aus dem Vorderhorn und ihre Wanderung den Nerven entlang verfolgen können. Die exclusiv motorische Natur des Abducens kann füglich nicht in Zweifel gezogen werden, und da die Einwanderung der Medullarzellen in ihn fast genau dieselben Bilder an seinen Wurzelsträngen ergiebt, wie sie sich zu gewisser Zeit an den sämtlichen motorischen Spinalnerven erkennen lassen, so haben wir es hier offenbar mit einem Phänomen allgemeiner Natur zu thun, dessen Bedeutung erst nach einer umfassenderen Ermittlung des Thatsächlichen möglich sein wird, zu der nachfolgend noch einige Beiträge geliefert werden sollen.

5. Das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Spinalnerven.

Es ist natürlich, dass ich nach der Feststellung des Einwanderns von Medullarzellen in den Oculomotorius und Abducens, die beiden vordersten rein motorischen Nerven des Körpers, von Neuem die Untersuchung der motorischen Spinalnerven aufnahm, um zu versuchen, ob ich nicht, gestützt auf diese Erfahrungen, in der Ermittlung der schon in der 14. Studie behaupteten Einwanderung von Medullarzellen in dieselben einen Schritt weiter käme.

Dabei war nun von der größten Bedeutung, dass die Einwanderung der Medullarzellen in die beiden Augenmuskelnerven nachweislich am stärksten in Perioden vor sich geht, wo diese Nerven bereits in allem Wesentlichen ihre definitive Lagerung erreicht haben und an ihre Endorgane gelangt sind. Zugleich mussten die Bilder, welche zumal an den Wurzelsträngen des Abducens gewonnen waren, nachdem eine größere Zahl von Medullarzellen auf einmal in sie übergetreten waren, also die auf Taf. 4 Fig. 9 u. 10 dargestellten Verhältnisse, zur Orientirung und Deutung ähnlicher Bilder dienen können, falls solche an den motorischen Nerven des Rückenmarks gefunden würden. Beim Abducens war es gelungen, die an den Wurzelsträngen reihenweise gelagerten, durch Abplattung fast cubisch erscheinenden Zellen als Medullarzellen zu erkennen: ließ sich nun ein ähnliches Bild bei den motorischen Spinalzellen nachweisen, so musste die Annahme, dass es sich dabei gleichfalls um Medullarzellen und nicht um angelagerte Mesodermzellen handelte, fast unabweislich erscheinen, und damit eine Instanz gewonnen werden, welche bisher fehlte, um diesen beiden Kategorien von Embryonalzellen einen Antheil an der definitiven Constitution der motorischen Spinalnerven einzuräumen.

In der That gewähren gewisse Stadien der Selachierembryonen an allen motorischen Spinalnerven Bilder, welche durchaus jenen eben citirten des Abducens gleichen. Es sind das die Bilder, welche schon VAN WIJHE (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76) veranlassten, »von zelligen Verdickungen, welche einem Ganglion täuschend ähnlich sehen« zu sprechen. Früher war ich abgeneigt, diese Zellagglomeration an den Wurzeln der vorderen Spinalnerven als Ganglienbildung anzusehen, aber jetzt kann ich VAN WIJHE's obigem Ausspruch mich nicht nur anschließen, sondern muss ihn sogar noch erweitern.

Es fällt zunächst auf, dass die »zelligen Verdickungen« nicht wie die aus ihnen abwärts dringenden Nervenstämme mit Zellen ausgestattet sind, welche eine vorwiegend spindelförmige Gestalt haben und im Zusammenhange mit längeren Fasern oder Membranen stehen, sondern theils kuglig, theils abgeplattet cubisch erscheinen. Fortsätze bilden sie nicht, hängen auch nicht unter einander zusammen, sondern liegen frei neben einander und umgeben den eben aus dem Medullarrohr hervorgegangenen Nerven wie mit einem Mantel. Auf Querschnitten trifft man den austretenden motorischen Nerven immer schräg, da er nicht senkrecht auf die Längsachse gerichtet ist, sondern schräg nach unten und hinten verläuft. Verfolgt man aber Schnitt für Schnitt, so sieht man, wie erst dunkel gefärbte Zellen getroffen werden, die auf dem folgenden Schnitt bereits einen Anfang von Faserbildung zwischen sich erscheinen lassen (Taf. 5 Fig. 1—8). Diese Fasermasse nimmt auf den folgenden Schnitten zu, gleichzeitig zeigt sie sich aber oben und unten umgeben von durchschnittenen dunkel gefärbten Zellen. Trifft der Schnitt gerade die Mitte, so erkennt man den Zusammenhang der Fasermasse mit Fasern, die aus Zellen des Vorderhorns durch die zwischenliegende weiße Substanz des Rückenmarks in den motorischen Nerven sich begeben: man sieht die Fasermasse wiederum oben und unten von jenen dunkel gefärbten kugligen oder cubischen Zellen umgeben und dieses Ganze nochmals eingeschlossen von einer Membran, die aus den Mesodermzellen gebildet wird, welche auch in gewissem Abstände, die Medulla umgeben, etwas unterhalb der »zelligen Verdickung« der motorischen Wurzel aber mit denjenigen Zellen in Zusammenhang treten, oder wenigstens nicht weiter von ihnen unterschieden werden können, die sich dem Nerven als Mesodermbelag anschließen. Der Gegensatz zwischen den Zellen, welche diese äußere Hülle um die zellige Wurzelverdickung bilden, und denjenigen, welche die Verdickung selbst ausmachen, tritt auch dadurch häufig grell hervor, dass die hüllbildenden Zellen immer in gewissem Abstände von einander liegen und mit ihrem Längsdurchmesser meist parallel dem Laufe der Nervenwurzel gerichtet sind, während die innerhalb der Hülle der Nervenwurzel eingefügten Zellen dicht an einander sich abplatteten und dabei häufig mit ihrem Längsdurchmesser quer auf die Richtung der Nervenwurzel gelagert sind (Taf. 5 Fig. 2—4). Zelltheilungen finden sich innerhalb der Verdickungszellen sehr häufig.

Untersucht man nun die Partie des Medullarrohres näher, aus welcher die motorischen Nerven hervorgesprosst sind, so zeigen sich

fast regelmäßig inmitten des durchschnittenen Fasernetzes der weißen Substanz, die völlig ungefärbt geblieben ist, röthliche Plasmazüge, welche von den Vorderhörnern aus an die motorische Nervenwurzel herangehen, auch wohl in dieselbe hineindringen. Innerhalb dieser blasseröthlichen Plasmazüge begegnet man fast regelmäßig einigen Kernen, welche durchaus mit den Kernen resp. Zellen der Vorderhörner übereinstimmen, auch denen der in den motorischen Nerven eingetretenen gleichen. Ihre Lage ist verschieden, eben so ihre Zahl: oft genug, besonders in noch späteren Stadien, ist der Austritt der motorischen Wurzeln durch 1—2 Dutzend solcher Zellen inmitten der weißen Substanz gekennzeichnet (Taf. 5 Fig. 9—12).

Es ist mir mehr als wahrscheinlich, dass diese Zellen Abkömmlinge der Vorderhornzellen sind und zu den motorischen Nerven sich genau so verhalten, wie die am Oculomotorius und Abducens beschriebenen, in diese Nerven auswandernden Medullarzellen.

Verfolgt man die »zellige Verdickung« an der Wurzel der motorischen Nerven über das Stadium *O BALFOUR'S* hinaus in immer weiter entwickelte Stadien, so sieht man, dass die Verdickung sich in die Länge zieht, d. h. dass sie auf immer weiter abwärts gelegene Theile des motorischen Nervenstammes sich erstreckt. Offenbar geschieht dies in Folge von beträchtlicher Zunahme der die Verdickung bildenden Medullarzellen, einer Zunahme, welche sowohl aus Theilung der bereits in den Nerven sich befindenden Medullarzellen als auch, und vielleicht hauptsächlich, durch unausgesetzt stattfindende weitere Einwanderung von Vorderhornzellen in seine Wurzel bewirkt wird. Dadurch wird zunächst die Erscheinung der cubischen Abplattung dieser die Verdickung bildenden Zellen bedingt, weiterhin aber das Vordringen resp. Vorschieben der zuerst ausgewanderten Zellen, welche hauptsächlich an der äußeren Seite des Nerven weiter abwärts gleiten.

Der Stamm des motorischen Nerven kommt dann auf der Höhe der am meisten nach innen vorspringenden Partie der Muskellamelle des zugehörigen Myotoms zur Spaltung in den dorsalen und ventralen Ast: an dieser Stelle finden sich regelmäßig und in größerer Zahl solche dunkel gefärbten Zellen, welche ich für Medullarzellen halte: ich glaube sogar, dass sie von hier weiter auf die beiden Äste übergehen und in selbständiger Wanderung peripheriewärts vordringen.

Eine Verschmelzung dieser Zellen mit dem dicht dahinter folgenden Spinalganglion habe ich nie beobachtet: ob sie trotzdem

stattfindet, steht dahin: es sind das schwierige Verhältnisse, die wohl noch weitere und tiefer greifende histogenetische Untersuchungen verlangen, um sie zur Klarheit zu führen. Von Wichtigkeit ist diese Frage aber deshalb, weil es sich darum handelt, ob die in die motorischen Nerven auswandernden Medullarzellen sich am Aufbau der sympathischen Ganglien betheiligen.

Die Anlagerung des motorischen Nerven an den sensiblen erfolgt auf derjenigen Strecke des letzteren, die zwischen dem Ende des Spinalganglions und der Abzweigung des R. communicans liegt, näher diesem letzteren, als dem ersteren. Der Ramus communicans wird zur Zeit, wo die eben beschriebenen Verhältnisse bestehen, aus Ganglienzellen gebildet, mit geringer oder gar keiner Faserbildung; die Ganglienzellen liegen in langer Reihe, mehrere Lagen stark, horizontal gegen die Mittelebene des Körpers gerichtet neben einander und sitzen dem sensiblen Aste direct auf: der ventrale motorische Ast liegt demselben dicht an, aber es gelingt fast immer um diese Zeit der embryonalen Entwicklung die beiden Äste zu unterscheiden.

Es folgt hieraus, dass noch kein Abschnitt des bereits recht ansehnlichen sympathischen Ganglions mit motorischen, aus dem Vorderhorn stammenden Ganglienzellen vermischt ist, während doch schon längst die Ganglien des Oculomotorius gebildet sind; letztere dürfen also keinesfalls mit den bisher ausschließlich sympathische Ganglien genannten Bildungen in eine Kategorie geworfen werden.

Nachdem ich so weit gekommen, hielt ich es für angezeigt, zu versuchen, auch darüber mir klar zu werden, in welchen Proportionen Medullarzellen und Mesodermzellen sich an der ersten Anlage der motorischen Nerven betheiligen, und bediente mich diesmal der Horizontalschnitte durch *Mustelus*-Embryonen von 7—10 mm Länge, während ich die in der 14. Studie gemachten Angaben hauptsächlich an Querschnitten gewonnen hatte.

Die Resultate dieser Beobachtungen haben zur Folge gehabt, dass ich von Neuem zweifelhaft geworden bin. Meine Zweifel aber sind nicht dieselben gewesen, welche mich früher beschlichen, als ich die 14. Studie bearbeitete. Damals wehrte ich mich mit vorgefasster Meinung gegen die Vorstellung, dass Medullarzellen aus dem Vorderhorn in den Lauf der motorischen Nerven übergingen, und nur dem unwiderstehlichen Eindruck, den der thatsächliche Befund auf mich

machte, wichen die Zweifel, es blieb mir aber immerhin die Vorstellung, dass die Mehrzahl der Zellen, welche in den ersten Stadien der motorischen Nervenanlage zur Beobachtung kämen, dem Mesoderm angehörten und in die Nervenanlage eingewandert seien. Jetzt, zumal nach dem Eindruck, den die an Horizontalschnitten gewonnenen Bilder auf mich hervorrufen, bin ich überzeugt, dass die Mehrzahl, wenn nicht alle Elemente dieser Nervenanlage ausgewanderte Medullarzellen sind, welche vom ersten Augenblick an in die Nervenanlage eintreten, mit deren peripherewärts gerichtetem Wachsthum sich fortbewegen und bis zu einem gewissen Stadium fortdauernden Zuwachs aus dem Vorderhorn erhalten. Ganz besonders überzeugend wirken die Bilder, welche an Horizontalschnitten von *Mustelus*-Embryonen gewonnen werden, und deshalb gebe ich auf Taf. 5 Fig. 17—18 *m* eine größere Anzahl von Abbildungen, welche wohl auch auf Andere denselben Eindruck hervorrufen werden, wie auf mich. Es ist meiner Meinung nach ganz unmöglich, den Bildern gegenüber, welche Horizontal- und Querschnitte von *Mustelus*-Embryonen von 7—10 mm Länge gewähren, den von Anfang an erfolgenden Austritt zahlreicher Medullarzellen in die motorischen Nerven zu leugnen, wenn es auch schwer sein mag, die einzelne Zelle im Verlaufe des Nerven als Medullar- oder Mesodermzelle zu diagnosticiren.

Ich benutze diese Darstellung noch dazu, ein anderes Factum von Neuem hervorzuheben, worauf ich schon in der 14. Studie mit Nachdruck hinwies: nämlich die außerordentlich frühzeitige Verbindung des motorischen Nerven mit seinem Endorgan, den Muskeln. Je früher man, auf Horizontalschnitten, dies Verhältnis beobachtet, um so sicherer gelingt es, sich davon zu überzeugen, dass dem auswachsenden motorischen Nerven eine conische Erhebung derjenigen muskelbildenden Zellen des entsprechenden Myotoms entgegenkommt, welche ihm zunächst gelegen sind — und das sind immer oder fast immer die mittleren. Ich bilde auf Taf. 5 Fig. 15 *a* auch dies Verhältnis ab, welches deutlich beweist, dass entweder ein actives Entgegenwachsen der betreffenden Muskelzellen statt hat, oder aber bereits eine Verbindung beider Elemente hergestellt ist, deren durch den Conservirungsprocess verursachte Zerrung zu einer Vorwölbung und Ausziehung der Muskelzellen geführt hat. In beiden Fällen könnte daran gedacht werden, dass bereits eine Verschmelzung von Nerv- und Muskelsubstanz stattgefunden habe.

Wir sind somit zu einer neuen Kategorie von peripherischen Ganglienzellen gelangt, von deren gesonderter Existenz und Herkunft bisher keine oder nur sehr unbestimmte Kunde vorhanden war.

Alles, was nicht Spinalganglienzelle war, ward bisher einfach als sympathische Zelle benannt und behandelt. Es war deshalb sehr wichtig, die Entwicklungsgeschichte der sympathischen Ganglien festzustellen, eine Aufgabe, welcher sich nach einigen vorbereitenden Andeutungen BALFOUR's hauptsächlich ONODI unterzog. Seine Resultate finden sich in einer größeren Anzahl von theils deutsch, theils ungarisch publicirten Abhandlungen niedergelegt.

ONODI gelangt zu demselben Resultate, welches schon durch BALFOUR ausgesprochen war: die sympathischen Ganglien sind ein Theilstück der Spinalganglien. Die Abtrennung derselben vom Spinalganglion möchte ONODI dem Heranwachsen und Eindringen des motorischen Nerven in dasselbe zuschreiben, welcher den unteren Abschnitt des Spinalganglions mit sich führe (ONODI, Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. in: Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. 1886 pag. 565). Dagegen ist meinerseits zu sagen, dass von einer solchen frühzeitigen Verbindung zwischen motorischen Nerven und sympathischem Ganglion, bei Selachiern wenigstens, nichts gesehen wird: die das spätere sympathische Ganglion bildenden distalen Zellen des Spinalganglions schieben sich mit den auswachsenden peripherischen Fasern des letzteren nach abwärts, bis sie auf die Höhe des unteren Aorta-Umfanges gelangen: dort bleiben sie liegen, dem sie tragenden Nervenstamm angelagert, der seinerseits weiter in die Peripherie wächst. Sie vermehren sich daselbst stark, und erst spät tritt zwischen ihnen Faserbildung auf. Der motorische Nerv aber hat bis dahin keine Verbindung weder mit dem Spinalganglion noch mit dem abwärts wachsenden sensiblen Nerven und natürlich auch nicht mit dem sympathischen Ganglion. Er liegt diesen Gebilden hier und da an, vermischt sich aber in den früheren Embryonalstadien weder mit den Zellen noch den Fasern der sensiblen und sympathischen Ganglien.

Ich muss hierauf besonderen Nachdruck legen, weil ONODI sich geneigt zeigt, das hier und da in der Litteratur erwähnte Vorkommen von Ganglienzellen in den Wurzelstämmen der motorischen Spinalnerven darauf zurückzuführen, dass zufolge frühzeitiger Durchdringung des Spinalganglions seitens des auswachsenden motorischen Nerven eine Überleitung von Ganglienzellen des letzteren auf den motorischen

Stamm eingetreten sei; und da ONODI als der genaueste Kenner der Entwicklungsverhältnisse der sympathischen Ganglien gilt, so könnte leicht diese Auffassung sich allgemein verbreiten. Auf pag. 564 l. c. sagt ONODI: »Jene abnormen Entwicklungsfälle besitzen ein besonderes Interesse, indem sie die abnorme Verbindung der vorderen Wurzeln mit dem Ganglion intervertebrale und dieser Art das Hineingelangen von Ganglienzellen in die Bahn der vorderen Wurzeln erklären.« Weiter l. c. pag. 567: »Die vorgebrachten Befunde documentiren auf eine, jeden Zweifel ausschließende [?] Art, dass in die Bahn der vorderen Wurzeln Ganglienzellen mittels Abschnürung [scil. vom Spinalganglion] gelangen können.« Noch an mehreren anderen Stellen spricht sich ONODI so aus, und in einem Aufsatz im Medic. Centralblatt 1885 No. 16 und 17 sagt er sogar ausdrücklich: »Auf Grund unserer, das peripherische Nervensystem betreffenden Untersuchungen können wir auf das Bestimmteste behaupten, dass der normale Entwicklungsgang der vorderen Wurzeln keineswegs im Stande ist, die Herkunft der in ihren Bahnen auftretenden Ganglienzellen zu erklären; aus diesem Grunde sind wir unsererseits genöthigt, das Vorkommen solcher Ganglienzellen in die Reihe der anomalen morphologischen Verhältnisse aufzunehmen.«

Meine Beobachtungen besagen im Gegentheil, dass bei Selachiern Medullarzellen aus dem Vorderhorn normalerweise in alle motorischen Nerven gelangen, dass es also keiner besonderen Hypothesen bedarf, um die Fälle zu erklären, wo sie bei erwachsenen Vertebraten im anatomischen Befund nachgewiesen werden.

ONODI citirt selbst zwei solcher Befunde, die ich, da sie nicht Jedermann zugänglich sein werden, auch meinerseits hier anführen will.

Der erste der beiden Autoren ist FREUD, der in seiner oft citirten Arbeit »Über Spinalganglien und Rückenmark des *Petromyzon*« (in: Sitz. Ber. Akad. Wien 78. Bd. 3 Abth. pag. 155) sagt:

»In einigen vorderen Wurzeln des Caudalmarkes fand ich nicht weit von der Theilung der Wurzel in den dorsalen und ventralen Ast kleine, aber vollkommen deutliche Ganglienzellen eingelagert, nie mehr als eine in einer Wurzel, welche zwei oder in einem Falle drei Fortsätze hatten, die in feine Fasern übergingen. Die Beobachtung war eine ganz unzweifelhafte; die Zellen konnten den Wurzeln auch nicht aufgelagert sein, denn man sah sie mitten zwischen den Fasern der vorderen Wurzel liegen.«

Der zweite Autor ist A. E. SCHÄFER, welcher in: Proc. R. Soc.

London Vol. 31 1881 (pag. 348) in einer »Note on the occurrence of Ganglion Cells in the Anterior Roots of the Cat's Spinal Nerves« schreibt:

»Ganglion cells are of constant occurrence among the nerve-fibres of the anterior roots of the cat's spinal nerves. They are generally to be found in that part of the anterior root which passes by the ganglion which is seated upon the posterior root. They are not necessarily situated next the ganglion, but are often imbedded in the middle of the anterior root, or found lying along its anterior margin and therefore as far removed as possible from the ganglion upon the other root. Moreover they sometimes occur in the anterior root before this has come in contact with the ganglion, just as isolated ganglion cells are occasionally to be found in the posterior root, some little distance on the spinal-cord side of its ganglion. The cells in question, although not in any case numerous, are to be found in most longitudinal sections of the anterior roots, but they seem to be especially abundant in those of the lower dorsal and lumbar nerves. They resemble on the whole very closely the ganglion cells in the spinal ganglion upon the sensory root, but it has not hitherto been possible to make out their mode of connexion with the nerve-fibres.

»I have sought in vain for ganglion cells in a similar situation in the nerve-roots of man, the dog, the rabbit and the mouse. The evidence, therefore, appears against the existence of any relation between the occurrence of these cells in the anterior root and the phenomenon of sensibility in that root, known as »recurrent sensation«, for the latter has been observed in animals in which I have been entirely unable to detect the existence of the cells in question.«

Es muss weiteren anatomischen Untersuchungen vorbehalten bleiben, über das Vorkommen dieser Ganglienzellen in den motorischen Nerven auch bei anderen Vertebraten Aufklärung zu schaffen. Es wird vielleicht nicht immer gelingen, diese Zellen in der Nähe der Wurzeln zu entdecken, aber das kann nicht beweisen, dass sie nicht in dieselben aus dem Bereich der Vorderhörner ausgetreten seien. Gerade die am Oculomotorius und z. Th. auch beim Abducens beobachteten Thatsachen zeigen, dass diese Ganglienzellen eine ganz spezifische Fähigkeit des Wanderns besitzen: und sie können wahrscheinlich an allen motorischen Nerven solche Wanderungen in die Peripherie vornehmen. Ob die Ganglienzellen, welche man in den Wandungen der Gefäße findet, auf solche Vorderhornzellen zu-

rückzuführen sind, steht dahin — sie können auch von den eigentlichen sympathischen Ganglien abstammen und desshalb sensiblen Ursprungs sein. Ob auch die aus den Vorderhörnern auswandernden Ganglienzellen sensibler Natur sind, ist freilich noch durch nichts bewiesen oder widerlegt — ihre Function ist einstweilen durchaus räthselhaft und unbekannt. Damit aber stehen freilich diese Ganglienzellen nicht isolirt da, auch von den Ganglienzellen anderer Nerven wissen wir nichts, und es wird vielleicht zeitgemäß sein, über die Beziehungen der Ganglienzellen zu den Nervenfasern neue Aufschlüsse zu gewinnen. Ein solcher Versuch wird in der nächsten Studie unternommen werden, wobei denn auch die gesammten histogenetischen Verhältnisse der motorischen Nerven noch einmal besprochen werden dürften.

Mögen einstweilen die Physiologen mit den hier dargelegten anatomisch-embryologischen Thatsachen etwas anzufangen wissen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Entwicklung des Oculomotorius.

Fig. 1—5. Embryo von *Scyllium canicula*. Länge 12 mm. Anlage des rechten Oculomotorius; die Schnitte sind sagittal und gehen von außen nach innen. Austritt von Medullarzellen in die Wurzelstränge. Bildung des Wurzelnetzes, aus dem der Stamm des Oculomotorius weiterwächst. Vergr. 225.

A. Bodenfläche des Mittelhirns, aus Vorderhornzellen gebildet, bei *B* weiße Substanz. *C* Mesodermzellen. *D* Wurzelnetz des Oculomotorius, aus dem der Stamm *E* hervorgeht. In dem Wurzelnetz liegen eine Menge Medullarzellen (*a*), während noch fortdauernd bei (*b*) neue Medullarzellen aus dem Medullarrohre austreten, neben und mit plasmatischen Ausflüssen der Nervenwurzeln (*c*).

Fig. 6—8. Die Anlage des linken Oculomotorius an demselben Embryo, Schnitte von innen nach außen gehend. *F* Durchschnitt durch die Arteria spinalis. Die übrige Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 1—5. Vergr. 225.

Fig. 9—11. Embryo von *Torpedo ocellata*, beträchtlich älteres Stadium als der vorhergehende. *E* der Oculomotorius, dessen Wurzelstränge in eine Masse zusammengeflossen sind. Die weiße Substanz (*B*) ist schon sehr viel größer als bei dem vorigen Embryo, bei (*b*) sieht man Medullarzellen aus dem Vorderhorn durch die weiße Substanz als schmale Körper sich hindurchzwingen. Vergr. 320.

- Fig. 12 u. 13. Embryo von *Scyllium catulus*. Das gleiche Stadium wie Fig. 1—8. Buchstabenbezeichnung wie oben. Vergr. 225.
- Fig. 14. Embryo von *Torpedo* Fig. 9—11. Anlage eines Blutgefäßes, welches von der Basis durch die weiße Substanz hindurch in die graue Substanz dringt und dabei ein wesentlich anderes Bild bietet, als die auf Fig. 9—11 dargestellten auswandernden Medullarzellen. Vergr. 320.

Tafel 2.

Entwicklung des Oculomotorius.

- Fig. 1. Embryo von *Torpedo ocellata*. Sagittalschnitt. Kreuzung des Oculomotorius und des Nasociliaris (Ophthalmicus profundus). Vergr. 38. (A) Durchschnitt durch den hinteren Theil der embryonalen Sclerotica, (B) das Ganglion Gasseri mit (C) Ganglion ciliare s. mesocephalicum (BEARD), aus welchem (c) der Nervus ophthalmicus profundus s. nasociliaris quer durch die Anlage der Sclerotica hindurch zieht, (d) der Oculomotorius, welcher an der Kreuzungsstelle mit dem Nasociliaris ein Ganglion bildet, (e) der N. ophthalmicus superficialis p. facialis, (f) Durchschnitt durch den Stamm des Opticus, (g) Durchschnitt durch die Arteria chorioidalis, (h) Durchschnitt durch den Musc. obliquus superior, (i) durch den Musc. obliquus inferior, in welchem der Oculomotorius endet, (k) durch den M. rectus superior, (l) durch den M. rectus externus.
- Fig. 2. Derselbe Schnitt, die Kreuzungsstelle des N. nasociliaris und Oculomotorius, bei 320facher Vergrößerung. Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 1, außerdem bei (m) Ganglienzellen des G. mesocephalicum in den Lauf des Nasociliaris eingeschaltet, (n) Ganglienzellen des Oculomotorius, (o) Durchschnitt durch den N. abducens, (p) Mesodermzellen.
- Fig. 3. Horizontalschnitt. Embryo von *Scyllium catulus*. Länge 28 mm. Kreuzungsstelle des Oculomotorius und Nasociliaris. (A) Stück des Infundibulum, (B) Stück der Augenblase (Retina und Chorioidea) (C) G. Gasseri, (a) Oculomotorius mit Ganglien bei (b), (c) und (d), (e) Stück des Nasociliaris, (f) Stück des Musc. rectus externus. Vergr. 225.
- Fig. 4. Horizontalschnitt. Embryo von *Raja* spec. — Situationsbild für die Gruppierung der Oculomotoriusganglien am Stamme vor der Kreuzung mit dem Nasociliaris. Vergr. 30. (A) Mittelhirn, (B) Infundibulum, (C) Augenblasen, (D) und (E) Oculomotoriusganglien, die punktirte Linie ist der Oculomotorius selbst, der außerhalb des Schnittes liegt.
- Fig. 5—9. Horizontalschnitte durch den Oculomotorius desselben Embryos bei 225facher Vergrößerung. (D) das basale Ganglion, (E) das mehr peripherische Ganglion. Die Schnitte fangen dorsalwärts an und gehen ventralwärts weiter, so dass die Ganglien dorsalwärts getroffen werden, der Faserverlauf ventralwärts davon. (F) die Oculomotoriusfasern, (G) dieselben begleitende Blutgefäße.
- Fig. 10—12. Sagittalschnitte durch den Oculomotorius eines bedeutend älteren *Raja*-Embryos. (G) Oculomotoriusfasern mit den SCHWANN'schen Kernen, (E) Ganglienzellen als letzte Reste des gleichnamigen Ganglions in Fig. 5—9. Vergr. 320.

Tafel 3.

Embryonalstadien des Trochlearis.

- Fig. 1—3. Schematische Abbildungen dreier *Torpedo*-Embryonen, welche auf combinirten Sagittalschnitten die N. trochlearis und oculomotorius zeigen. Der Trochlearis (*t*) bildet auf Fig. 1 ein Netz, in welches das Ganglienleistenganglion (*a*) einbezogen ist. Auf Fig. 2 ist dies Ganglion (*a*) ohne Faserverbindung mit dem Trochlearis, welcher aber bei (*c*) ein anderes Ganglion, gleichfalls aus Ganglienleistenzellen herrührend, zeigt. Bei Fig. 3 sind drei Ganglien (*a*, *b*, *c*) mit dem Trochlearis verbunden, (*o*) Oculomotorius.
- Fig. 4 zeigt bei 320facher Vergrößerung die Verhältnisse des Trochlearis, wie sie auf Fig. 1 dargestellt sind.
- Fig. 5 zeigt die Verhältnisse des Trochlearis, wie sie Fig. 2 darstellt, wobei zu bemerken, dass das Ganglion (*a*) nicht in derselben Ebene mit dem Trochlearis (*t*) und seinem Ganglion (*b*), liegt, sondern mehrere Schnitte weiter lateralwärts. Vergr. 320.

Tafel 4.

Entwicklung des Abducens.

- Fig. 1. Schematisches Situationsbild des Ursprungs des Abducens von *Scyllium catulus*. (*E*) Epiphysis, (*II*) Hypophysis, (*Ch*) Chorda, (*O*) Oculomotorius, (*A*) Abducens mit 6 Wurzelsträngen.
- Fig. 2. Derselbe Embryo, den Ursprung des Abducens zeigend. Sagittalschnitt. Vergr. 320.
- Fig. 3. Wenig jüngerer Embryo von *Scyllium canicula*. Ursprung des Abducens. Vergr. 320.
- Fig. 4 u. 5. *Mustelus*-Embryo. Ursprung der beiderseitigen Abducens. Vergr. 320.
- Fig. 6. u. 7. *Pristiurus*-Embryo. Ursprung der beiderseitigen Abducens. Vergr. 320.
- Fig. 8. *Raja*-Embryo. Wurzeln des Abducens. Bei (*a*) sind bereits eine größere Zahl von Medullarzellen zur Bildung eines Ganglions ausgetreten, während sie bei (*b*) im Austreten in den vorderen Wurzelstrang begriffen sind. Der Schnitt ist schräg gegen die Sagittalebene gerichtet, so dass nicht alle Wurzelstränge dargestellt sind. Vergr. 320.
- Fig. 9. *Mustelus*-Embryo. Zeigt ein schon fortgeschrittenes Stadium in der Entwicklung des Abducens, mit 5 Wurzelsträngen, deren jeder einen Zustrom von austretenden Medullarzellen (*a*) empfängt. Vergr. 320.
- Fig. 10. Embryo von *Scyllium catulus*. Noch späteres Stadium. Die Medullarzellen (*m*) liegen pflasterförmig in allen Wurzelsträngen, bei (*a*) macht sich eine Vermehrung solcher Zellen durch Bildung kleiner Chromatinkörperchen bemerkbar. Vergr. 320.
- Fig. 11. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula*, um den Endverlauf des Abducens (*a*) und seine Lagerung zum *Musc. rectus externus* (*b*) zu zeigen. Vergr. 25.
- Fig. 12. Derselbe Embryo, der den *Musc. rectus externus* und den Abducens bei 225facher Vergrößerung zeigt. Bei *x* sieht man die im Text beschriebene terminale Ansammlung von Medullarzellen, eben so sind bei *y* dieselben zu erkennen.

Tafel 5.

Betheiligung austretender Medullarzellen an der Bildung der motorischen Spinalnerven.

- Fig. 1—5. Querschnitte durch die mittlere Rumpfgegend eines Embryos von *Scyllium catulus*: (*m*) ausgewanderte Medullarzellen, (*d*) dorsaler, (*v*) ventraler Ast. Vergr. 300.
- Fig. 6—8. Querschnitte durch eine Hypoglossuswurzel eines *Mustelus*-Embryos. (*m*) ausgewanderte Medullarzellen, (*d*) dorsaler, (*v*) ventraler Ast. Vergr. 220.
- Fig. 9—12. Querschnitte durch Rumpfsegmente eines *Mustelus*-Embryos. (*m*) im Auswandern begriffene Medullarzellen. Vergr. 300.
- Fig. 13—15. Horizontalschnitte durch die Anfänge der motorischen Nerven eines *Mustelus*-Embryos von 8 mm Länge. Vergr. 300. Bei (*a*) Fig. 15 sieht man die Erhebung der Muskellamelle des Urwirbels, (*m*) auswandernde Medullarzellen.
- Fig. 16. Horizontalschnitt durch die Anfänge von vier motorischen Nerven eines anderen *Mustelus*-Embryos von 8 mm Länge. Vergr. 220.
- Fig. 17. Horizontalschnitt durch drei Metameren eines *Mustelus*-Embryos von 10 mm Länge. Vergr. 220. (*m*) Medulla, (*g*) Spinalganglien, (*n*) motorische Nerven, (*v*) Vertebralvenen, (*u*) Urwirbel. (*h*) Haut, (*ms*) Mesoderm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1891-1893

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Dohrn Anton Felix

Artikel/Article: [Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 1-40](#)