

Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern bei dem Vogelembryo.

Von

Mich. v. Lenhossék.

Unter obigem Titel hielt ich den 6. August 1890 in der anatomischen Section des Berliner internat. mediz. Congresses einen durch Abbildungen erläuterten Vortrag. Da die Veröffentlichung der Congressverhandlungen unerwartete Verzögerung erfährt, andererseits aber derselbe Gegenstand den Vorwurf einer unlängst erschienenen verdienstvollen Arbeit von Ramón y Cayal¹⁾ bildet, deren Ergebnisse mit meinen Befunden z. Th. in erfreulicher Uebereinstimmung stehen, so halte ich es für angezeigt, den wesentlichen Inhalt meines Aufsatzes nebst genauer Reproduction der damals vorgelegten Zeichnungen unverändert zu veröffentlichen. Die Fussnoten sind neu hinzugefügt worden.

¹⁾ S. Ramón y Cayal. A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet. Anat. Anzeiger. Jahrg. V. 1890, pag. 609 u. 631.

Die Untersuchung wurde mit Hülfe der von Ramón y Cayal modificirten raschen Golgi'schen Methode an sehr jungen Hühner- und Entenembryonen angestellt. „Schon am 3.—4. Tage der Bebrütung gelingt die Golgi'sche Reaction, allerdings nicht so leicht wie später, und es sind hauptsächlich diese Stadien — bis zum 6. Tage — die berücksichtigt wurden.“

„Den Ausgangspunkt der histologischen Differenzirung bildet jenes bekannte Stadium, wo sich das eben zur Abschnürung gelangte Medullarrohr an gewöhnlichen Karmin- oder Haematoxylinpräparaten unter dem Bilde eines mehrschichtigen Epithels darstellt. Thatsächlich aber liegt ein einfaches Epithel vor, indem die centralen und peripheren Theile sämmtlicher Zellen unter sehr starker Verdünnung bis zu dem Centralkanal resp. der Oberfläche des Markes heranreichen, um hier wie dort mit kleinen Verdickungen zu endigen. Es steht ausser allem Zweifel, dass diese Elemente mit den späteren Nervenzellen nichts zu thun haben; sie stellen vielmehr die ersten Stützzellen dar. In dem Maasse als das Rückenmark an Breite zunimmt, verlängern sich auch diese Zellen mehr und mehr nach der Peripherie hin. Berücksichtigen wir ein Stadium, wo sich der von ihren kernhaltigen Abschnitten gebildeten Kernzone („Innenplatte“ His) eine Lage grauer Substanz („Mantelschicht“ His) aufschichtet, so sorgen diese Stützzellen dafür, dass die sich aus der Kernzone ablösenden Neuroblasten nicht aus dem Verbande des Rückenmarkes heraustreten, indem sie Hand in Hand mit deren Ablösung ihre peripheren Theile nach aussen hin vorschieben und so die Grenzen des Rückenmarkes allmählig erweitern. Dann stehen wir einem System langer, vom Centralkanal ausstrahlender „Radiärfasern“ gegenüber, einem primitiven Stützsysteme, wie es nach

Rhode's¹⁾ und Nansen's²⁾ Untersuchungen im Rückenmarke des Amphioxus als zeitlebens bestehend uns entgegentritt und die gesammte, definitive Neuroglia dieses Thieres darstellt.³⁾ Das Aussehen dieser Fasern, die sich beim Hühnchen schon am 3. Tage imprägniren lassen, ist ein sehr charakteristisches und ermöglicht bei einiger Uebung leicht eine Unterscheidung von den Ausläufern der Nervenzellen. Sie erscheinen gewöhnlich etwas dicker und steifer als letztere und sind von Anfang an mit zahlreichen ganz minimalen, unter rechtem Winkel abgehenden Fädchen und Unregelmässigkeiten besetzt, die in einer späteren Phase grössere Entfaltung gewinnen, indess nur an deren innerem, der grauen Substanz angehörendem Abschnitt vorhanden sind. Theilungen treten früh auf, und zwar erfolgen sie aussen, im Bereich der weissen Belegsschicht, oder nahe zu derselben, erscheinen zuerst in Form einfacher dichotomischer Spaltungen, um sich allmählig complicirter zu gestalten. Die centralen Fortsätze sind stets ungetheilt. Ein von dem geschilderten abweichendes Verhalten zei-

1) Rhode, Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem des Amphioxus. Schneider's Zoologische Beiträge. Bd. II, 1888, p. 169.

2) Fridtjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning. Bergen 1887, p. 152.

3) Imprägnationen, die ich vor einiger Zeit am Rückenmarke vorgeschrittener Salamanderlarven ausgeführt habe, ergeben auch bei Amphibien ähnliche Verhältnisse, indem, wie dies zuerst von R. Burckhardt (Histologische Untersuchungen am Rückenmarke der Tritonen, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 34, 1889, p. 142) erkannt wurde, die gesammte Stützsubstanz hier von einer einfachen Schichte ausserordentlich verzweigter, mit ihrem kernhaltigen Körper stets am Centralkanal stehender Zellen gebildet wird.

gen anfangs die Zellen der Bodenplatte, deren periphere Abschnitte am 3.—4. Tage nicht verdünnt, sondern im Gegentheile ansehnlich verbreitert erscheinen; am 5. Tage nehmen diese Verdickungen das Aussehen unregelmässiger, häufig durchlöcherter protoplasmatischer Massen an, schrumpfen aber mit der zunehmenden Breite der Bodenplatte allmählig zusammen, um sich vom 8. Tage an dem Typus der übrigen Radiärfasern anzuschliessen.

Eine Complication dieses einfachen Stützsystems leitet sich am 6. Tage durch das Auftreten der Deiters'schen Zellen ein, die zunächst — dem bei Cyclostomen zeitlichen Verhalten entsprechend — in der Umgebung des Centralkanales auftauchen und nichts anderes als herausgerückte, ihres centralen Ausläufers verlustig gewordene, mit ihren peripheren Theilen hingegen bis zur Oberfläche des Markes vordringende Radiärzellen darstellen (Ramón y Cayal, Kölliker). Am 12. Tage findet man bereits zahlreiche freie Neurogliazellen, doch erscheinen sie nun schon zum grossen Theile von etwas abweichender, charakteristischer Form und erreichen mit ihrem äusseren Ausläufer nicht mehr immer die Peripherie. Diese später entstandene Sorte von Neurogliazellen geht wohl nicht mehr aus einer Umwandlung und Herausrückung der primitiven Radiärzellen, sondern direct aus den Mitosen der Keimschichte hervor.

Die Entstehung der Nervenzellen gehört einer sehr frühen Periode an und lässt sich vermittelst der Golgi'schen Methode in allen ihren Phasen mit grosser Genauigkeit verfolgen.

Ich möchte meiner Darstellung den wichtigen, zuerst von His nachgewiesenen Satz vorausschicken, dass die Nervenzellen des Medullarrohres nicht aus Umge-

staltung bereits angelegter Elemente (Radiärzellen), sondern direct aus den Mitosen der Keimschichte hervorgehen und zu dem primitiven Stützsysteme als etwas Neues hinzutreten.

Am schönsten lässt sich die Art und Weise ihrer Bildung an den motorischen Neuroblasten der Vorderhörner (am 4.—5. Tag) beobachten. Als erstes Stadium bemerkt man (Fig. 1) an gelungenen Golgi'schen Präparaten in der Nähe des Centralkanales mitten in der dicht gefügten Kernzone eine schwarz imprägnirte, mit hellerem Kernfleck versehene Zelle, die die übrigen hier gelegenen an Grösse übertrifft, von länglicher Birnform ist, und deren auf der gelblichen Grundlage scharf hervortretender peripherer Fortsatz die Grenzen des Medullarrohres überschreitet und in der Bahn der Vorderwurzeln schon jetzt weit in den embryonalen Körper hinein zu verfolgen ist. Der Fortsatz erscheint an seinem Ursprunge dicker, wird dann allmählig zarter und ist von glatter Beschaffenheit und mässig welligem Verlauf.

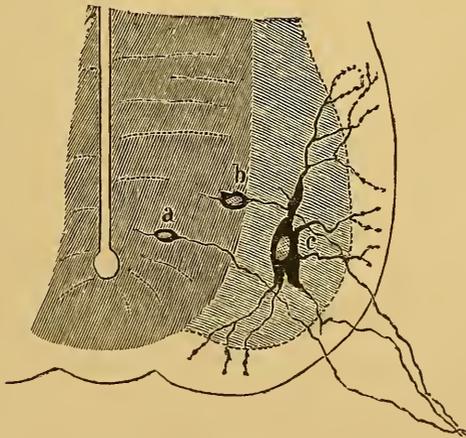


Fig. 1. Aus dem Rückenmarke eines 5tägigen Hühnerembryo. *a* — *c*. Bildung der motorischen Nervenzellen der Vorderhörner.

Auf einem zweiten Stadium sehen wir den Neuroblasten auf der Wanderung begriffen nach aussen; es ist, als ob der sich mächtig entfaltende Ausläufer einen Zug auf seine Zelle ausübte. Diese Herauswanderung erfolgt nicht einzeln; zahlreiche Neuroblasten verlassen gleichzeitig die Keimschichte. An gewöhnlichen Karminserien treten mitunter die Kerne dieser Zellen durch ihre lebhaftere Färbung deutlich hervor und man findet an solchen Präparaten den ventralen Abschnitt der Kernzone wie infiltrirt mit lebhaft tingirten, zerstreut liegenden Kernen.

Das Medullarrohr erscheint schon sehr früh von einer feinen Haut: *Membrana prima* (Hensen) oder *M. limitans externa* (His) umgeben. Sie entsteht aus der mosaikartigen Vereinigung der Endplatten der Radiärzellen und gewährt daher der aus dem Marke hervordwachsenden Nervenfasern durch Auseinanderweichung zweier Zellen leicht Durchlass.

Der wichtigste Moment für die innere Umgestaltung des Markes ist unstreitig derjenige, wo der Neuroblast aus der geschlossenen Gruppe der Kernzone frei hervortritt. Noch an deren Grenze finden wir ihn unipolar, bloß mit dem Nervenfortsatz ausgerüstet, sobald er sich indess aus der Zone vollständig ablöst und nun Raum zu freier Bewegung gewinnt, streckt er sogleich seine protoplasmatischen Ausläufer aus: der Neuroblast wird zur Nervenzelle.

Die Entstehung dieser Fortsätze gehört einer viel früheren Phase an, als man es bisher angenommen hat; die Dünne der gewöhnlichen Mikrotomschnitte, die Unfähigkeit der gangbaren Färbungen, derartige zarte Ausbreitungen zur Anschauung zu bringen, verhinderten bis dahin einen Einblick in diese Verhältnisse.

Die Golgi'sche Reaction enthüllt schon am 3.—4.

Tage der Bebrütung eine Anzahl solcher Ausläufer, allerdings noch bei Weitem nicht in der Complication einer spätern Periode. Betrachten wir dieselben etwas genauer, so gewahren wir zunächst, dass sie hauptsächlich nach zwei Richtungen hin die Zelle verlassen: nach der ventralen Seite hin, etwas gegen die Bodenplatte geneigt und mehr dorsalwärts nach der Gegend des späteren Seitenstranges hin. Durch das Vorherrschen dieser beiden Richtungen sehen wir sehr oft die Gestalt der Zelle in entsprechendem Sinne beeinflusst, sie erscheint nun länglich, mit der Axe beinahe sagittal gestellt, mit dem ventralen Ende etwas gegen die Bodenplatte hin gewendet. Immerhin ist hinzuzufügen, dass man mitunter schon in den ersten Stadien Nervenzellen von mehr rundlicher Beschaffenheit begegnet, die sich also mehr an die definitive Form dieser Elemente anschliessen; denn offenbar stellt die Spindelform bloß ein Uebergangsstadium dar und wird sich ändern, sobald die weitere Ausbildung des Rückenmarkes den Dendritenfortsätzen Raum zu mehr gleichmässiger Ausbreitung gewährt.

Das Aussehen der verzweigten Ausläufer ist von Anfang an ein sehr charakteristisches. Am 3.—4. Tage sind ihre Theilungen noch sehr einfach, allein schon am 5. Tage gelingt es, Zellen mit schönen, reiserförmigen Verästelungen zur Anschauung zu bringen. Diese Verästelungen ragen zumeist in die weisse Belegschicht hinein und wir sehen sie häufig bis an die Peripherie herantreten. Die embryonale weisse Substanz besitzt in den frühesten Stadien an diesen Ausbreitungen ihren wesentlichsten Bestandtheil.¹⁾ Soweit ihre zarten Endästchen in der grauen

¹⁾ Bei Salamanderlarven gehören die Protoplasmafortsätze mit-samt ihrer ausserordentlich reichen Verästelung ausschliesslich dem Gebiet der weissen Substanz an.

Substanz liegen, sind sie von gleichmässiger, glatter Beschaffenheit, innerhalb der weissen Substanz hingegen erscheinen sie mit rundlichen Knötchen besetzt, die ihnen wie Beeren aufsitzen und endigen auch mit einer verhältnissmässig starken terminalen Verdickung. — Der Nervenfortsatz entspringt entweder direct — mit oder ohne Ansatzkegel — vom Zellkörper selbst, oder von einem dickeren Aste, der sich in einiger Entfernung von seinem Ausgangspunkte in einen protoplasmatischen und den Nervenfortsatz theilt.

Mit der beginnenden Herauslösung der Neuroblasten ist auch die Gliederung des embryonalen Markes in seine bekannten Schichten eingeleitet. Indem sich auf der Oberfläche der Kernzone in der Gegend der vorderen Wurzeln mehr und mehr Zellen ansammeln, kommt es bald zur Bildung eines rundlichen, sich gegen die austretende Wurzel etwas zuspitzenden Zellenhaufens, der ersten Anlage des Vorderhorns („primitives Vorderhorn“), aus der die feinen motorischen Axencylinder unter pinselförmiger Convergenz entspringen. Sehr bald erscheint auch die Zellgruppe auf der Oberfläche von einer dünnen Lage weisser Substanz überzogen, welche letztere sich an Golgi'schen Präparaten sehr klar in ihre Bestandtheile: Radiärzellen, Längsfasern und Dendritenfortsätze zerlegt. Das feine, continuirliche Netzwerk, das uns an gewöhnlichen Tinctionspräparaten entgegentritt, ergibt sich hierbei als ein Trugbild.

Die motorischen Wurzeln beziehen beim Hühnchen ihre Fasern ausschliesslich aus den Vorderhornzellen derselben Seite.

Ueber die Entwicklung jener von mir schon am 4. Tage nachgewiesenen¹⁾ Vorderhornzellen, die ihren

¹⁾ Ueber Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anat. Anz.

Fortsatz in die hinteren Wurzeln senden, stehen mir keine Erfahrungen zur Verfügung. In den von mir beobachteten Fällen fand sich die Zelle stets schon innerhalb der Vorderwurzelgruppe, vollständig abgelöst aus der Kernzone.

Hand in Hand mit der Anlage des primären Vorderhorns sehen wir ein System von Bogenfasern in die Erscheinung treten, durch welches die Kernzone von der Deckplatte bis zur Bodenplatte herunter halbkreisförmig eingefasst und gegen jene Zellgruppe hin sehr scharf abgegrenzt wird. Die Gruppe dieser Commissurenfasern — sie kreuzen sich alle in der Bodenplatte — ist bereits von Remak beobachtet, von Hensen als halbkreisförmiges Stratum, von His als Bogenschicht, *formatio arcuata* eingeführt worden. Sie erscheinen schon am Ende des 3. Tages und umsäumen anfangs in ganz oberflächlicher Lage das Medullarrohr. Die Neuroblasten, denen diese Elemente als Nervenfortsätze angehören, schliessen sich am 3.—5. Tage genau dem Rande der Kernzone an und sind über die ganze Tiefe des Medullarrohres von vorn nach hinten vertheilt.

Treten wir näher auf deren Entstehung ein (s. Fig. 2), so erkennen wir als erste Entwicklungsstufe ein ähnliches Bild, wie es vorhin für die motorischen Zellen

Jahrg. V, 1890, p. 360. — Die Geschichte der Auffindung dieser Fasern ist folgende: Ramón y Cayal entdeckte im vorigen Jahre, dass die hinteren Wurzeln des Hühnchens Fasern führen, die in das Rückenmark eingetreten weder einer Theilung unterliegen, noch in die Längsrichtung umbiegen nach Art der übrigen, sondern ungeheilt die Richtung der Vorderhörner einschlagen. Mir gelang der Nachweis, dass diese Fasern, die ich mit den „durchtretenden Fasern“ der Spinalganglien als identisch erkannte, Fortsätze motorischer Vorderhornzellen darstellen, eine Angabe, die zu meiner Freude unlängst auch von Ramón y Cayal bestätigt wurde.

geschildert wurde. Inmitten der Kernschichte, in der Nähe des Centralkanales, gewahren wir einen Neuroblasten von der für diese Gebilde charakteristischen Birnform, eingezwängt zwischen die übrigen Elemente, häufig mit einem kurzen centralen Ausläufer versehen. Der schwarz imprägnirte Nervenfortsatz geht quer aus der Zone heraus, setzt aber, an deren Grenze angelangt, diesen Verlauf nicht fort, sondern wendet sich plötzlich ventralwärts um, um in stetem Anschluss an die Kernzone bis zur Bodenplatte herunterzulaufen und selbe als Brücke für den Uebertritt auf die andere Seite zu benutzen. Diese Lage des Neuroblasten ist natürlich keine definitive, gleich seinem motorischen Kollegen wandert er in der Folge aus der Kernzone heraus, wobei der innerhalb dieser Zone liegende Abschnitt des Ausläufers allmählig kürzer wird. Schon auf diesem Stadium zweigen sich ab und zu von dem freien Stück des Nervenfortsatzes einige protoplasmatische Ausläufer ab. — Erscheint die Zelle bis zur Peripherie der Kernzone herausgerückt, so sehen wir oft den Fortsatz unter rechtem Winkel von dem Zellkörper abgehen. Darauf erfolgt nun der Austritt.

Begegnet man auch diesen Commissurenneuroblasten wie erwähnt in allen Tiefen des Rückenmarks, so gehört doch die Mehrzahl derselben ihrer Entstehung nach den mittleren und dorsalen Abschnitten des Querschnittes an. Selbst die Deckplatte lässt in ihren seitlichen Theilen solche Neuroblasten aus sich hervorgehen und es gewährt ein überraschendes Bild, wenn eine ganz oben befindliche, noch in die Decke des Markes eingeschaltete Zelle unter rechtem Winkel eine Nervenfasern entsendet, die von einer räthselhaften Kraft geleitet, den langen Weg von der Deckplatte zur Bodenplatte herunter und

darüber hinweg nicht scheut, um sich an der Kreuzung zu betheiligen.

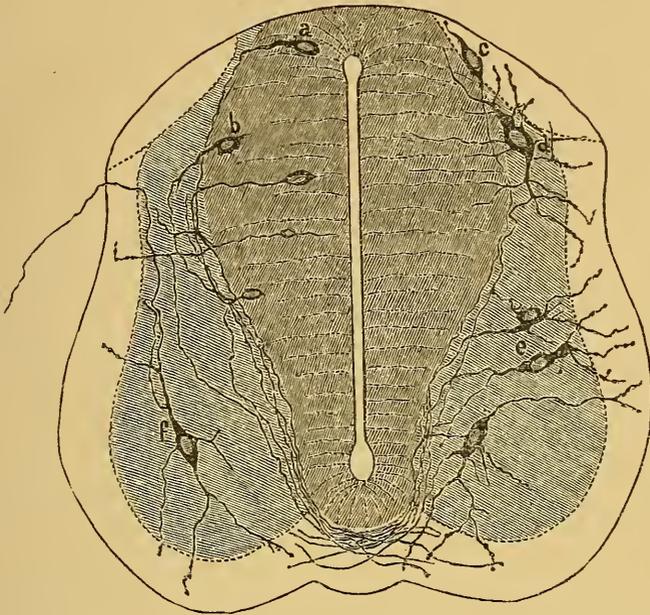


Fig. 2. Rückenmark eines Hühnchens vom 6. Tage der Bebrütung. *a — e*. Commissurenzellen, in der Bildung begriffen. *f* = Vorderhornzelle, die ihren Nervenfortsatz in die hintere Wurzel sendet.

Nach vollständiger Ablösung aus der Kernzone nimmt der Neuroblast zunächst eine ausgesprochene Spindelform an mit sagittaler Lage und directem Auslaufen in den Nervenfortsatz, dann wiederholt sich das bei den motorischen Neuroblasten geschilderte Phänomen: die Bildung verzweigter Ausläufer leitet sich ein, allerdings in weniger energischer Weise als dort. Betrachten wir diese Fortsätze, wie sie sich in der ersten Phase ihrer Entwicklung darstellen, so werden wir je nach den Localitäten ein verschiedenes Verhalten erkennen. An den spindelförmigen Neuroblasten der Deckplatte und ihrer nächsten Umgebung ist ein hinterer Ausläufer am con-

stantesten, sehr oft erreicht derselbe die Peripherie des Rückenmarkes, ein Verhalten, welches mitunter für die Zelle selbst zutrifft, die mit ihrem dorsalen, dem Nervenpol entgegengesetzten Ende bis zur Oberfläche herauf-rücken kann. Die etwas weiter vorn, in der Gegend des Hinterwurzeleintrittes gelegenen Zellen weisen schon sehr früh ausser dem hinteren, oft sehr langen, eine Anzahl kurzer, seitlicher Dendritenfortsätze auf, die sich von dem Zellkörper gewöhnlich unter rechtem Winkel abzweigen; die medialen drängen sich zwischen die peripheren Lagen der Kernschichte hinein, die lateralen streben gegen die Oberfläche des Markes hin, wobei sie oft das Gebiet des „primären Hinterstranges“ (His) betreten, ja die ganze Zelle kann gelegentlich mitsammt ihren Verästelungen in den ovalen Umriss dieses Bündels hineingerathen.

Auch den weiter ventralwärts befindlichen Commissurenzellen kommt zumeist die charakteristische Spindelform zu, doch sind sie hier oft von mehr rundlicher Gestalt. Ihre zahlreichen Dendritenfortsätze ragen mit ihrem Endgeweih in Seiten- und Vorderstrang hinein, z. Th. senden sie ihre Verästelung zur vorderen Commissur. Auch hier begegnet man an den Dendriten-ästchen den vorhin beschriebenen Knötchen.

Anfangs schliessen sich, wie erwähnt, sämtliche Commissurenzellen genau dem Contour der Kernzone an, indess schon auf früher Stufe unterliegt dieses Verhalten einer Aenderung, indem sie sich durch den Nachschub neuer analoger Zellgenerationen mehr und mehr nach aussen hin verlagern, wodurch sich allmählig eine Lage grauer Substanz (Seiten- und Hinterhornanlage) auf der Kernzone aufschichtet. Die ventralsten Commissurenzellen rücken ebenfalls heraus und vermischen sich nun mit der bereits früher angelegten Anhäufung

motorischer Zellen zu einer einheitlichen Gruppe, dem definitiven Vorderhorn (das primäre Vorderhorn begreift nur die ersteren).

Mit der Lageveränderung der Zellen muss natürlich auch eine Aenderung des Verlaufs ihrer Nervenfortsätze einhergehen. Allmählig lösen sich die zierlichen concentrischen Bogen der *formatio arcuata* auf, indem durch das Herausrücken der Zellen die Ausläufer vom Rande dieser Zone abgetrennt werden, was zunächst nicht ihrer ganzen Ausdehnung nach, sondern nur in ihren Anfangsstücken erfolgt, die dann mit den übrigen, den Anschluss noch behauptenden Abschnitten unter Bildung eines Winkels zusammentreffen. Später verlässt der Fortsatz völlig die Kernzone und nun senden die fraglichen, über alle Gebiete der grauen Substanz vertheilten Nervenzellen ihren Fortsatz direct, auf dem kürzesten Wege der Commissur zu.

Eine Kategorie feiner, dieser Zellengruppe angehörenden protoplasmatischer Fortsätze betritt die Kernzone, läuft eine Strecke zwischen deren Elementen in sagittaler Richtung nach vorn, um dann plötzlich umzubiegen und an der Lichtung des Kanales zwischen den innersten Epithelzellen frei zu endigen. Am häufigsten begegnet man diesen sonderbaren Fädchen im Bereich der Bodenplatte.

In Betreff des Verlaufs und der weiteren Schicksale der Commissurenfasern glaube ich mich kurz fassen zu dürfen, da eine genaue Verfolgung des Faserverlaufs nicht im Plane vorliegender Untersuchung steht. Die meisten betreten die vordere Commissur ohne vorher Seitenäste abzugeben oder einer Theilung zu unterliegen. Sie gesellen sich auf der anderen Seite einfach oder in zwei Aeste gespalten zu den Längsfasern der weissen Substanz, und zwar zumeist zu denjenigen der Vorder-

und Seitenstränge. Doch lassen sich manche unter langem, die ganze Tiefe des Rückenmarkes durchkreuzenden Verlauf bis in den Hinterstrang verfolgen. Seltener ist die Theilung des Nervenfortsatzes noch vor der Kreuzung in zwei Aeste, von denen dann einer hinübergeht, der andere auf der Seite des Ausgangspunktes verbleibt und sich in die weisse Substanz einsenkt.

Die ersten Vertreter jener ansehnlichen Kategorie von Nervenzellen, die die physiologische Verknüpfung verschiedener Segmente derselben Markhälfte zur Aufgabe haben, und die von Ramón y Cayal¹⁾ und v. Kölliker²⁾ als „Zellen der Stränge“ bezeichnet worden sind, sehe ich am 6. Tage auftauchen, doch sind sie an den von diesem Tage stammenden Präparaten noch ausserordentlich spärlich, erst am nächstfolgenden erscheinen sie zahlreicher imprägnirt. Es handelt sich um sternförmige, nach allen Richtungen gleichmässig entfaltete Elemente, die sich durch sehr reiche protoplasmatische Verästelung auszeichnen. Sie entstehen zuerst im Vorderhorn, eingesprengt zwischen die motorischen Zellen und im mittleren Gebiet des Querschnittes; ihre Dendritenfortsätze erstrecken sich in Vorder- und Seitenstrang. Der Nervenfortsatz lässt oft einen eigenartigen Verlauf erkennen, indem er erst eine kurze Strecke nach hinten zieht, um sich plötzlich schlingenförmig nach vorn umzubiegen; gewöhnlich durchkreuzt er bogenförmig mit nach innen gewendeter Convexität

¹⁾ S. Ramón y Cayal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 111.

²⁾ A. v. Kölliker, Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Sitzungsberichte d. Würzburger Phys.-med. Gesellschaft, 1890, 8. März.

das Vorderhorn. Schon im Bereich der grauen Substanz sehen wir ihn fast immer einer Theilung in zwei oder drei Axencylinder unterliegen, wobei sich an der Theilungsstelle stets eine kleine Verdickung findet. Die Aeste gehen in den Vorder- und Seitenstrang ein. Wenn auch bezüglich der Entwicklung dieser Elemente keine directen Erfahrungen gesammelt werden konnten, so lässt es sich doch annehmen, dass sie sich in dieser Hinsicht an die Commissurenzellen anschliessen, mit abweichendem Verlauf des vordringenden Nervenfortsatzes.

Die hinteren Wurzeln entstehen nach der His'schen fundamentalen Entdeckung als centrale Ausläufer der Zellen der Spinalganglien, welch' letztere in der Embryonalperiode bipolare, spindelförmige Elemente darstellen, während sie im entwickelten Zustande bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Fische unipolar sind, allerdings mit T-förmiger Spaltung des aus der Verschmelzung der beiden primitiven Fortsätze hervorgegangenen Ausläufers. Schon am Ende des 3. Tages gelang es mir, an einigen dieser Zellen sowohl den centrifugalen wie den centipetalen Fortsatz zur Anschauung zu bringen, doch sind sie in diesem Stadium jedenfalls noch sehr spärlich. Insoweit es sich also um die Anlage der ersten Fasern handelt, scheinen die hinteren Wurzeln zeitlich nicht hinter den vorderen zurückzustehen, womit natürlich ein ähnliches Verhalten bezüglich ihres Auftretens in Form stärkerer Bündel nicht gesagt werden soll.

Die gegen das Mark vordringenden Fasern sammeln sich bekanntlich an letzterem zu einem zierlichen Längsbündel, das von His, seinem Entdecker, als „ovales Bündel“ oder „primärer Hinterstrang“ bezeichnet worden ist. Dasselbe ist dem hinteren, ansehnlich verbreiterten Theil der Kernzone seitlich angeheftet und besitzt anfangs auf dem Querschnitte die Form einer

biconvexen Linse mit vorderer und hinterer Zuspitzung. Mit der Zunahme der Bestandtheile geht eine allmähliche Abplattung der beiden Bündelchen einher, gleichzeitig vollzieht sich eine Ortsveränderung, indem sie sich mit ihren medialen, zugespitzten Rändern allmählig der Mittellinie nähern, zur Vereinigung gelangen, und sich sogar von dieser Stelle aus in Gestalt eines Vorsprunges in der Mitte etwas nach vorne zu entwickeln. So wird der ursprünglich einheitliche hintere Abschnitt der grauen Substanz in die beiden Hinterhörner getheilt, die schon jetzt aus zwei Theilen bestehen: aus eigentlicher, nervöser grauer Substanz und einer abgeschnürten Partie der Kernzone, in welcher wir die Anlage der Rolando'schen Substanz erkennen. — Die mediane Vereinigung der ovalen Bündel erfolgt, soviel ich sehe, am 7. Tage; das ist zugleich der Zeitpunkt, wo meiner Erfahrung nach die Collateralen der hinteren Wurzeln zuerst zur Anschauung gelangen.“

Ein Vergleich des vorstehenden Aufsatzes mit der Arbeit Ramón y Cayal's ergiebt, dass die Erfahrungen dieses letzteren Gelehrten in Bezug auf die Entwicklung der Nervenzellen weiter gehen als die meinigen. In den mir damals vorliegenden Präparaten fand ich die Neuroblasten nicht unmittelbar an dem Centralkanal liegend, sondern in der Umgebung desselben, in der Lage, wie es die beiden Figuren erkennen lassen; ein kleiner centraler Fortsatz war nur ab und zu ausgeprägt, die unipolare Zelle erschien gewöhnlich von länglicher Birnform. R. y C.'s Befunde ergeben nun — und ich kann ihm darin auf Grund meiner seitdem fortgesetzten Untersuchungen vollkommen beistimmen —, dass diesem Stadium noch ein früheres vorausgeht, wo der

Neuroblast eine ausgesprochene Spindelform aufweist und stets mit einem an die Lichtung des Centralkanales heranreichenden inneren Fortsatz versehen ist. Die Entwicklung der Neuroblasten liegt nun klar zu Tage. Aus den Mitosen der Keimschichte gehen in einer bestimmten Phase der Entwicklung Zellen hervor, deren peripherer Fortsatz abweichend von dem Verhalten der übrigen Zellen der Kernzone rasch in einer gegebenen Richtung zu einer Nervenfasern auswächst. Die Zelle liegt anfangs gleich den benachbarten Elementen am Centralkanale, dem sie nach Art dieser letzteren einen kleinen Fortsatz zusendet. Doch nicht lange behält sie diese Lage; in einer zweiten Phase erfolgt ein allmähliges Herauswandern derselben aus der Kernzone, wobei der centrale Fortsatz eingezogen und zur Vergrößerung der Zelle aufgebraucht wird und die Zelle selbst mehr und mehr die ihr durch die dicht gefügten Elemente der Kernzone aufgenöthigte Spindelform mit einer mehr rundlichen Birnform (His) vertauscht. Ist sie einmal aus dem Verbande der Kernzone vollständig abgelöst, so leitet sich der dritte Vorgang, die Anlage der protoplasmatischen Ausläufer, ein: der Neuroblast wird hiermit zur Nervenzelle.

R. y C. bezeichnet die I. Phase als epitheliale und nennt die „Nervenzellen herausgerückte Epithelzellen“. („La plupart des cellules nerveuses primitives sont des éléments épithéliaux déplacés.“) Ich kann mich dieser Ausdrucksweise nicht anschliessen, da der Bezeichnung „Epithelzelle“ schon früher von His eine besondere Bedeutung beigelegt worden ist, an der festzuhalten wir im Interesse eines klaren Verständnisses allen Grund haben. His bezeichnet die Radiärzellen (Hensen) als Epithelzellen. Die Zelle, die eine Nervenfasern aus sich hervorgehen lässt, kann mit diesen Stützzellen, trotz

aller Aehnlichkeit der Form in den ersten Stadien, unmöglich als gleichwerthig betrachtet werden. Jener formelle Anschluss erscheint uns bloß als die nothwendige Folge der mechanischen Bedingungen, unter denen sich der eben entstandene Neuroblast in der dicht gedrängten Kernzone befindet, die Spindelform ist vorübergehender Natur und weicht einer rundlichen oder birnförmigen Gestalt, sobald die Zelle in die äusseren, lockerer gefügten Schichten der Kernzone herausrückt. Das Interesse einer exacten Darstellung erheischt es, diese Zellen vom ersten Momente ihrer Entstehung an, sie seien geformt wie sie wollen, als Neuroblasten zu bezeichnen und die Bezeichnung „Epithelzellen“ nur für die epithelartig angeordneten Elemente des radiären Stützsystems zu reserviren.

Bilden diese Bedenken bloß eine Frage sprachlicher Verständigung, so besteht zwischen den dargelegten Befunden und denjenigen R. y C's. in einer anderen Hinsicht ein wesentlicher Widerspruch. R. y C. spricht sich S. 612, im Gegensatze zu der von His aufgestellten principiellen Scheidung zwischen Neuroblasten und Epithelzellen, für die Möglichkeit einer Entstehung ersterer aus der Umwandlung und Ortsveränderung letzterer aus, der Art, dass der periphere Ausläufer der Radiärzellen zu dem Nervenfortsatz, der centrale zu dem ersten Dendritenfortsatz der Neuroblasten werden soll. Meine Untersuchungen, die mit derselben Methode, an demselben Objekt angestellt wurden und wie es scheint ein gleiches technisches Ergebniss lieferten (auch mir gelang die Imprägnation schon am 3. Tage der Bebrütung), ergaben eine volle Bestätigung der His'schen Neuroblastenlehre. Ich finde zwischen den beiden Fasersorten (Nervenfortsatz und Radiärfasern) von Anfang an sehr bestimmte histologische Unterscheidungsmerkmale, die

meiner Ansicht nach eine solche Umwandlung geradezu ausschliessen. Die Radiärfasern lassen, wie erwähnt, schon sehr früh zahlreiche seitliche Unregelmässigkeiten erkennen, die man an den Axencylinderfortsätzen vermisst, sie zeigen schon am 4. Tage häufig periphere Theilungen in gleichstarke Aeste, zumal diejenigen in der Gegend der primären Vorderhornanlage, die sich also bei der Cayal'schen Annahme wieder zu einer einzigen Faser vereinigen müssten, was doch unwahrscheinlich erscheint. Es ist allerdings zu betonen, dass diese histologischen Differentialkennzeichen nur an jenen Präparaten deutlich zur Anschauung kommen, die durch die einfache Golgi-Cayal'sche Imprägnation gewonnen wurden, — wendet man die combinirte Methode R. y C.'s an (und bei sehr jungen Vogelembryonen wird man wohl in den meisten Fällen zu dieser greifen müssen), so werden sämtliche Fasergebilde des Medullarrohres in derart energischer Weise imprägnirt, dass jene feinen Differenzen sich der Beobachtung völlig entziehen.

Basel, den 29. November 1890.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [9_1893](#)

Autor(en)/Author(s): Lenhossek (Lenhossék) Michael von

Artikel/Article: [Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern bei dem Vogelembryo 379-397](#)