

Die Entwicklung der Elemente des Nervensystems.

Von

A. Kölliker.

Mit Tafel I—IV und 12 Figuren im Text.

Schon seit vielen Jahren herrscht ein lebhafter Streit unter den Anatomen und Embryologen über die Entwicklung der Elemente des Nervensystems, der durch die neuesten Erörterungen DOHRNS (Mitteil. der Zool. Station zu Neapel, XV. Bd., 1902, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, Nr. 18, 19, 20, 21, 22) so viel an Schärfe gewonnen hat, daß eine Ausgleichung kaum mehr möglich erscheint.

Schon in seiner 17. Studie aus dem Jahre 1891 (l. c., Bd. V) behauptet DOHRN, daß die SCHWANNschen Zellen keine mesoderma-tischen Elemente seien, sondern dem Ectoderm angehören. Diese Zellen nun sollen in ihrem Innern jede ein Stück des Achsenzylinders und dann durch ihre Verschmelzung eine ganze Nerven-faser bilden, an deren Entwicklung die Gan-glienzellen keinen Anteil nehmen.

Zu diesen Auffassungen war DOHRN durch das Studium der Entwicklung der Nervenfasern des Schleimkanalnervensystems der Plagiostomen gekommen, welche Gegenstand seiner 17. Studie ist, doch entstanden in ihm sehr bald Zweifel an der Richtigkeit obiger Sätze, welchen er dann im Anatomischen Anzeiger, Jahrg. 7, S. 348, wie er in seiner 20. Studie aus dem Jahre 1901 S. 139 bekennt, »einen übereilten Ausdruck« gab, so daß er jetzt wieder ganz und gar auf dem Standpunkte seiner 17. Studie steht.

Gegen diese Auffassung von DOHRN vom Jahre 1891 und gegen verwandte Darlegungen von BEARD hatte ich für den Anatomenkongreß in Wien einen Vortrag angesagt, den ich dann aber nur gegen den letzteren hielt, weil DOHRN eben seine Ansicht geändert hatte.

In dieser sehr kurzen Mitteilung (Anat. Anzeiger, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Wien, 1892), die etwas ausführlicher auch in meiner Gewebelehre VI. Aufl., Bd. II, S. 872 sich findet, welche die Auffassung von BEARD und DOHRN als ganz irrtümlich erscheinen läßt, wird gezeigt, daß die von REMAK, BIDDER und KUPFFER und mir selbst für die motorischen Fasern vorgetragene und später von mir (diese Zeitschr., Bd. XLIII) und von HIS auch für die sensiblen Fasern nachgewiesene Entstehung der Nerven-elemente die einzig richtige ist. Dieser zufolge entstehen diese Nervenfasern und, wie ich beifüge, auch diejenigen der höheren Sinnesorgane, einzig und allein aus Nervenzellen, in der Art, daß Ausläufer dieser Zellen den oder die Achsenzylinder mit allen ihren Ausläufern bilden, zu denen dann oft noch eine Rindenlage von Nervenmark dazu kommt, während die SCHWANNsche Scheide mit ihren Kernen eine von außen angelegte mesodermatische Bildung darstellt.

Da DOHRN in seiner neuen Kritik meiner Darlegungen besonders betont, daß ich mich bei denselben nicht auf ad hoc angestellte neue Untersuchungen beziehe, sondern nur die Ergebnisse einer älteren Arbeit berücksichtige, so habe ich in diesem Winter 1903/4 eine größere Zahl neuer Beobachtungen angestellt, auf die ich mich bei den folgenden Schilderungen beziehe, in denen der Reihe nach die Hauptpunkte besprochen werden sollen.

I. Bedeutung der Ganglienzellen für die Entwicklung der Nervenfasern.

Die Tatsachen, die für die alte — von DOHRN nicht angenommene — Lehre, daß die Achsenzylinder aus den Nervenzellen hervorsprossen, sprechen, sind so bekannt, daß es genügt, dieselben kurz namhaft zu machen.

Es sind erstens die Bilder, die mikroskopische Schnitte peripherer Ganglien gewähren. Hier sind in erster Linie die Abbildungen zu erwähnen, die HIS von den Zellen menschlicher Spinalganglien gegeben hat (Arch. f. Anat., 1887, S. 373, Fig. 6 eine einzelne Zelle von einem Spinalganglion eines menschlichen Embryo von $4\frac{1}{2}$ Wochen und Fig. 7, eine Gruppe von solchen Zellen, von denen jede bipolare zwei Achsenzylinder abgibt). Eine ähnliche Gruppe bipolarer Zellen habe ich von einem Sacralganglion eines menschlichen Embryo vom Ende des 2. Monats in meiner Gewebelehre (VI. Aufl., Bd. II, Fig. 607) dargestellt (Textfig. 1).

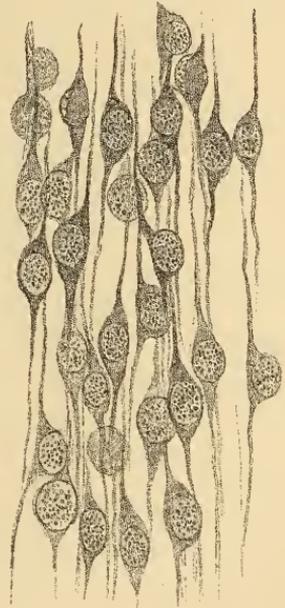
Aus älterer Zeit (1847) stammen die Bilder, die BIDDER, R.

WAGNER und ROBIN aus den Spinalganglien der Fische abgebildet haben, ferner die von CORTI entdeckten bipolaren Zellen in dem Ganglion spirale cochleae der Säugetiere. Ferner sind die unipolaren Ganglienzellen an den Wurzeln der motorischen Nerven am Rückenmark und Gehirn vom Menschen und von Tieren zu erwähnen, die HIS in seiner Arbeit »Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark«, Leipzig 1889, dargestellt hat, unter denen namentlich die von der Forelle und vom *Pristiurus* bemerkenswert sind, weil sie, wie die Untersuchungen von DOHRN, auf niedrigere Wirbeltiere sich beziehen.

Rechnet man nun zu diesen zahlreichen Angaben, die sich noch vermehren ließen, noch die Ergebnisse der neueren und neuesten Untersuchungen mit der GOLGischen Methode, die ja überall im zentralen Nervensystem Nervenzellen mit direkt von denselben entspringenden Achsenzylindern nachgewiesen hat, an welchen niemals Kerne in ihrem Verlaufe sich finden; auch wenn dieselben noch so reichlich sich verästeln (Textfig. 2 und 3) so ist klar, daß dieser so sehr überwiegenden Zahl von Beobachtungen gegenüber die spärlichen Angaben von DOHRN, die sich nur auf Plagiostomen beziehen, keine größere Beweiskraft besitzen.

Und wenn man dann noch erfährt, daß durch ROSS GRANVILLE HARRISON auch in den eigentlichen DOHRNSchen Untersuchungen bedenkliche Fehler nachgewiesen werden, gewinnt die Angelegenheit für denselben ein noch ungünstigeres Licht. HARRISON nämlich hat gezeigt, daß, wenn auch nicht bei den Plagiostomen, doch wenigstens bei Amphibien die Ganglien, die die Seitennerven entsenden und die Organe der Seitenlinie versorgen, mit ihren Zellen direkt in die Achsenzylinder der Seitennerven auslaufen (Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien im Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXIII, 1903, S. 35, mit 3 Tafeln und 35 Textfiguren).

Diese Achsenzylinder differenzieren sich bei *Amblystoma* bei der Bildung der Seitennerven von den Ganglienzellen aus in erster Linie

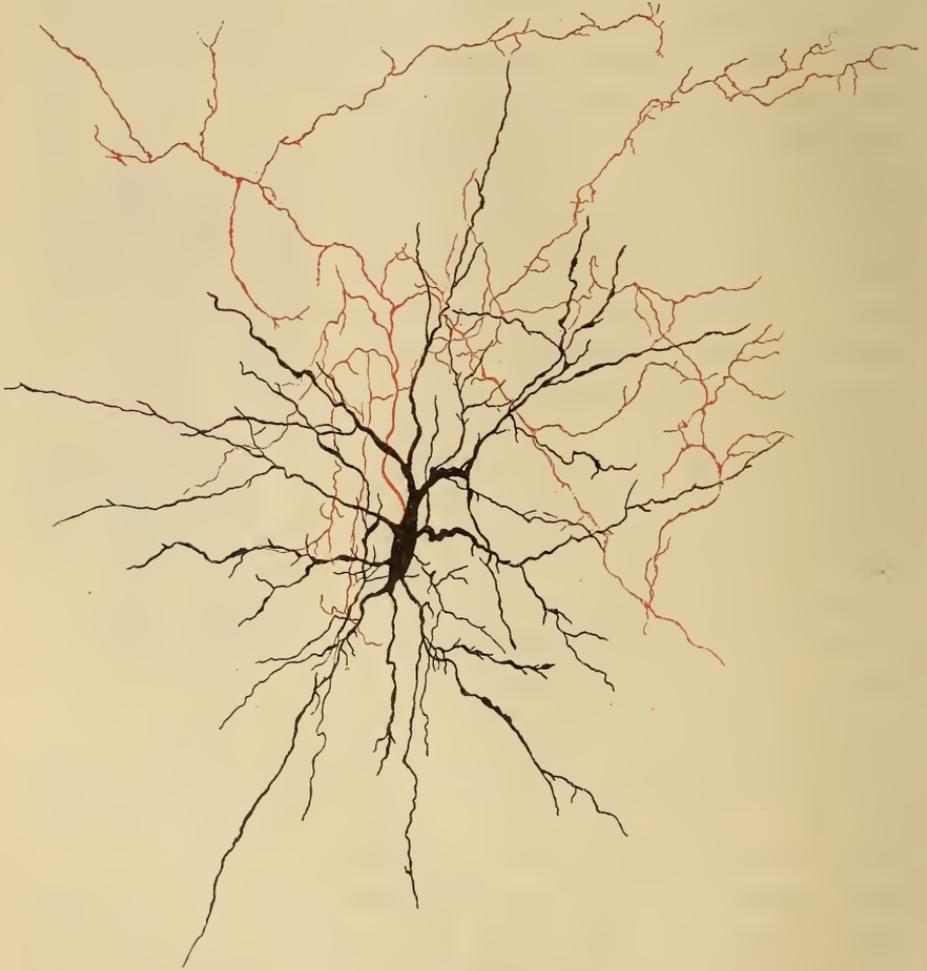


Textfig. 1.

Bipolare Ganglienzellen aus einem Ganglion sacrale eines Embryo des Menschen vom Ende des 2. Monats. Starke Vergr.

nach einer oder nach zwei Seiten und werden von besonderen Zellen eingehüllt, die sich jedoch nie so weit peripheriewärts erstrecken, als das wachsende Ende der Ganglienzellenfortsätze.

Wenn diese, d. h. die Achsenzylinderfortsätze, eine Absonderung der spindelförmigen Scheidenzellen wären, wie DOHRN annimmt, so



Textfig. 2.

Eine Zelle von GOLGIS II. Typus aus dem Linsenkern einer jungen Katze. Starke Vergr. Axon rot.

sollten wenigstens die Vorzeichen der Umbildung des Protoplasma innerhalb derselben auftreten, ehe der Achsenzylinder als solcher da ist.

Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Die Scheidenzellen weisen nur undifferenziertes Plasma auf, in welchem auf keinen Fall

ein dünnes Fädchen auftritt, das sich späterhin in einen Achsenzylinder umbildet.

Im Gegenteil ist der Nervenfortsatz, der über jeden Zweifel hinaus von Anfang an mit der Ganglienzelle kontinuierlich ist, zunächst dick und protoplasmatisch und wandelt sich erst während seines Auswachsens in einen deutlich differenzierten Achsenzylinder um.

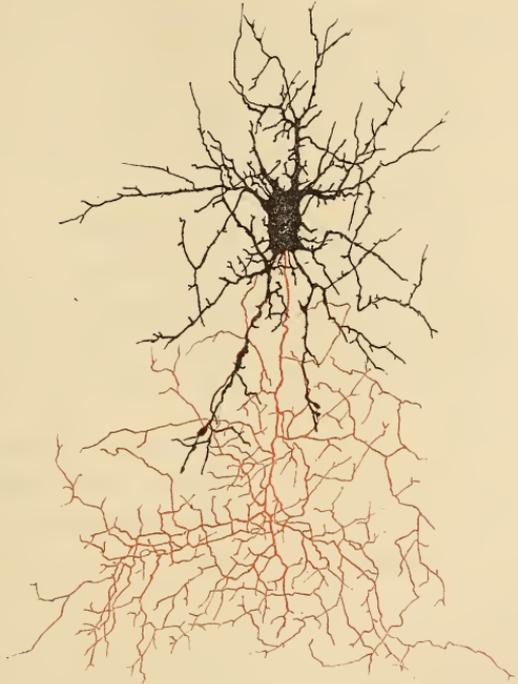
So weit HARRISON (l. c. S. 55), der gern zugibt, daß viele Bilder nicht imstande sind, einen vollgültigen Beweis für die geschilderte Achsenzylinderentstehung zu liefern.

Aber ebensowenig beweisen solche die von DOHRN vertretene gegenteilige Ansicht.

Demnach kann solchen sozusagen neutral sich stellenden Objekten keine Beweiskraft gegen die klaren Befunde bei *Amblystoma* beigemessen werden. Was HARRISON in den Schilderungen von DOHRN aber unerklärlich bleibt, ist, daß die Ganglienzellen ursprünglich gar nichts mit den Nervenfasern zu tun haben sollen und daß die Verbindung zwi-

sehen beiden erst sekundär entsteht, während nach seinen eignen Erfahrungen das Sicherste unsrer Kenntnisse von der Nervenhistogenese das ist, daß von Anfang an der Achsenzylinderfortsatz in kontinuierlicher Verbindung mit dem Plasma der Ganglienzelle sich befindet. Das lehren nicht nur der Nervus lateralis, sondern auch die Spinalganglien, die motorischen Zellen des Markes, die Zellen der dorsalen Hörner und die Kommissurenzellen des Markes.

Bezüglich der SCHWANNschen oder Scheidenzellen sprechen nach HARRISON die Befunde beim Amphibienembryo für den



Textfig. 3.

Große Zelle des II. Typus von GOLGI aus der Körnerschicht des Cerebellum der Katze mit rotem Axon. Starke Vergr.

ectodermalen Ursprung dieser Elemente am Seitennerven. Während nach DOHRN u. a. diese Zellen teilweise aus den Ganglien dieser Nerven, hauptsächlich jedoch aus der Anlage der Sinnesorgane selbst kommen, wandern sie bei Amphibien ausschließlich aus der Gegend der Ganglien in den Nervenstamm hinein und findet sich in den Sinnesplatten kein Anzeichen eines Heraustretens von Zellen aus der regelmäßigen epithelialen Schicht. —

Selbstverständlich mußte auch mir daran liegen, an den von DOHRN untersuchten Geschöpfen eigne Anschauungen zu gewinnen und habe ich dann *Acanthias*-, *Pristiurus*- und *Torpedo*-Embryonen dazu benutzt. Von diesen verdanke ich eine Serie an Schnitten von *Acanthias* Prof. STÖHR, die andern Serien hat mein früherer Custos P. HOFMANN von Embryonen angelegt, die ich ebenfalls von Prof. STÖHR erhielt.

Was ich dabei fand ist folgendes:

In erster Linie hebe ich hervor, daß alle Nervenstämme, die in größerer Länge unterscheidbar sind, aus feinsten Achsenzylindern bestehen, die wie bei höheren Wirbeltieren von einer kernhaltigen Scheide umgeben sind und einzelne Kerne (Zellen) im Innern enthalten.

Genau denselben Bau zeigen Querschnitte solcher Nerven, die ebenso aussehen wie Querschnitte des Oculomotorius, Trigemini und Trochlearis bei höheren Wirbeltieren (siehe unten).

Denselben Bau besitzt auch der Nerv der Seitenlinie und alle Nerven der Kopfsinnesorgane, sobald sie quer getroffen werden (Fig. 1), indem dieselben aus einem kompakten Bündel feiner Achsenzylinder mit einzelnen Kernen im Innern oder nur aus Achsenzylindern mit einer kernhaltigen Scheide bestehen.

Ein Hauptpunkt ist die Entwicklung der Ganglien, welche die Nerven der Seitenorgane abgeben. Nach DOHRN, BEARD u. a. sind alle diese Ganglien mit dem Ectoderm der Hautverdickung in Zusammenhang, welche die Sinnesorgane entwickelt und stehen somit auch die Nerven dieser Organe selbst zum Ectoderm in besonderer Beziehung.

Ich dagegen finde, daß das Ectoderm bei der Bildung der betreffenden Ganglien und Nerven ganz unbeteiligt ist, wenn auch die Ganglien und die Epidermisverdickung einander berühren und die Abgrenzung beider nicht immer leicht zu sehen ist.

Ich bin daher mit BALFOUR und HARRISON der Meinung, daß die Nervenfasern der Seitennerven und der andern Sinnesorgane

unmittelbar aus den betreffenden Ganglien stammen in der Weise, wie es HARRISON bei *Amblystoma* beschrieben hat.

Auch die SCHWANNschen Zellen kann ich nur auf die Ganglien zurückführen und sind dieselben somit dem Ectoderm zuzurechnen, insofern als wenigstens die Hauptmasse der Elemente der Ganglien von diesen abstammt.

In betreff der Bildung der Fasern der betreffenden Nerven habe ich keine andern Wahrnehmungen gemacht, als die oben erwähnten. Am schönsten lehren dies die Seitennerven, die wegen ihrer bedeutenden Stärke für eine solche Untersuchung besonders geeignet sind. Hier mache ich außer auf die Plagiostomen besonders auch auf schöne Serien von *Necturus* aufmerksam (s. Fig. 14), die ich der Güte meines Kollegen STÖHR verdanke.

Bei den Plagiostomen kommen nun allerdings viele Fälle vor, in denen eine bestimmte Entscheidung nicht möglich ist und die Nerven wie aus Zellketten zu bestehen scheinen. DOHRN hat von solchen Elementen viele Abbildungen gegeben, von denen ich besonders die Fig. 13 und 14 auf Taf. 17 seiner 17. Studie namhaft mache, die seine Annahme, daß die SCHWANNschen Zellen in ihrem Innern die Achsenzylinder bilden, versinnlichen sollen. Ich kann nur sagen, daß ich an Flächenbildern von solchen Nerven nie Andeutungen von feineren Fäserchen gesehen habe, wohl aber ausnahmslos an allen etwas stärkeren Nerven eine feine Faserung, die meiner Meinung nach nur auf die Achsenzylinder zu beziehen ist. Im übrigen ist hervorzuheben, daß die in Bildung begriffenen Nervenfasern von Amphibienlarven, sowie die Enden von Muskelnerven mit ihren kernhaltigen blassen Fäden genau so aussehen, wie die Plagiostomenfasern, die DOHRN abbildet, und doch ist deren Abstammung von Ganglienzellen keinem Zweifel unterworfen.

II. Das erste Auftreten der Nervenfasern in den peripheren Nerven und die Schwannschen Zellen.

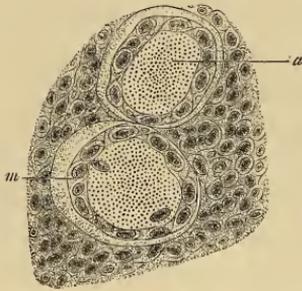
Alle peripheren Nerven, mögen dieselben motorisch oder sensibel sein, treten in erster Linie als nackte Achsenzylinder oder besser gesagt als nackte Protoplasmafortsätze von Nervenzellen auf, welche von einfachen kernhaltigen Hüllen zu feineren oder gröberen Nervenstämmchen zusammengefaßt werden.

Von solchen Nerven habe ich schon vor Jahren Abbildungen gegeben (Grundriß der Entwickl.-Gesch. des Menschen II. Aufl. 1884, Fig. 174 und Gewebelehre VI. Aufl., Bd. I, Fig. 133), die sich auf

die hintere Wurzel eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge beziehen und die ich hier wiederhole (Textfig. 4) (Fig. 113 der Gewebelehre VI. Aufl. Bd. I.)

Ganz ebenso verhalten sich die motorischen vorderen Wurzeln der Spinalnerven und alle Kopfnerven und gebe ich als Belege noch Abbildungen von Querschnitten des Trochlearis eines Rindsembryo von 1,5 cm und eines zweiten von 4,0 cm (Fig. 2 und 3). Der letzte Querschnitt wurde durch 210 Schnitte von $10\ \mu$ Dicke verfolgt und in allen Schnitten in wesentlich gleicher Weise gefunden, d. h. als zellenfreies Bündel von feinen Achsenzylindern mit einer Hülle von kernhaltigem Gewebe.

In der Fig. 4 sieht man vom Quintus des Rindsembryo von 1,5 cm eine größere Zahl Bündel von derselben Beschaffenheit, während die Fig. 5 von einem Hühnchen von 10 Tagen einen schon weiter entwickelten Nerven mit vielen SCHWANNschen Zellen im Innern darstellt.



Textfig. 4.

Zwei Bündel aus dem Querschnitte der hinteren Wurzel eines Nervus spinalis eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge. *m*, mesodermatische Scheide, *a*, Bündel von Achsenzylindern, von denen das eine schon oberflächlich zwei Kerne enthält. Starke Vergr.

Der Beweis, den diese Querschnitte liefern, daß die embryonalen Nervenfasern als einfache Achsenzylinder von Nervenzellen entstehen und nicht durch Auswachsen von Zellenreihen sich bilden, wird noch bestimmter gemacht durch die folgenden Bilder, die solche Nerven in Längsschnitten darstellen.

So zeigen die Fig. 6 und 7 austretende vordere Wurzeln eines 1,5 cm langen Rindsembryo, die erst außerhalb des Rückenmarks kernhaltige Hüllen bekommen, im Innern dagegen keine einzige SCHWANNsche Zelle enthalten.

Fig. 9 zeigt von einem Hühnchen von 15 Tagen die Ursprünge der Achsenzylinder von den Zellen des motorischen Kernes, die, solange sie im Marke verlaufen, keine andern Begleitzellen besitzen als Gliazellen, an die Außenseite des Markes getreten, dagegen sofort an ihrer Oberfläche und im Innern von Zellen begleitet werden. Fig. 8 stellt von einem Hühnchen von 10 Tagen im Innern des Markes die nackten Achsenzylinder einer sensiblen Wurzel dar und außerhalb desselben den Stamm der Wurzel von zahlreichen Zellen durchsetzt, die zum Teil SCHWANNsche Zellen sind. Fig. 10 zeigt von einem Hühnchen von 4 Tagen die motorische

Wurzel als starkes Faserbündel von einem Rückenmark abgehend, das noch keine weiße Substanz besitzt. Nahe am Marke zeigt diese Wurzel drei oder vier Kernreihen, die wie in Lücken der Nervenfasern liegen, im weiteren Verlaufe immer spärlicher werden und endlich fast ganz verschwinden.

Fig. 11 gibt einen longitudinalen Frontalschnitt einer motorischen Wurzel eines Schafembryo von 16 mm, an dem das Heraustreten von vier Bündeln motorischer Achsenzylinder aus dem Mark zu sehen ist, an welche Bündel dann im weiteren Verlaufe Zellen als Umhüllungen sich anschließen. Von demselben Embryo stammt auch der Querschnitt Fig. 12, der bei kleiner Vergrößerung die motorische Wurzel sehr zellenarm und im weiteren Verlaufe zellenfrei zeigt, was namentlich von den letzten Ausläufern der Spinalnerven in der Gegend der in der ersten Anlage begriffenen vorderen Extremität gilt. Fig. 13 zeigt die Entwicklung einer motorischen Wurzel von einem Schafembryo von 6 mm Länge, an der sehr deutlich sechs oder sieben aus dem Marke austretende Nervenfasern zu erkennen sind, die in der Nähe ihrer Austrittsstelle in einen Zellenhaufen sich verlieren und als einzelne Elemente nicht weiter zu verfolgen sind.

Fig. 14 endlich gibt einen schönen Fall von einer zellenfreien motorischen Wurzel von *Necturus* mit anliegendem Ganglion spinale und einer kernhaltigen Hülle um das Nervenstämmchen.

Aus allen angeführten Beobachtungen erschließe ich mit Bestimmtheit, daß die motorischen Nervenfasern von gewissen Zellen des Markes abstammen und ohne weitere Beteiligung von Zellen, abgesehen von denen, die als Scheiden auftreten, zur Peripherie wachsen. Ich halte daher den Ausspruch von BETHE (Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903 S. 139), »daß, ehe sich eine Spur von Nervenfasern beim Hühnchen zeigt, der Ort, an dem später der Nerv entsteht, durch Zellketten vorgezeichnet ist«, für unbegründet und die gesammte Schilderung dieses Autors über die Entwicklung der Nervenfasern im Innern der SCHWANNschen Zellen, die als Nervenzellen bezeichnet werden, als durch Tatsachen widerlegt.

In neuester Zeit sind nun zu den Beobachtungen von HARRISON noch Beobachtungen von H. V. NEAL¹ und von KERR dazugekommen.

¹ H. V. NEAL, The development of the ventral nerves of Selachii. I. Spinal ventral nerves in MARK, Anniversary Volume. Art. XV, p. 292—293. Pl. XXII—XXIV 1903. Siehe auch eine frühere Arbeit dieses Forschers. The segmentation of the nervous System in *Acanthias* in Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXXI. Nr. 7. p. 147—290. 4 Pl.

Die Beobachtungen von NEAL beziehen sich auf Embryonen von *Squalus acanthias* und stellt derselbe folgende Sätze auf: Das Mark von *Acanthias* besteht beim Verschuß desselben ganz und gar aus gleichartigen epithelartigen Zellen und lassen sich keine Neuroblasten und Spongioblasten im Sinne von HIS unterscheiden. Von diesen Zellen entwickeln sich nur gewisse zu Neuroblasten und rücken gegen die ventrale Oberfläche des Markes, indem sie zugleich birnförmig werden und in Neuraxonen auslaufen.

Diese Neuraxonen sind anfänglich ganz selbständig und ohne Bekleidung von Kernen und Zellen und so bleiben dieselben im ganzen weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung.

Davon daß die später die Neuraxonen umgebenden Zellen, die sehr früh auftreten, an der Bildung der Nervenfasern teilnehmen, oder solche in sich erzeugen, ist nie eine Spur wahrzunehmen und ist NEAL zur Überzeugung gelangt, daß die Achsenzylinder einzig und allein aus den birnförmigen Neuroblasten des Markes entstehen, wie dies seine schönen Figuren, besonders die auf Tafel XXXIII voll beweisen.

Was nun die junge Nervenfaserbündel einscheidenden Zellen betrifft, so ist NEAL der Ansicht, daß dieselben aus dem Mark ausgewanderte Elemente darstellen und somit ectodermaler Natur sind, doch glaubt er nicht, daß alle Scheidenzellen der motorischen Nerven eine solche Bedeutung haben, vielmehr ist er der Meinung, daß später Mesodermzellen sich denselben beigesellen.

So weit NEAL, der schon in seiner früheren Arbeit vom Jahre 1898 wesentlich zu demselben Resultate gekommen war.

Die Beobachtungen von J. GRAHAM KERR¹, Prof. der Zoologie in Glasgow, weisen sehr bestimmt die Entstehung der Fasern der motorischen Wurzeln ohne irgend eine Beteiligung von SCHWANNschen Zellen bei *Lepidosiren* nach. Wie die jungen Nerven, die an den Myotomen verbreitet enden und von Anfang an in ihrer ganzen Länge auftreten, entstehen, läßt KERR unentschieden, dagegen glaubt er mit Sicherheit die SCHWANNschen Zellen von Mesodermzellen ableiten zu können, die bei jungen Embryonen nach und nach zwischen die Myotome und das Mark sich hineinschieben und die ganz kernlosen Nervenstämmchen umgeben. Beziehungen der motorischen Fasern

¹ On some points in the early Development of motor nerve-trunks and myotomes in *Lepidosiren paradoxa* in Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XLI. P. I. No. 7. 1904.

zu Rückenmarkszellen beschreibt KERR nicht, wenn man jedoch seine Fig. 8 ansieht, in welcher ein Nerv mit mindestens vier dicken Protoplasmafortsätzen aus dem Rückenmark heraustritt und wie mit langgestreckten Zellen desselben zusammenhängt, so kann man nicht zweifeln, daß auch hier jede protoplasmatische Nervenfasern aus einer Zelle abstammt, und von einer solchen aus sich weiter entwickelt.

III. Das erste Auftreten der Nervenfasern im Rückenmark und Gehirn.

Daß in den großen Zentralorganen die Nervenfasern ohne Ausnahme bei ihrem ersten Auftreten keinerlei Kerne oder Begleitzellen besitzen, ist eine allen Embryologen wohlbekannt, jedoch nicht von allen hinreichend gewürdigte Tatsache.

Im Rückenmark werden alle Teile der Stränge oder der weißen Substanz bei ihrem ersten Erscheinen einzig und allein von zarten blassen Fäserchen gebildet, die nichts anderes als Achsenzylinder der späteren markhaltigen Nervenfasern sind. Zu diesen gesellen sich dann früher oder später Gliazellen, die anfänglich ganz vereinzelt auftreten und erst nach und nach so an Menge zunehmen, daß dieselben schließlich durch die ganze weiße Substanz gleichmäßig verbreitet erscheinen.

Diese Gliazellen haben mit der Entwicklung der Nervenfasern nichts zu tun und stammen einfach aus der grauen Substanz, aus welcher sie in die dieselbe überlagernde weiße Substanz hineinwachsen.

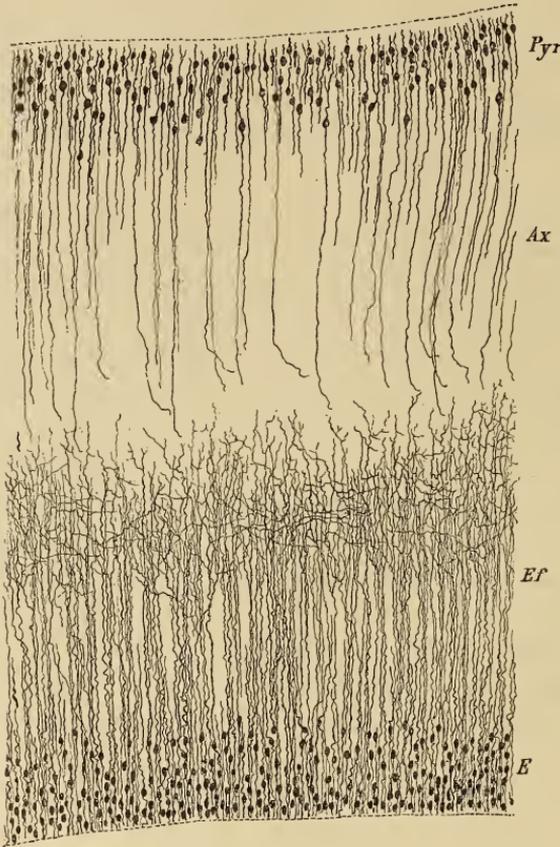
Zwei gute Beispiele der Art geben die Fig. 7 u. 9 von einem Hühnchen von 10 und einem von 15 Tagen, von denen die eine ein Mark ohne Gliazellen, einzig und allein aus Nervenfasern bzw. Achsenzylindern gebildet darstellt, die andere ein Mark, in welchem bereits Gliazellen sich finden.

Im Gehirn sind die Verhältnisse im wesentlichen dieselben und tritt überall die weiße Substanz in Gestalt feinsten, kern- und zellenloser Achsenzylinder auf. Hier wie dort ist es überall eine einzige Nervenzelle, welche einer solchen primitiven Nervenfasern den Ursprung gibt und ist keine Tatsache bekannt, welche Beziehungen von Nervenfasern zu mehreren Zellen bewiese (Textfig. 5 u. 6).

Wenn später Gliazellen in die Bündel der Hirnfasern hineinwachsen, so bilden sich, ebenso wie beim Mark, Verhältnisse aus, die in gewisser Beziehung an die SCHWANNschen Scheiden der

peripheren Nerven erinnern, ohne jedoch denselben gleichgestellt werden zu können, da im Zentralorgan nirgends die Glia zu Hüllen der einzelnen Nervenfasern sich entwickelt.

Mit Rücksicht auf die eben besprochenen Verhältnisse verweise



Textfig. 5.

Senkrechter Schnitt durch die Wand des großen Gehirns eines Fötus von 4 Monaten und 25 Tagen. Gez. bei Syst. IV, Ocular III, k. Tub. *E*, Ependymzellen in mehrfachen Lagen und Ependymfasern *Ef* nur bis etwas über die Hälfte der Hirnwand sich erstreckend; *Pyr*, Pyramidenzellen mit Axonen *Ax* und Dendriten in erster Entwicklung.

ich nun noch auf die vor kurzem erschienene letzte schöne Arbeit von His (die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate, Leipzig 1904), die in weiterer Ausführung des von mir Behandelten zu denselben Ergebnissen gelangt, und wie schon im Jahre 1886 sich zu dem Satze bekennt, daß eine jede Nervenfasern aus einer einzigen Zelle als Ausläufer hervorgeht.

Über die feineren Beziehungen der embryonalen Nervenzellen zu den Nervenfasern haben schon vor Jahren die Untersuchungen von His (Abh. der sächs. Akademie Bd. XV, 1889) für das Rückenmark gelehrt, daß diese Elemente, die His Neuroblasten be-

nannte, in erster Linie eine birnförmige Gestalt annehmen und mit ihrem spitzen Ende in den Achsenzylinder übergehen. Erst in zweiter Linie und nachdem die Axonen schon eine größere Länge erreicht haben, beim Menschen gegen Ende des zweiten Monats, sprossen an dem entgegengesetzten Ende der Neuroblasten die Dendriten als anfangs kleine Auswüchse hervor, Beobachtungen, die auch von

RAMÓN, LENHOSSÉK und RETZIUS zum Teil vor His gemacht wurden.

Was das Gehirn anlangt, so liegen in dieser Beziehung Beobachtungen von RETZIUS und mir vor, die lehren, daß auch hier dieselben Bildungsgesetze walten. So zeigt die Textfig. 5 junge Nervenzellen des Großhirns eines menschlichen Fötus von 4 Monaten und 25 Tagen, bei denen die spindelförmigen Zellkörper schon längere Axonen, aber ganz kurze, unentwickelte Dendriten besitzen. In Textfig. 6 ist aus dem Gehirn eines Embryo von 7 Monaten schon die weitere Entwicklung deutlich zu erkennen. Neben Zellen mit eben sich anlegenden einfachen kurzen Dendriten finden sich hier auch andre, in denen dieselben schon länger und zum Teil sehr lang sind, Verästelungen besitzen und in der Mehrzahl an den Zellkörpern vorkommen. Die Axonen sind zum Teil auch länger, doch sind immer noch welche mit freien Enden vorhanden und an keinem derselben ein Kern wahrzunehmen. Unentwickelte Dendriten zeigen auch in



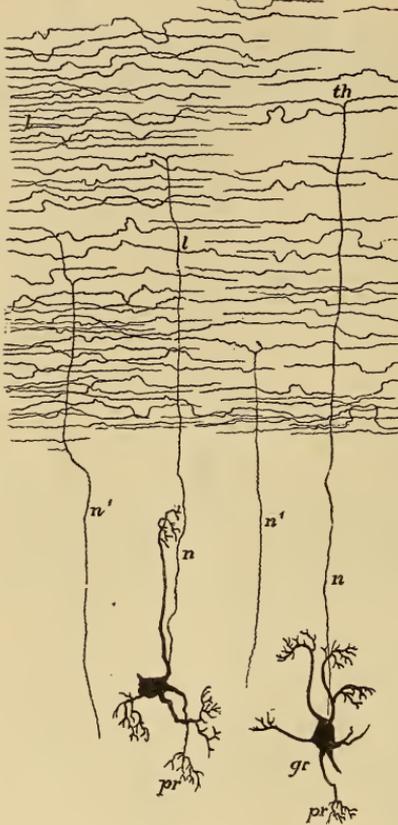
Textfig. 6.

Junge Pyramidenzellen aus dem Gehirn eines 23 cm langen menschlichen Embryo des 7. Monats, stark vergrößert. *a*, Zellen ohne Basaldendriten, *b*, Zellen mit den ersten Andeutungen solcher, *c*, Zelle mit gut entwickelten solchen, *Str.z*, Stratum zonale.

Neben Zellen mit eben sich anlegenden einfachen kurzen Dendriten finden sich hier auch andre, in denen dieselben schon länger und zum Teil sehr lang sind, Verästelungen besitzen und in der Mehrzahl an den Zellkörpern vorkommen. Die Axonen sind zum Teil auch länger, doch sind immer noch welche mit freien Enden vorhanden und an keinem derselben ein Kern wahrzunehmen. Unentwickelte Dendriten zeigen auch in

der VI. Aufl. meiner Gewebelehre die Fig. 726 vom Großhirn einer jungen Katze und Fig. 533 von den PURKINJESCHEN Zellen des Cerebellum desselben Geschöpfes.

Noch bestimmter als bei den genannten Zellen I. Ordnung tritt



Textfig. 7.

Zwei Körnerzellen *gr*, der rostfarbenen Lage des Cerebellum der Katze, senkrechter Longitudinalschnitt. *n*, Nervöser Fortsatz; *pr*, Dendriten; *th*, Theilungen der nervösen Fortsätze in der Molecularschicht und Übergang derselben in je zwei longitudinale Fäserchen *l*; *n'*, nervöse Fortsätze, deren Zellen nicht getroffen sind (GOLGI, starke Vergr.).

die Tatsache, daß die Achsenzylinder aus den Nervenzellen hervorsprossen und daß keine andern Zellen oder Kerne an deren Bildung sich beteiligen, zutage bei den GOLGISCHEN Zellen II. Ordnung. Bei diesen stellen die Nervenfasern, wie die früher gegebenen Textfiguren 2 und 3 lehren, Achsenzylinder dar, die zwar reich verästelt sind, aber keine größere Länge besitzen, vielmehr fast ohne Ausnahme eine beschränkte Verbreitung darbieten. Die längsten und auffallendsten solcher Neuraxonen sind einmal diejenigen der kleinen Körnerzellen des Cerebellum, die in gewisser Weise auch lose Bündel bilden, indem dieselben zu einer besonderen Lage der grauen Rindenschicht zusammentreten und Beziehungen zu den Dendriten der PURKINJESCHEN Zellen anzunehmen scheinen, Textfig. 7.

Zweitens lassen sich auch die Körnerzellen der Fascia dentata der Ammonshörner mit ihren Axonen, den sog. Moosfasern, als längere Axonen von GOLGIZellen

II. Ordnung bezeichnen. Auffallenderweise besitzen die genannten beiden Arten von Axonen kein Nervenmark, während ein solches, soviel mir bekannt ist, bei allen andern Nervenfasern GOLGISCHER Zellen II. Ordnung sich vorfindet.

Beim Gehirn kommt nun noch etwas dazu, was von besonderer Wichtigkeit ist, nämlich das Auftreten von mächtigen Bündeln

weißer Substanz, die ohne irgend eine Beimengung von fremden Bestandteilen, wie Gliazellen und anfänglich auch von Gefäßen, sich entwickeln und nach bestimmten Richtungen weiter wachsen.

Als eine solche Stelle habe ich schon vor langer Zeit in der II. Auflage meiner Entwicklungsgeschichte, Fig. 321 und 322, und Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. II, Fig. 813, die Ausstrahlung der Hirnstiele in das große Gehirn bezeichnet, von der ich auch hier zwei Bilder gebe, Fig. 25 und 26, eines bei geringer und eines bei starker Vergrößerung, beide von einem Embryo von 4 cm. Die letztere zeigt die Achsenzylinder dieser Faserung ohne jede Beimengung von Gliazellen, die nur in den Zwischenräumen der größeren Bündel vorkommen.

Zugleich lehrt die Fig. 25 bei kleiner Vergrößerung auch eine nicht unwichtige Tatsache, daß nämlich diese Bündel mit geschlossenen Enden vorwachsen in ähnlicher Weise, wie dies REMAK seinerzeit von dem Einwachsen der Nerven in die sich entwickelnde vordere Extremität des Hühnchens dargestellt hat.

Solche kompakte Bündel von Achsenzylindern finde ich außer an der angegebenen Stelle noch an vielen Orten im Gehirn, am schönsten an den einstrahlenden Wurzeln des Acusticus, Trigemini und Vagus und lehren alle diese Stellen, daß die weiße Substanz anfänglich einzig und allein aus nackten Achsenzylindern besteht, die von gewissen Zellen und Zellengruppen ausgehen und somit keineswegs als Derivate von Zellenreihen bezeichnet werden können, da ja nicht einmal jeder Achsenzylinder als mit zwei Zellen in Verbindung stehend gedacht werden kann.

Am schönsten habe ich dies verfolgt beim Acusticus von Rinds-embryonen von 15 mm (Fig. 21, 22, 23). Bei diesen entsendet das Ganglion acustici Bündel feinsten Achsenzylinder, die keine Spur von Zellen im Innern enthalten, wohl aber von einer kernhaltigen Hülle umgeben sind. Sobald nun diese Bündel am Hinterhirn angelangt sind, verlieren dieselben ihre Hülle und treten als nackte kompakte Bildungen in das Gehirn ein. Hier durchlaufen dieselben ein Bündel neben dem andern die ganze graue Substanz, bis sie in die Nähe der innern dicken Ependymlage angelangt, ihren Verlauf ändern und in nicht weiter zu verfolgende einzelne Fäserchen auslaufen.

Auf diesem ganzen Verlaufe enthalten die Acusticusbündel keine einzige Zelle, keinen Kern und bestehen einzig und allein aus feinsten Axonen und einem dieselben umgebenden Plasma, während zwischen den Bündeln viele Kerne, bzw. Zellen und längs und quer getroffene Achsenzylinder sichtbar sind.

Die Tatsache, daß im Gehirn und Mark einfache Zellenausläufer die weiße Substanz bilden und in keiner Weise eine Beteiligung von vielen Neuroblasten an der Bildung der Nervenfasern nachzuweisen ist, erweist sich natürlich für meinen Kollegen und Gegner in der Auffassung des feinsten Baues des Nervensystems, Prof. O. SCHULTZE, als ein großer Hemmschuh seiner Annahme einer pluricellularen Entstehung aller Nerven-elemente. Zwar versucht er durch die Annahme, daß es sich bei den langen zentralen Fasern »um teilweises auffälliges Sichtbarwerden von einem entwickelten, ursprünglich epithelialen, intercellularen System zwischen den die Ausläufer entsendenden und entfernteren Zellen handle« seine Hypothese zu retten, vergißt jedoch, daß bis jetzt bei keiner zentralen Faser zweierlei Zellen nachgewiesen sind, je eine Anfangszelle und eine Endzelle, vielmehr bei sensiblen und motorischen Fasern nur einmal Endzellen, das andre Mal Ursprungszellen bekannt sind. Ferner hat SCHULTZE die Zellen II. Ordnung mit ihren kurzen Achsenzylindern, bei deren Bildung an eine Beteiligung anderer Zellen auch nicht von ferne zu denken ist, ganz aus dem Auge gelassen.

Somit bietet die Entwicklung der zentralen Fasern einen vollgültigen und vielleicht den besten Beweis der Lehre von der Unicellularität der Neuronen.

Anmerkung. Ich will hier noch zwei in diesem Jahre soeben erschienene Arbeiten von CARLO BESTA und R. VARELA DE LA IGLESIA kurz erwähnen. CARLO BESTA (*Rivista sperimentale di Freniatria*. Vol. XXX. 1904. Part I und Part II—III) behauptet, daß bei der Entwicklung des Markes die bipolaren Nervenzellen alle ein zusammenhängendes Netzwerk bilden! Ich halte es nicht für nötig, auf solche Auseinandersetzungen näher einzugehen, da dieselben gut beglaubigten Tatsachen direkt widersprechen und der Autor mit seinen meisten Abbildungen nur das lehrt, was er zu widerlegen sucht, nämlich das Vorkommen der birnförmigen Neuroblasten von HIS.

Was die Abhandlung von R. VARELA DE LA IGLESIA (*Contribución al Estudio de la médula espinal*, Madrid 1904, 50 S. französischen und spanischen Textes und 22 Tafeln in Phototypie) betrifft, so spricht sich dieselbe von vornherein ihr Urteil durch die Annahme, daß alle im Marke vorkommenden Elemente ohne Ausnahme, Nervenzellen, Gliazellen, Axonen und Dendriten ein zusammenhängendes Netzwerk bilden, das sowohl die graue als auch die weiße Substanz durchziehe! Beim Durchgehen dieser Arbeit kann man nur bedauern, daß soviel Fleiß und Mühe an ein solches Phantom gewendet wurde. Ich möchte dem Verfasser empfehlen bei weiteren Studien von dem Satze auszugehen, daß jedenfalls im Nervensysteme ein doppeltes Gebiet sich findet, ein unwichtiges gerüstbildendes und ein bedeutungsvolles, eigentlich wirkendes, tätiges, welche in erster Linie bei allen anatomischen Studien auseinander zu halten sind. Manche Bilder von VARELA, wie z. B. seine

Taf. IX, scheinen zu beweisen, daß derselbe auch Richtiges gesehen hat, und ihm vielleicht die Möglichkeit offen steht, zu besseren Resultaten zu gelangen, als bisher.

IV. Das Auftreten der Scheiden der peripheren Nervenzellen.

Die Zellen, die die umhüllenden Kapseln der Ganglienzellen bilden, haben ganz und gar die Bedeutung der Elemente, die die SCHWANNschen Zellen der Nervenfasern darstellen. Dies läßt sich am leichtesten an den großen Ganglien des Vagus und Trigeminus nachweisen, in denen Ganglienzellenansammlungen neben starken Nervenbündeln vorkommen; ich verweise in dieser Beziehung auf die Fig. 17, 18 und 19. In den ersten beiden sieht man aus reinen Achsenzylindern bestehende Nervenbündel mit einfacher kernhaltiger Hülle und dicht beisammenliegende Gruppen von Nervenzellen ohne Spur einer Andeutung ihrer Zellhüllen. Anders in der Fig. 19. Hier finden sich von der Hülle des ganzen Ganglions aus eine größere oder geringere Zahl von Zellen zwischen die Ganglienzellen hineingewuchert und bilden solche deutliche Anfänge der Scheiden derselben, die auch in den Nervenstämmen als Andeutungen von SCHWANNschen Scheiden zu erkennen sind.

Diese Vorgänge treten nun offenbar nicht in allen Ganglien zu derselben Zeit auf und lehrt die Fig. 20, daß die Spinalganglien den sympathischen Ganglien vorgehen, indem hier in dem letzteren noch keine Spur von einwachsenden Zellen wahrzunehmen ist, während im Ganglion spinale das Einwachsen schon begonnen hat.

Selbstverständlich gehören die Zellen der SCHWANNschen Scheiden der Nervenfasern und die Elemente der Ganglienzellenkapseln in dieselbe Kategorie und stellen wesentlich gleichbedeutende Elemente dar, welche ich nach meinen neuesten Auffassungen alle als ektodermatische bezeichnen muß.

Auf die merkwürdigen Darlegungen, die DOHRN von diesen Verhältnissen gibt, kann hier nicht weiter eingegangen werden, da mit denselben die mit aller nur möglichen Bestimmtheit nachgewiesene Entwicklung der Nervenfasern aus den Ganglienzellen ganz unvereinbar ist.

V. Endigungen der Nervenfasern in der Peripherie.

Bei diesen Elementen ist es schwerer zu bestimmen, wie dieselben sich bilden und hat mein Kollege OSKAR SCHULTZE in seinem, vor dem meinen gehaltenen Vortrage vor der Anatomerversammlung in

Jena die Ansicht verteidigt, daß die sensiblen Nervenendigungen aus Zellennetzen hervorgehen. Ich konnte dem nicht beistimmen und bin der Meinung, daß auch hier dieselben Gesetze walten, wie bei den zentralen Fasern, daß nämlich jede motorische Faserverästelung und ebenso die sensiblen Endigungen auf einzellige Bildungen zurückzuführen sind.

Ich fasse die Endigungen der beiderlei Nervenfasern auf, wie folgt. Wenn man davon ausgeht, daß eine motorische Faser als Protoplasmafortsatz einer zentralen Ganglienzelle sich entwickelt, als solcher aus dem zentralen Nervensysteme austritt und erst jetzt eine kernhaltige Hülle erhält, so ist, wenigstens für die Stämme bewiesen, daß ihre Elemente ohne die Beteiligung von andern Zellen sich bilden, da solche Stämmchen erst später Nervenfasern mit SCHWANNschen Scheiden entwickeln.

Alle peripheren markhaltigen Fasern besitzen eine SCHWANNsche Scheide, die aus kernhaltigen Zellen besteht. Diese Scheide begleitet nun die Nervenfasern nicht nur so weit als dieselben Nervenmark besitzen, sondern auch deren blasse Fortsetzungen, ist jedoch an diesen später nicht mehr als gesonderte Bildung zu erkennen. So kommt es, daß die letzten Enden der motorischen und sensiblen Nerven ausbreitungen nichts als blasse mit Kernen besetzte Fäden zu sein scheinen.

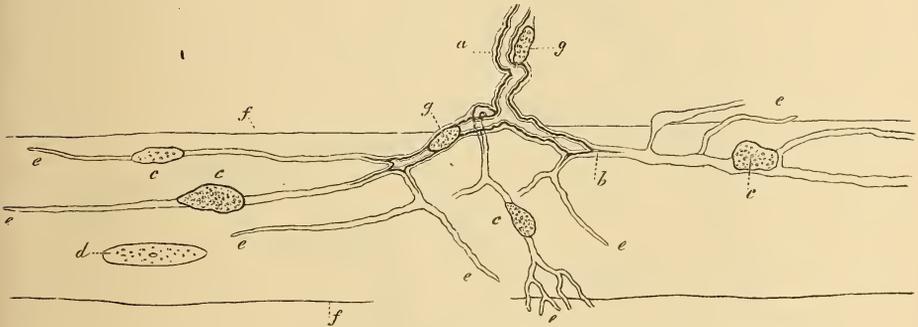
Zum besonderen Verständnisse verweise ich auf folgende, von mir vor langer Zeit gegebene bildliche Darstellungen. In dieser Zeitschrift habe ich in Bd. XII 1862 auf Taf. XIII die Enden der Muskelnerven des Frosches dargestellt, von welchen ich die Fig. 3 aus meiner Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. I, als Textfigur 8 hier wiedergebe.

In dieser Figur bekleidet die kernhaltige SCHWANNsche Scheide nicht nur die markhaltigen Röhren, sondern geht auch auf die blassen Endigungen derselben über, die auf den ersten Blick nichts als kernhaltige blasse Fasern zu sein scheinen.

Bei genauerem Zusehen gewahrt man jedoch, daß an vielen Stellen das Nervenmark scheinbar in blasse Fäden ausläuft (*b*), neben welchen die Fortsetzung der SCHWANNschen Scheide deutlich als Hülle erscheint (l. c. Fig. 2, 3, 4, 5, 6) und auch Kerne besitzt. Diese Fäden nun fließen im weiteren Verlaufe mit der SCHWANNschen Scheide zu blassen Fasern zusammen, welchen auch ferner noch Kerne zukommen, und diese Bildungen sind es, welche O. SCHULTZE für besondere Zellen hält und sie als Bildungszellen der Nervenfasern

betrachtet, während dieselben Nervenfasernenden mit Hüllen von SCHWANN'Schen Zellen darstellen.

Genau in derselben Weise verhalten sich auch in allem wesentlichen die sensiblen Nervenenden der Amphibienlarvenschwänze (l. c. Taf. XV und Studien an Batrachierlarven, diese Zeitschrift, Bd. XLIII, 1885). Bei ihrem ersten Auftreten stellen dieselben, wie HENSEN und ich selbst nachgewiesen haben, nichts als kernlose, mäßig verästelte, nackte Achsenzylinder dar, die mit unmeßbaren feinen Fäserchen frei auslaufen. Nach und nach treten dann an diesen Elementen Kerne auf, die von den Stämmen beginnend, allmählich gegen die Peripherie vorrücken. In



Textfig. 8.

Endverästelung einer dunkelrandigen Nervenfasern aus dem Hautmuskel der Brust des Frosches. Starke Vergr. *a*, Scheide der blossen Nervenröhre bei *b* auf die blossen Endfasern übergehend. *b*, Fortsetzung des Nervenröhreninhaltes (vorzüglich der Achsenzylinder) in die blossen Endfasern. *c*, Kerne dieser Fasern. *d*, Ein Kern der Muskelfaser *f*, auf welcher die Verästelung der Endfasern aufliegt. *e e e e*, Enden der blossen Endfasern. An den andern Stellen wurde ein deutliches Ende der Fasern nicht gesehen. *g*, Kerne der Scheide der dunkelrandigen Nervenröhre.

einem gewissen Stadium werden nun die Verästelungen dieser Fasern sehr zahlreich, zugleich vermehren sich die Kerne und treten Anastomosen auf, so daß die Endigungen einem Netzwerk von sternförmigen Zellen mit vielen freien Endigungen gleichen. Solche Netze betrachtet nun O. SCHULTZE als ursprüngliche Bildungen, übersieht jedoch hierbei, daß jedem scheinbaren Zellennetze eine kernarme und anfänglich ganz kernlose einfache Verästelung feinsten Achsenzylinder vorausgeht.

Es kann daher nicht bezweifelt werden, daß nicht die scheinbaren Zellennetze das Primitive sind, sondern die kernlosen, fein auslaufenden Fäden. Daß die Nerven des Amphibienlarvenschwanzes alle in solcher Weise aus dem Rückenmark, bzw. aus den Ganglien hervorzunehmen, wird auch noch in späteren Stadien, wenn die Nerven

schon markhaltig zu werden beginnen, durch von mir und ROUGET angestellte Beobachtungen erwiesen.

Solche Nerven bestehen, wie die aus der oben zitierten Abhandlung entnommene Textfig. 9 lehrt, aus kurzen RANVIERSchen Gliedern, jedes mit einem Kern und seiner Scheide, welche Glieder schließlich in marklose kernhaltige blasse Fasern auslaufen. An solchen jungen markhaltigen Fasern sind nun sehr bemerkenswert viele Stellen, an denen von den RANVIERSchen Einschnürungen aus feine blasse Ausläufer ausgehen, die, wie die ursprünglichen Nervenenden, nach kürzerem oder längerem Verlaufe einfach oder geteilt frei enden.



Textfig. 9.

Eine Nervenfasern aus der Schwanzflosse einer Kaulquappe, in der die Markbildung bereits begonnen hat und markhaltige *s* und marklose Fasern *b* aneinanderstoßen; *s'*, Segmente mit Mark, die den Kern der SCHWANN'Schen Scheide meist deutlich, doch nicht immer in der Mitte zeigen; *s*, Segmente, deren Markscheide kaum länger ist, als der Kern der SCHWANN'Schen Scheide; *f*, feinste blasse Endigungen (nackte Achsenzylinder) die von den RANVIERSchen Einschnürungen der andern Fasern ausgehen.

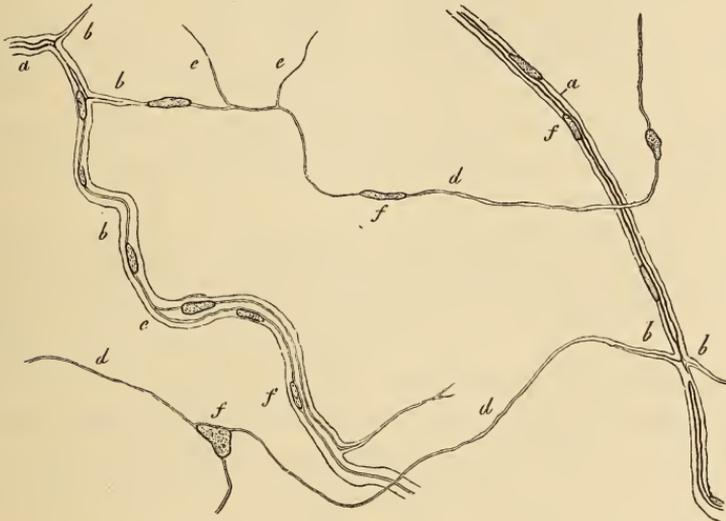
An solchen Ausläufern können dann in zweiter Linie SCHWANN'Sche Zellen auftreten und dieselben (siehe ROUGET, Archiv. de Physiologie 1875, Tom. XXXIII) zu langen kernhaltigen Fasern sich gestalten (Textfig. 10).

Diese Tatsachen beweisen besser als vieles andre, daß bei Amphibienlarven die sensiblen Nervenfasern ohne Beteiligung peripherer Zellen durch eignes selbständiges Wachstum sich bilden und auswachsen.

Ich bin daher der Meinung, daß bei den Amphibienlarven auch die sensiblen Fasern nicht aus peripheren Zellennetzen sich entwickeln, wie O. SCHULTZE annimmt, sondern alle ohne Ausnahme durch ein

allmähliches Hervorsprossen aus den Ganglien als ursprünglich einfache Fasern hervorgehen.

Seit dieses geschrieben wurde, ist nun auch eine neue Mitteilung von HARRISON erschienen (Bulletin des VI. internationalen Kongresses in Bern 1904, Nr. 6, und Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung des peripheren Nervensystems der Wirbeltiere, in Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn 1904, Sitz. vom 11. Juli 1904), welche noch bestimmter, als ich es vermochte, für die unabhängig von andern Elementen vor sich gehende



Textfig. 10.

Ein Teil der Verästelung sensibler Fasern aus dem Hautmuskel der Brust des Frosches, Linse VII, Ocul. I von HARTNACK. *a a*, dunkelrandige Fasern mit abstehernder zarter Scheide und Kernen *f* innerhalb derselben; *b b b*, blasse Fasern, die teils Fortsetzungen der dunkelrandigen Fasern sind, teils seitlich von denselben abgehen, die alle noch eine Scheide und einen blassen Inhalt (Achsenzylinder) besitzen. Bei *c* teilt sich der Achsenzylinder einer solchen Faser; *d d d*, marklose Endfasern mit Kernen *f*, an denen keine Scheide mehr zu erkennen ist und mit Teilungen.

Entwicklung der Nervenfasern von Ganglienzellen bei niederen Wirbeltieren sich ausspricht.

HARRISON hat an Embryonen von *Rana esculenta* von 2,7—3,0 mm Länge die dorsale Hälfte des Rückenmarks samt der Ganglienleiste entfernt. Nach verschiedenen langen Zwischenräumen bis zu 8 Tagen wurden die operierten Tiere getötet und an Quer- und Längsschnitten mikroskopisch untersucht. Die hierbei erhaltenen Ergebnisse, zu denen noch Beobachtungen an Tritonen dazu kommen, faßt HARRISON in folgenden Sätzen zusammen:

»1) Die Achsenzylinder der motorischen Nerven entwickeln sich

in normaler Weise auch bei Froschembryonen, bei welchen das Auftreten der SCHWANNschen Zellen durch das frühzeitige Herausschneiden der Ganglienleiste verhindert worden ist. Die Nerven bestehen in solchen Fällen aus nackten Fasern, die sich als solche bis in den ventralen Teil der Rumpf- und Schwanzmuskulatur verfolgen lassen.

2) Die sensiblen Nerven des Schwanzes bestehen bei Tritonlarven zunächst aus nackten, verzweigten Fasern, die von ihrem Ursprunge von den Hinterzellen und den Spinalganglienzellen bis zu ihrer Endigung keine SCHWANNschen Zellen aufweisen. Letztere treten hier erst auf, nachdem die Faser gebildet ist und rücken allmählich von dem Zentrum nach der Peripherie vor, wie aus dem Vergleiche verschiedener Stadien und auch aus direkter Beobachtung an den Flossen lebender Larven ersichtlich ist.

Bei dem Froschembryo treten die Zellen verhältnismäßig früh in den Flossennerven auf, so daß nur die peripheren Enden dieser Nerven frei bleiben.

3) Die ROHON-BEARDSchen Hinterzellen des Froschembryo entsenden frühzeitig Protoplasmafortsätze, die sich allmählich unter der Haut zu Nervenfasern ausdehnen. Das Ende der sich bildenden Nervenfasern besteht in einer Verdickung mit feinen, verästelten, pseudopodienartigen Fortsätzen. Die Nervenfasern sind zunächst einfach, später verzweigen sie sich und schließlich stoßen die Verzweigungen benachbarter Zellen zusammen, um einen Plexus zu bilden. Von Anfang bis Ende sind an diesen Nerven keine SCHWANNschen Zellen vorhanden.

Aus dem Obigen geht mit Sicherheit hervor, daß bei den Amphibien die Nervenfasern lediglich aus den Ganglienzellen hervorzunehmen. Es ist gänzlich ausgeschlossen, daß die SCHWANNschen Zellen etwas mit der Genese der Achsenzylinder und den peripheren Endverzweigungen derselben zu tun haben.«

Soweit HARRISON.

Über die Herkunft der SCHWANNschen Zellen herrschten bis jetzt zweierlei Ansichten. Die einen, zu denen auch ich gehörte, betrachteten dieselben als mesodermatische Bildungen, die andern, wie DOHRN, FRORIEP, HARRISON u. a., faßten sie als ektodermatische Elemente auf. Eine genaue Überlegung und neue Beobachtungen veranlassen mich nun mit Bezug auf die sensiblen Fasern entschieden für eine ektodermatische Herkunft dieser Elemente mich auszusprechen, indem es keinem Zweifel unterliegen kann, daß dieselben von den Spinal- und Kopfganglien abstammen.

Ist dem so, so wird es in hohem Grade wahrscheinlich, daß diese Elemente überall ektodermatische Bildungen sind, in welchem Falle für diejenigen der motorischen Fasern verschiedene Möglichkeiten sich ergeben.

Entweder könnten dieselben unmittelbar aus dem Rückenmark und Gehirn abstammen, wie DOHRN und NEAL meinen, oder aus den Spinalganglien und der Ganglienleiste, wie HARRISON annimmt. Bei den oben erwähnten operierten Froschlarven fanden sich in gewissen Gegenden des Körpers, namentlich im Schwanze, Spuren von Spinalganglien. Offenbar war hier die Ganglienleiste nicht vollständig entfernt worden. In diesen Fällen fanden sich einige SCHWANNsche Zellen an den sensiblen Nerven, aber ausschließlich an Nerven in der Nähe der Ganglienspuren.

Sonst sind die sensiblen Nerven frei von Zellen. Bei Tritonlarven von 10mm Länge findet sich nach HARRISON in der Schwanzflosse ein Nervenplexus, in dem die SCHWANNschen Zellen vollständig fehlen.

Die betreffenden Nerven sind nackte Fäden, die sich vielfach verzweigen und bis zum Flossenrande sich erstrecken. Diese Nerven stammen aus den Spinalganglien und den ROHON-BEARDSchen Hinterzellen.

Später treten dann die SCHWANNschen Zellen allmählich auf. Bei einer Larve fanden sich z. B. an fast allen Schwanznerven solche Zellen, aber meist an einem Nerven nur eine Zelle und diese ist sehr wenig vom Ganglion entfernt, während im Flossensaume selbst keine einzige Zelle vorhanden ist. An einem Nerven war die einzige SCHWANNsche Zelle noch in Berührung mit dem Ganglion und ließ sich der nackte Nerv bis zum Flossensaume verfolgen.

Bei älteren Tritonen sind SCHWANNsche Zellen in größerer Zahl vorhanden, liegen jedoch zunächst bloß an den proximalen Strecken, während die Enden sogar bis auf 1,5 mm zellenfrei bleiben, ein Beweis, daß diese Zellen erst allmählich sich nach der Peripherie bewegen, welche Wanderung HARRISON sogar an lebenden Larven beobachtet zu haben glaubt. In einem Falle sah er eine solche Zelle in einer halben Stunde um etwa 35μ sich fortbewegen, welche Verschiebung übrigens meiner Meinung zufolge auch durch Wachstum des Nerven vor sich gegangen sein könnte.

Im Froschlarvenschwanz weisen die sensiblen Nerven von Anfang an SCHWANNsche Zellen auf, so daß nur die peripheren Enden von denselben frei bleiben. Die ganz zahllosen Nerven dagegen, die sehr frühzeitig in der Flosse der Kaulquappe von den Hinterzellen

abstammend sich finden, haben keine SCHWANNschen Zellen und erhalten auch später keine solchen.

Alles zusammengenommen ergibt sich, daß die SCHWANNschen Zellen ein sehr variables Element sind. Jedenfalls aber können dieselben bei der Erzeugung des Achsenzylinders keine Rolle spielen (HARRISON).

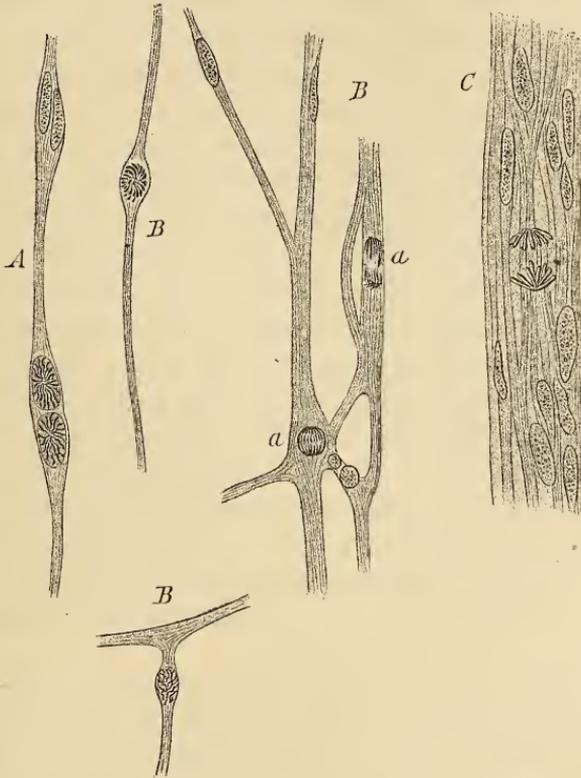
Ich möchte nun noch beifügen, daß mit Hinsicht auf die Entwicklung der SCHWANNschen Zellen aus den Spinalganglien Bilder, wie sie die Fig. 14 von *Necturus* und Fig. 13 von einem Schafembryo von 6 mm darstellen, sehr entschieden für die Möglichkeit sprechen, daß auch bei höheren Tieren Zellen der Ganglienanlagen zu SCHWANNschen Zellen der motorischen Wurzeln sich gestalten, doch möchte ich die Frage offen lassen, ob nicht in späteren Stadien auch mesodermatische Zellen zu Scheidenzellen von Nerven oder von Nervenfasern sich umbilden.

Ziehen wir zum Schluß das Endergebnis aus allem über die SCHWANNschen Zellen Bekannten, so ergibt sich folgendes:

Ich habe schon früher betont, daß ich jetzt der Meinung beipflichte, daß diese Elemente an sensiblen Fasern aus der Anlage der Ganglien entspringen, somit ektodermaler Natur seien. Ihre Entwicklung würde somit zentrifugal vor sich gehen und die Scheidenzellen in erster Linie in der Nähe der Ganglien auftreten und von da aus weiter sich vorschieben. Hierbei treten zahlreiche Mitosen an diesen Zellen auf, die ich schon vor Jahren durch Abbildungen versinnlicht habe (l. c. Taf. I, Fig. 4, Textfig. 11) und wird es so wahrscheinlich, daß dieselben, einmal auf die hervorsprossenden Axonen übergetreten, einzig und allein durch solche Teilungen sich vermehren und schließlich das ganze Zellengerüst liefern, welches die wachsende Nervenaustrittsstelle endgültig bekleidet.

Auch in den Stämmen gehen die in ihrem Innern auftretenden Scheidenzellen aus Mitosen oberflächlich gelegener Elemente hervor, wie die Textfig. 11 C lehrt, und erscheint es so als in hohem Grade wahrscheinlich, daß nur zwei Quellen an der Bildung der Scheidenzellen sich beteiligen, einmal gewisse Bestandteile der Ganglien und zweitens die Mitosen der auf den Nerven angelagerten Elemente. Für eine selbständige, vom Ektoderm unabhängige Anlagerung von Scheidenzellen aus dem Mesoderm, die ich früher annahm, vermag ich jetzt keine vollbeweisenden Tatsachen anzuführen, als die schon in meiner alten Arbeit besprochenen (l. c. S. 4—5), denen ich nicht mehr dieselbe Bedeutung zuschreiben kann, wie früher, da jetzt die

Entwicklung von Scheidenzellen aus den Ganglienanlagen sicher feststeht. Auf die Frage, ob die Scheidenzellen, welcher Name dem der SCHWANNschen Zellen vorzuziehen ist, als selbständige oder als verschmolzene Elemente anzusehen sind, gehe ich hier nicht ein, da dieselbe für die hier mich beschäftigenden Fragen keine größere Tragweite besitzt.



Textfig. 11.

Indirekte Teilungen der Kerne markloser Nerven von Amphibienlarven. Starke Vergr. A, von den Seitennerven eines Triton, dessen Schwanz 8,5 mm maß. B, Von *Rana esculenta*, a a, Mitosen. C, Von einer älteren Siredonlarve in einem stärkeren Nervenstämmchen.

Dagegen erlaube ich mir zu betonen, daß diese Elemente, wo sie sich finden, eine gewisse Bedeutung für die Ausbildung der Nervenfasern besitzen, in welcher Beziehung ich nichts Besseres tun kann, als die Erwägungen zu wiederholen, die ich vor Jahren aussprach (diese Zeitschrift, Bd. XLIII, S. 14): »Die Art und Weise, die Bildung des Markes anlangend, scheint mir folgende Hypothese für einmal die wahrscheinlichste zu sein. Ich betrachte die primitiven Nervenfasern als protoplasmatische Ausläufer von zentralen

Nervenzellen, in denen bald eine zentrale Faser als Anlage des Achsenzylinders von einem dünnen Protoplasmamantel sich scheidet. Im Laufe der Entwicklung werden diese beiden Teile dicker, wobei möglicherweise die Kerne der SCHWANNschen Scheiden eine Rolle spielen und unter dem Einfluß dieser Kerne wandelt sich dann die Protoplasmahülle durch Ablagerung von Fetten in das echte Nervenmark um. Die markhaltigen Fasern ohne SCHWANNsche Scheiden in den Zentralorganen lehren übrigens, daß die Bildung von Nervenmark auch für sich, unabhängig von andern Einwirkungen zustande kommen kann. Immerhin zeigt die Gliederung der mit Scheiden versehenen Fasern, daß diese und vor allem die Kerne derselben doch wohl nicht ohne Bedeutung für die Markbildung sind.«

Bei den motorischen und sensiblen Nervenendigungen ist nun noch ein Punkt zu besprechen, ob bei denselben nur freie Enden von Nervenfasern oder auch Anastomosen oder Netze vorhanden sind.

Daß in vielen Fällen der Anschein von Netzen sich findet ist sicher und habe ich selbst schon vor Jahren aus der Haut der Maus netzförmige Verbindungen der Endausbreitung der marklosen Nerven beschrieben (diese Zeitschr., Bd. VIII, 1856, Taf. XIV, Fig. 10).

Ähnliche Verhältnisse fand ich dann auch bei den Schwanznerven von Froschembryonen, im elektrischen Organe von *Torpedo* (mit MAX SCHULTZE und BALLOWITZ) und in der ganzen Mucosa des Tractus intestinalis von Fröschen, welchen Beobachtungen zahlreiche andre von verschiedenen Forschern sich anreihen (DOGIEL, RUFFINI, BETHE u. a.).

Nimmt man nun noch die Zentralorgane dazu, so finden sich in diesen nicht nur zahlreiche Fälle von reichen Verästelungen von Nervenfasern, sondern auch netzförmige Verbindungen derselben, wie an den zentripetalen Fasern der Hirnrinde, den zentrifugalen Bahnen aller Teile und vor allem an den Achsenzylindern vieler Nervenzellen II. Ordnung (Textfig. 2, 3).

Es fragt sich nun vor allem, ob Verbindungen von Ausläufern verschiedener Zellen irgendwo zu treffen sind, indem in diesem Falle die Lehre von der Selbständigkeit der Neuren oder Neuronen nicht aufrecht erhalten werden könnte. In dieser Beziehung ist folgendes zu bemerken. Bei den Nervenzellen II. Ordnung, deren Achsenzylinder so reich sich verästeln und auch häufig netzförmige Verbindungen zeigen, ist noch an keinem Orte eine Verbindung zweier Zellen nachgewiesen worden. Ganz dasselbe findet sich auch in gewissen andern Fällen, wie z. B. bei den zentralen Enden höherer

Sinnesnerven, wie beim Opticus und Olfactorius; ebenso ist auch bei den Nerven der äußeren Haut in vielen Fällen nur eine reiche Verästelung und keine Anastomosenbildung wahrzunehmen. Und wo scheinbar Netze sich finden, wie im elektrischen Organe, ist es unmöglich zu bestimmen, wie viel von einem solchen Netze auf Rechnung einer einzelnen Zelle kommt, wenn man bedenkt, wie ungemein zahlreich die Nervenfaserteilungen in diesem Organe sind.

Bei motorischen Endigungen sind überhaupt anastomosierende Fasern bei quergestreiften Muskeln äußerst selten und auch bei glatter Muskulatur nicht mit hinreichender Bestimmtheit nachgewiesen. Außerdem sind physiologische Versuche zu erwähnen, wie die von LANGLEY und ANDERSON, die ergeben haben, daß in der Iris und in der Haut trotz der vorhandenen Nervenplexus lokale Erregungen stets lokale Wirkungen erzeugen (Journ. of Physiol. Vol. XXXI. June 30, 1904).

In Erwägung aller dieser Verhältnisse habe ich die Überzeugung gewonnen, zu der auch RETZIUS gelangt ist, daß alle Nerven zuletzt frei auslaufen und daß die Netze, die dieselben in gewissen Fällen bilden, nicht auf Anastomosen der Achsenzylinder beruhen, sondern nur Plexus derselben darstellen.

Die einfachsten Nervensysteme der niederen Tiere lasse ich ganz aus der Betrachtung aus, indem ich mit andern die Überzeugung habe, daß wir über dieselben noch lange nicht hinreichend unterrichtet sind.

Alle bisherigen Schilderungen, die die Entwicklung der Nerven-elemente betreffen, lehren, daß die Annahme von Neuronen oder Neuren als Zelleinheiten gesichert dasteht; ich will nun noch die Einwürfe beleuchten, die von verschiedenen andern Seiten gegen dieselbe gemacht wurden. Von diesen Einwürfen erwähne ich:

1) die von BETHE bei seinen Versuchen über Nervendurchschneidungen gemachten Beobachtungen über eine selbständige, von den Zentren unabhängige autogene Entstehung von Nervenfasern.

2) Die Beobachtungen über das Vorkommen von motorischen Nervenfasern bei hirn- oder marklosen Mißbildungen.

3) Die Erfahrungen von BRAUS über die Entwicklung von Nervenfasern bei amputierten und verpflanzten Extremitäten von jungen Amphibien.

4) Die Ermittlungen von BETHE über die Nerven-elemente der Wirbeltiere, die beweisen sollen, daß die Neurofibrillen aller nervösen

Elemente zusammenhängen, und die Angaben von L. AUERBACH und HELD, die lehren, daß die Enden der Achsenzylinder mit dem inneren Fasersystem der Nervenzellen und Dendriten verbunden sind.

Hier könnte auch die Hypothese von NISSL erwähnt werden, daß das zentrale Grau von einem zusammenhängenden Netzwerk von Fäserchen gebildet werde.

So sehr ich nun auch NISSL hochhalte, dem wir so schöne Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen, über den Thalamus opticus (s. m. Gewebelehre VI. Aufl. II. S. 540 u. folg.) und andres mehr verdanken, so bin ich doch nicht imstande auf die erwähnte Hypothese einzugehen, da dieselbe auf gar keine direkten Beobachtungen sich stützt.

Es ist nun nicht meine Absicht ausführlicher auf diese verschiedenen Einwendungen einzugehen, um so weniger, als dieselben in CAJAL, v. LENHOSSÉK, LUGARO vorzügliche Besprechungen und Widerlegungen gefunden haben, in welcher Beziehung ich vor allem auf die ausführlichen neuesten Darlegungen und Kritiken von CAJAL¹ und LUGARO verweise².

1) Was nun in erster Linie die Erfahrungen von BETHE anlangt, der im peripheren Teil resezierter Nerven junger Tiere autogene Neubildung von Nervenfasern beobachtet haben will, so sind diese Versuche keineswegs voll beweisend. MÜNZER hat beobachtet, daß in solchen Fällen der zentrale Teil des resezierten Ischiadicus nicht frei zwischen den Muskeln sich erhält, sondern innig mit den umliegenden Geweben verwächst und daß von demselben aus zarte junge Nervenfasern ausgehen, die beide Teile verbinden.

Dasselbe beobachtete auch RAIMAN. LUGARO hat seinerseits bei ganz beweisenden Versuchen, — (es wurden bei jungen Hunden und Katzen alle Spinalganglien und alle Wurzeln der Lumbal- und Sacralnerven reseziert und eine Woche später auch der Ischiadicus durchschnitten und das zentrale Ende ausgerissen) — bei denen die

¹ Trabajos del Laboratorio de biología. Tom II. 1903. p. 102 und Tom III. 1903. Fasc. I.

² a) Sullo stato attuale della teoria del Neurone in Archivio di Anatomia e di Embryologia. Vol. III. Fasc. 2. 1904. p. 412—437. b) Recensioni delle opere di NISSL, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger 1903, di BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems 1903, di S. RAMÓN Y CAJAL, un metodo de coloración selectiva del reticulo protoplasmatico y sus efectos en los diversos organos nerviosos 1903, in Rivista di Patologia nervosa e mentale. Vol. IX. Fasc. 2. 1904. c) Recensioni in Rivista di Patol. nerv. e ment. Vol. IX. Fasc. 9. 1904.

ganze Extremität gelähmt und ohne reizbare Nerven war, in zwei Fällen keine autogen gebildeten Fasern gefunden (Rivista di Patologia 1904 S. 450).

Endlich haben J. N. LANGLEY und H. K. ANDERSON Versuche unternommen, die BETHES Ergebnissen direkt zuwiderlaufen (Journal of Physiology Vol. XXXI. No. 5. August 22, 1904). Wenn in ihren Experimenten das periphere Ende eine motorische Funktion zeigte, so ließ sich mehr oder weniger bestimmt eine Verbindung desselben mit Fasern nachweisen, die mit dem Zentrum in Verbindung standen.

Auffallend ist mir, daß BETHES Versuche an erwachsenen Tieren nicht gelingen, obschon bei diesen die Regeneration der Nerven von den Stämmen aus nach der Peripherie unzweifelhaft sehr leicht sich macht, indem die Nervenfasern vom zentralen Ende aus vorwachsen und in das periphere Ende eindringen. Alles in allem ist jedenfalls der Versuch von BETHE nicht so beweisend, wie er ihm erschienen ist.

2) Was die Beobachtungen über das Vorkommen von motorischen Nervenfasern bei hirn- und marklosen Mißbildungen betrifft, so begreife ich nicht, wie man auf solche Fälle irgend ein Gewicht legen konnte, da ja nicht bewiesen ist, daß in denselben nicht anfangs Hirn und Mark angelegt war und nur in späterer Zeit zugrunde ging.

3) Von ganz anderer Bedeutung sind die Versuche von BRAUS in der uns beschäftigenden Frage. BRAUS exstirpierte Frühanlagen von vorderen Extremitäten bei Unkenlarven und transplantierte sie neben die hinteren Gliedmaßenanlagen derselben Embryonen, worauf eine schnelle Einheilung und Weiterentwicklung der Extremität eintrat. Nach ungefähr 3 Wochen besitzt die angeheilte Extremität ein an Dicke und Verlauf wohlgebildetes Nervensystem, das auch Verbindungen mit den Nerven des Haupttieres, ähnlich einem Plexus brachialis zeigt. Aus dem Umstande nun, daß der fragliche Plexus an Dicke und Zahl seiner Achsenzylinder ganz außerordentlich zurücksteht gegenüber der Dicke und der Achsenzylinderzahl der Nerven der Extremität selbst, könnte man schließen, daß viele der Nerven der Extremität selbst autogen entstanden sind. Bei weiterer Überlegung erhebt sich die Frage, ob der fragliche Plexus früher größer und stärker war oder ob er nur eine Vorstufe eines später kräftigeren Plexus darstelle. Im ersteren Falle könnte die Hypothese von der Bildung der Nervenfasern der Extremität von

einzelnen Zellen aus zu Recht bestehen, im zweiten Falle dagegen nicht. BRAUS hat nun schon früher (Verh. d. Anat. Gesellsch. in Jena 1904. S. 53—66) die genannte Alternative geprüft und in keiner Vorstufe einen stärkeren Plexus gefunden, wie die Auswachsungshypothese einen solchen voraussetzt, dagegen gelang es ihm nachzuweisen, daß bei älteren Embryonen die Extremitätennerven sich fortentwickeln. Auch fand er von den Oberarmnerven aus schwache Reize auf die Handmuskeln der implantierten Extremität wirksam und sah auch kurz vor der Metamorphose spontane Bewegungen. Demnach sind die Nerven der Pfröpflinge wohl funktionierende Elemente und hält es BRAUS nach allem für ausgeschlossen, daß hier eine Bildung von Nervenfasern durch Auswachsen von Ganglienzellen stattgefunden habe.

Über die Art und Weise, wie die betreffenden Nervenfasern sich bilden, darüber enthält sich BRAUS jeder näheren Angabe.

Meiner Meinung nach sind die Experimente von BRAUS, so wichtig dieselben auch sind, für die Frage der Entwicklung der Nervenfasern keineswegs entscheidend, so lange nicht eine genaue mikroskopische Untersuchung des betreffenden Plexus vorliegt, über welche BRAUS vorläufig nicht zu verfügen scheint, da er gar keine Angaben über die Zahl der in denselben vorkommenden Fasern und deren Beziehungen zu den Nerven der implantierten Extremität macht. Unter diesen Umständen verdient eine Möglichkeit, die sich mir sofort aufdrängte, alle Beachtung, nämlich die, ob nicht in dem betreffenden Plexus zahlreiche Teilungen von Nervenfasern sich finden, infolge welcher der Unterschied in der Stärke der Nerven des Plexus und derjenigen der Extremitätennerven sich leicht erklären würde und die ganze BRAUSsche Deduktion mit Bezug auf die Neuronenlehre hinfällig würde.

Wenn man bedenkt, daß nicht nur in gewissen Fällen, wie bei den elektrischen Nerven von *Malapterurus*, in großen Stämmen, sondern viel häufiger in kleinen Stämmen zahlreiche Teilungen von Nervenfasern auftreten, so wird man meine Andeutung nicht unverständlich finden. In dieser Beziehung führe ich nicht nur die elektrischen Nerven von *Torpedo* an, sondern berufe mich ganz speziell auf Nerven von Amphibien. So finden sich hier in den Nerven des Brusthautmuskels des Frosches sehr zahlreiche Teilungen (Textfig. 12) in der Art, daß der Stamm des Nerven dieser Muskeln nach REICHERT nur 7—10, nach MAYS 20—22 Fasern enthält, die so häufig sich teilen, daß sie schließlich 200 Muskelfasern versorgen.

Wenn so etwas in dem Plexus von BRAUS sich fände, so würde seine ganze Ableitung hinfällig.

4) Ich gehe nun schließlich noch auf die Annahmen von BETHE¹ über, daß die intracellularen, von ihm zuerst bei den Wirbeltieren



Textfig. 12.

Einige Nervenstämmchen aus dem Brusthautmuskel eines mit Methylenblau injizierten Frosches mit dunklen Färbungen der Achsenzylinder, zum Teil auch des Markes, dunklen Querscheiben und Renflements biconiques an RANVIERSchen Einschnürungen mit Zwei—Fünfteilungen der Fasern. Nerven-segmente sehr kurz. Starke Vergr.

nachgewiesenen Neurofibrillen und die extracellularen Nervennetze miteinander in Verbindung stehen, was, wenn es sich als wahr ergäbe,

¹ SCHWALBE, Morphologische Arbeiten, Bd. VIII. Heft 1. 1898. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 55. 1900. S. 513—558. Taf. XXIX—XXXI.

der Neuronenlehre, die die Selbständigkeit der Neuronen in ihrem ganzen Verlaufe annimmt, den Todesstoß versetzen würde.

BETHE ist der Ansicht, daß die von GOLGI entdeckten und von ihm selbst mit dem Namen Golginetze bezeichneten Bildungen nervöser Natur seien, welche einerseits mit den intracellularen Fibrillen, anderseits mit den extracellularen nervösen Endverästelungen der Achsenzylinder anderer Neuronen zusammenhängen. — Es würde mich zu weit führen, wollte ich an diesem Orte auf die umfangreiche Literatur dieser Frage eingehen und begnüge ich mich auf die oben zitierten Arbeiten von CAJAL und LUGARO hinzuweisen und hier nur die Hauptergebnisse, zu denen diese Forscher gelangt sind, zu erwähnen.

1) Das Golginetz wird von GOLGI selbst¹, von DONAGGIO, CAJAL, LUGARO und HELD als nicht nervöser Natur angesehen und stellt, wie CAJAL annimmt, höchstwahrscheinlich, ebenso wie ein von BETHE nachgewiesenes, damit zusammenhängendes, in der grauen und weißen Substanz vorkommendes feines Maschennetz nichts als ein Gerinnungsprodukt einer eiweißartigen Substanz dar, welche nach dem Verfahren von BETHE auch als eine Gerinnung im Innern der Gefäße sich zeigt (CAJAL).

2) Eine Verbindung der Golginetze mit den Neurofibrillen im Innern der Zellen und in ihren Ausläufern ist in keiner Weise nachzuweisen (CAJAL).

3) Dagegen finden sich um viele Neuren Endigungen von Achsenzylindern anderer Neuren, die ohne Verbindungen miteinander einzugehen, entweder nur den Zellenkörper umgeben, oder auch an die Dendriten sich ansetzen und stets extracellular endigen. Von solchen Endigungen kennt man manche schon seit längerer Zeit, wie die der Korbfasern an den PURKINJESCHEN Zellen, die von HELD und mir (Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. II, S. 400), über die Zellen der Trapezfasern, ferner viele von RAMÓN beschriebene Endigungen. Andre sind erst in neuester Zeit von DONAGGIO², HELD³, AUERBACH⁴ und CAJAL⁵ an den Zellen des Markes vor allem gesehen und genauer beschrieben worden.

¹ *Intorno alla struttura delle cellule nervose.* Torino 1898.

² *Rivista sperimentale di Freniatria.* Vol. XXVII. 1901.

³ *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth.* 1897. II. Abh. Supplementband. III. Abh. Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße und zur Struktur der Sehzellen. Abh. der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften. Bd. XXIX. Nr. II. 1904.

⁴ *Neurolog. Zentralblatt.* 1898. Nr. 10.

⁵ *Trabajos del Laboratorio de investig. biologicas.* Tom II. 1903. p. 102 und Tom III. 1903. Fasc. I.

Von den Endfasern dieser Neuren behauptete früher AUERBACH mit aller Bestimmtheit (l. c.), daß nirgends ein ununterbrochener Übergang von Endigungen derselben und dem Protoplasma der betreffenden Neuren zu beobachten sei, während er jetzt (Anatom. Anzeiger, XXV, 1904, S. 4) seine frühere Darstellung aufgibt und die Axonenenden mit den von ihnen umgebenen Zellen in direkte Verbindung bringt!

Ohne eigne Erfahrungen über diese Verhältnisse zu besitzen, als die oben erwähnten von den PURKINJESCHEN Zellen und den Elementen des Trapezkernes, muß ich doch bekennen, daß mir die Abbildungen von AUERBACH (l. c. Fig. 1—4) sehr wenig beweisend erscheinen, ebenso wie seine früheren photographischen Darstellungen (Monatsschrift für Psychologie und Neurologie, 1899, Taf. II). Ebensovienig Vertrauen erwecken mir die neuesten Beschreibungen und Abbildungen von HELD (l. c.), so daß ich vorläufig keinen Grund habe, an der Behauptung CAJALS zu zweifeln, daß die Achsenzylinderenden den Nervenzellen und ihren Dendriten nur anliegen und nicht direkt in dieselben übergehen. Ob diese Achsenzylinderenden untereinander zusammenhängen und vielleicht mit Ausläufern ineinander übergehen oder nicht, scheint mir eine Frage von geringerer Bedeutung zu sein.

Die Hauptsache ist die, ob die einzelnen Neuronen als anatomische Einheiten aufzufassen sind, von denen jede ihren selbständigen Entwicklungsgang beschreibt und ob sie auch als physiologische Einheiten gelten können.

Nach dem, was ich oben dargelegt habe, entwickeln sich die einzelnen Neuronen in den Zentralorganen ganz unabhängig voneinander und sind anfänglich durch weite Zwischenräume voneinander getrennt. Erst nach Vollendung ihrer Entwicklung sind sie einander so nahe gekommen, daß an eine Verschmelzung gewisser Teile derselben gedacht werden könnte. Untersucht man nun in diesem Stadium ihre Beziehungen zum Körper, so ergibt sich mit Bestimmtheit, daß die einzelnen Neuronen funktionell selbständig dastehen.

Die zentrifugal wirkenden Neuronen zeigen ihre ganz bestimmten Beziehungen zu den einzelnen Muskeln und können sich nicht vertreten und dasselbe gilt von den zentripetalen Leitern, den sensiblen Neuronen. Wenn dem so ist, so gibt es keinen Grund für die Annahme, daß dies beim Gehirn in der sogenannten psychischen Sphäre anders sein sollte. Somit ist und bleibt die Hauptfrage die: Gehen die Neuronen aus einzelnen Zellen oder aus vielen solchen hervor?

Als Endergebnis meiner Darstellungen stelle ich folgende Sätze auf:

I. Allgemeines.

Hauptorgane des Nervensystems sind die Neuronen WALDEYER, Neurodendren ich, oder Neuren RAUBER. Dieselben stellen anatomische Einheiten dar, von denen jede aus einer Nerven- oder Ganglienzelle und einem Achsenzylinder (Axon) besteht, viele auch noch Protoplasmafortsätze oder Dendriten besitzen, welche beiden Teile ohne Beteiligung anderer Elemente unmittelbar aus der Ganglienzelle hervowachsen.

Diese Neuronen sind nicht nur in ihrer Entwicklung selbständige Bildungen, sondern erhalten sich auch später als solche, verschmelzen nicht miteinander und wirken nur durch Kontakt aufeinander.

Als Nebenorgane finden sich zweierlei Umhüllungsgebilde und zwar a) Scheidenzellen (sogenannte SCHWANNsche Zellen) um periphere Ganglienzellen und Nervenfasern herum und b) Gliazellen im zentralen Nervensystem, ohne besondere Beziehungen zu den nervösen Elementen.

II. Besonderes.

Die Neuronen zerfallen in zwei Gruppen, in solche, die einzig und allein im zentralen Nervensystem sich finden und in andre, die auch am peripheren Nervensystem sich beteiligen.

A. Elemente des zentralen Nervensystems.

Alle zentralen Neuronen besitzen Achsenzylinder und Dendriten, und zerfallen in solche I. Ordnung mit langen Achsenzylindern und solche II. Ordnung mit kurzen Axonen.

1) Neuronen mit langen Achsenzylindern finden sich in allen zentripetal leitenden Bahnen vom Hirn und Mark, wie z. B. in der Schleifenbahn, der Kleinhirnseitenstrangbahn, den Hirnstiel-, Kleinhirn- und Großhirnbahnen, den Bahnen der höheren Sinnesorgane; ferner in den zentrifugalen Bahnen der Pyramiden, des Balkens, der verschiedenen kleinen Commissuren.

Alle Axonen dieser Bahnen besitzen einen Belag von Nervenmark, zeigen jedoch keine RANVIERSchen Einschnürungen und keine Scheidenzellen, wohl aber treten später Gliazellen in deren Nähe auf, zeigen jedoch niemals besondere Beziehungen zu den einzelnen Achsenzylindern.

2) Neuronen mit kurzen Axonen scheinen ebenfalls in der Mehrzahl Nervenmark zu entwickeln, ohne daß Gliazellen eine be-

sondere Stellung zu den Axonen darböten. In gewissen Fällen bleiben die Achsenzylinder der GOLGISchen Zellen II. Ordnung während ihres ganzen Lebens nackt ohne Markhülle, wie bei den kleinen Körnerzellen des Cerebellum und bei den Zellen der Fascia dentata der Ammonshörner, welche die Moosfasern abgeben.

B. Elemente des peripheren Nervensystems.

a) Zentripetale Bahnen.

Diese Nervenfasern entspringen von den Zellen der Ganglien der Kopf- und Rückenmarksnerven und des Sympathicus. Die erstgenannten wachsen in erster Linie zentral- und peripherwärts aus, während dieselben zugleich von dem zweiten Bestandteil der Ganglionanlage, den ektodermalen Scheiden derselben, umgeben werden und so ihre Scheidenzellen erhalten. An dem peripheren Axon entwickeln sich diese Zellen nach und nach bis auf die letzten Endigungen derselben, wodurch diese Enden scheinbar wie von anastomosierenden sternförmigen Zellen gebildet erscheinen, ohne etwas anders zu sein, als reich verästelte und auch anastomosierende Achsenzylinder mit sie umhüllenden kernhaltigen Scheiden.

In letzter Linie erhalten diese Achsenzylinder Nervenmark, wobei RANVIERSche Einschnürungen sich ausbilden. Auch die zentral verlaufenden Axonen der Ganglienzellen erhalten Scheidenzellen, jedoch nur bis zu ihrem Eintritte in das Rückenmark oder Gehirn, dagegen ist der zum Teil sehr lange Verlauf derselben im Zentralorgane frei von solchen Hüllen. Und doch entwickeln auch diese Axonen Nervenmark, jedoch ohne RANVIERSche Einschnürungen, was deutlich beweist, daß die Markbildung ganz unabhängig von den Scheidenzellen vor sich geht.

Bei den sympathischen Ganglien zeigt die Entwicklung der Axonen dieselben Verhältnisse wie bei den cerebrospinalen Ganglien und besitzen hier alle Axonen, die markhaltig werden, Scheidenzellen.

b) Zentrifugale Bahnen und Elemente.

Die motorischen Fasern entspringen von bestimmten Nervenzellen des Markes und Gehirns und entwickeln ihre Axonen selbständig ohne Beteiligung anderer Elemente. Anfänglich nur an der Oberfläche ihrer Bündel von Scheidenzellen umgeben, entwickeln dieselben später solche auch in ihrem Innern. Die Herkunft der oberflächlichen und der tieferen Scheidenzellen der motorischen Fasern ist noch nicht genau festgestellt. Sicher ist so viel, daß diese Elemente bei

den motorischen Fasern ebenso sich verhalten, wie bei den sensiblen, was ihre Bedeutung für die Bildung der RANVIERSchen Glieder betrifft und darf daher wohl als wahrscheinlich angenommen werden, daß auch hier Elemente der primitiven ektodermalen Nervenanlage eine Rolle spielen.

Die motorischen Nervenfasern enden an den Muskeln wesentlich in derselben Weise, wie die sensiblen beginnen, und finden sich auch hier in gewissen Fällen scheinbare Zellnetze und zum Teil netzförmige Anordnungen der feinsten Axonen (elektrische Organe).

Zum Schlusse noch die Bemerkung, daß meine Auseinandersetzung sich nur auf die Wirbeltiere bezieht und die Wirbellosen gänzlich außer Augen läßt.

Meiner Ansicht zufolge ist kein Grund vorhanden für die Annahme, daß der feinere Bau des Nervensystems bei allen Geschöpfen derselbe sei und werden noch zahlreiche Untersuchungen nötig sein, um über die allmähliche Entwicklung dieses Systems Klarheit zu gewinnen.

Würzburg, den 18. Dezember 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—IV.

Fig. 1. Der Ramus ophthalmicus superficialis des Facialis im Querschnitte der Fig. 24 von *Acanthias* mit drei oberflächlichen Kernen und zwei im Innern gelegenen, die zu Scheidenzellen gehören. 540/1.

Fig. 2. Querschnitt des Nervus trochlearis eines Rindsembryo von 15 mm mit einer kernhaltigen Hülle. 520/1.

Fig. 3. Querschnitt desselben Nerven von einem Rindsembryo von 4 cm. 520/1. Die Hülle ist mächtiger und dringt an einer Stelle in das Innere des Nerven hinein. Der Nerv ist 0,060—0,079 mm breit und 0,048 mm dick und besteht aus gleichmäßig feinen Fasern und einer Zwischensubstanz, die wahrscheinlich für jedes Fäserchen eine Hülle bildet.

Fig. 4. Querschnitt einiger Bündel eines sensiblen Quintusastes eines Rindsembryo von 15 mm. 350/1. Kernhaltige Scheide der Nervenfaserbündel nur oberflächlich.

Fig. 5. Querschnitt zweier Nervenstämmchen eines Hühnerembryo von 10 Tagen. 370/1. Das Innere der Stämmchen enthält schon sehr viele Kerne von Zellen, die von der Hülle aus hineinwachsen und später zu Scheidenzellen sich gestalten.

Fig. 6. Austrittsstelle einer motorischen Wurzel aus dem Marke eines Rindsembryo von 15 mm. 300/1. Die weiße Substanz des Markes besteht aus feinen Achsenzylindern und enthält nur ganz vereinzelt Gliazellen. Die Wurzeln sind im Innern des Markes ohne kernhaltige Scheiden, erhalten aber solche so-

fort, nachdem sie das Mark verlassen haben. Vom Ganglion spinale und der sensiblen Wurzel sind Teile zu sehen.

Fig. 7. Die motorische Wurzel desselben Embryo. 400/1. Verhalten wie in Fig. 6. Kommissurenfasern deutlich. Weiße Substanz des Markes ohne Gliazellen.

Fig. 8. Einstrahlung einer sensiblen Wurzel in das Mark eines Hühnchens von 10 Tagen. 370/1. Die Kerne an den sensiblen Fasern außerhalb des Markes gehören zum Teil Ganglienzellen an, vielleicht auch Scheidenzellen. Weiße Substanz fast ohne Gliazellen.

Fig. 9. Segment des Markes eines Hühnchens von 15 Tagen mit einem Teile des motorischen Vorderhornkernes und seinen Achsenzylindern, die in die Wurzel eintreten. Weiße Substanz mit vielen Gliazellen. Motorische Wurzel mit vielen Kernen von Scheidenzellen. 300/1.

Fig. 10. Ursprung einer motorischen Wurzel aus dem Marke eines Hühnchens vom 4. Tage. 350/1. Es ist außer dem Marke auch ein Teil des Spinalganglions dargestellt. Das Mark hat noch keine weiße Substanz und entsendet aus seinem ventralen Ende ein Bündel feiner Fasern, denen sich sofort reihenweise gestellte Kerne anschließen, die Scheidenzellen angehören und im weiteren Verlaufe ganz schwinden. Einer dieser Kerne zeigt eine Mitose und ebensolche werden auch im Spinalganglion wahrgenommen. Viele in dem umliegenden Mesodermgewebe liegende Zellen stimmen ganz mit den um die nervösen Teile liegenden überein, andre mit denen des Ganglion, aus welchen eine deutliche bipolare Zelle entspringt.

Fig. 11. Teil eines longitudinalen Frontalschnittes des Markes und einer austretenden motorischen Wurzel eines Schafembryo von 16 mm. 350/1. Die einzelnen Wurzelbündel bestehen aus kernfreien Fasern, die, aus dem Marke als solche ausgetreten, weiterziehen und von Zellen begleitet werden, die zum Teil Scheidenzellen darstellen.

Fig. 12. Von einem Schafembryo von 13 mm ein Teil des Markes mit dem Kern des Vorderhorns, dem Ganglion spinale und beiden Wurzeln, sowie dem ventralen Nervenstamme, der in der Gegend der Anlage der vorderen Extremität fein ausläuft. 100/1. In der motorischen Wurzel zwei Kernreihen zwischen ihren Bündeln und weiter im gemeinsamen Stamme eine größere Zahl von Kernen, während solche im weiteren Verlaufe nur an der Oberfläche sich finden.

Fig. 13. Ein Teil des Markes und eines Urwirbels eines Schafembryo von 6 mm. Zwischen beiden die motorische Wurzel und ein Teil des Ganglion spinale. 300/1. Die motorische Wurzel tritt mit sieben kernlosen Fasern oder Faserbündelchen aus dem Marke heraus und verliert sich in einer Ansammlung von Kernen an der ventralen Seite des Ganglion, die bis gegen die Muskelplatte sich erstreckt, ohne daß sich nachweisen läßt, was aus den motorischen Fäserchen wird. Auffallend sind die größeren Kerne in diesem Gewebzuge, die vielleicht auf Mitosen sich beziehen.

Fig. 14. Rückenmarkshälfte, Spinalganglion und motorische Wurzel von *Necturus*. 330/1. Sehr auffallend ist die ganz kernfreie motorische Wurzel mit ihrem sehr deutlichen Belage von Scheidenkernen, welche mit den Kernen des Ganglion in allen Beziehungen übereinstimmen. Unterhalb des Markes der Umriss der sehr großen Chorda.

Fig. 15. Hälfte eines Frontalschnittes durch das große Hirn eines Rindes von 4 cm. 12/1. Im Innern der Basalteile von Seh- und Streifenhügel erkennt man eine starke nach oben und außen ausstrahlende Fasermasse, die wesentlich aus gliafreien Nervenbündeln besteht, von welchen die

Fig. 16 bei 300/1 ein Bündel deutlich zur Anschauung bringt.

Fig. 17. Querschnitt des Ganglion Nervi vagi eines Rindes von 15 mm. 260/1.

Fig. 18. Ein Teil eines solchen Ganglion. 520/1. In beiden Zeichnungen bilden die Ganglienzellen kompakte Haufen und zeigen keine Kerne zwischen sich, wie solche um die Bündel von Nervenfasern zwischen den Zellen in reichlicher Menge sich finden und Vorläufer der Scheiden darstellen.

Fig. 19. Aus dem Ganglion Nervi vagi eines Rindes von 4 cm. 520/1. Hier sind auch um die einzelnen Ganglienzellen und um Gruppen von solchen Scheidenzellen vorhanden.

Fig. 20. Der ventrale Teil eines Spinalganglion eines Hühnchens von 10 Tagen mit dem anliegenden Abschnitte eines sympathischen Ganglion. 370/1. In dem ersteren sind die Scheidenzellen um die einzelnen Ganglienzellen sehr deutlich, während solche im sympathischen Ganglion fast ganz fehlen. In diesem sind auch die Zellkörper der Ganglienzellen wenig ausgeprägt, dagegen deutlich im Spinalganglion. In beiden Ganglien Mitosen.

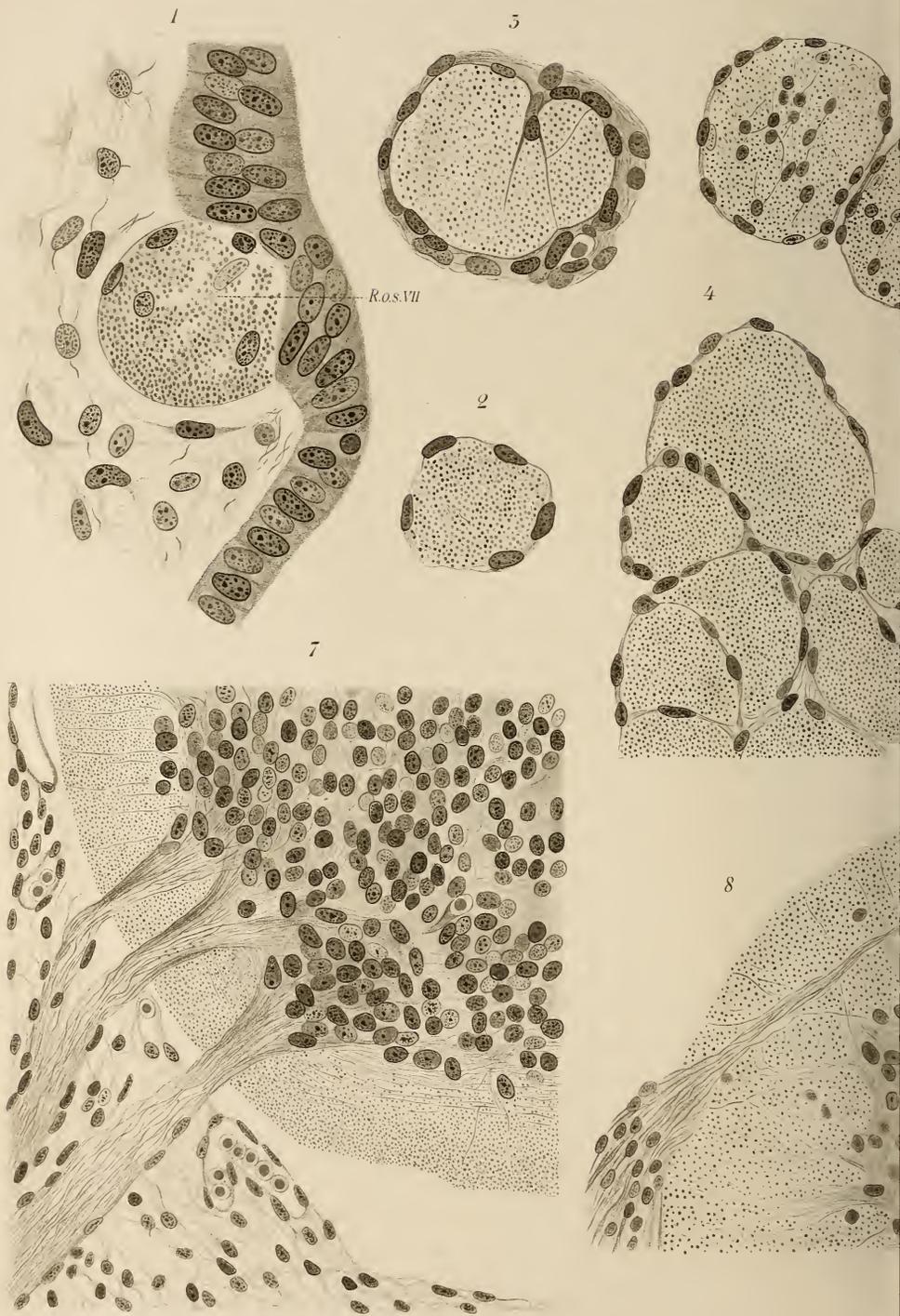
Fig. 21. Ein Teil des Hinterhirns eines Rindsembryo von 15 mm. 80/1. *E*, Begrenzung der Höhle des Hinterhirns; *Igr*, innere graue Substanz mit vielen Gefäßen; *Agr*, äußere graue Substanz mit einer oberflächlichen Lage von Nervenfasern und innern Nervenbündeln des Acusticus; *Tv*, Tunica vascularis; *N*, drei Bündel des Acusticus quer getroffen mit kernhaltigen Scheiden; *G VIII*, Ganglion des Acusticus; *Va*, ein Teil der medialen Wand der Gehörblase.

Fig. 22. Ein Teil der Oberfläche des Hinterhirns eines ähnlichen Schnittes. 300/1. *N*, zwei Acusticusbündel im Querschnitte mit kernhaltiger Scheide; *N¹*, ein solches Bündel halb im Hinterhirn drin, halb frei ohne kernhaltige Scheide; *N²*, Acusticusbündel ganz in der oberflächlichen weißen Lage des Hinterhirns, ganz ohne Hülle; *N_f*, Teile von solchen Acusticusbündeln in der Längensicht. Die Kerne um diese Bündel gehören in ihrer Mehrzahl der Neuroglia an und finden sich zwischen denselben feinsten Achsenzylindern quer und schief getroffen.

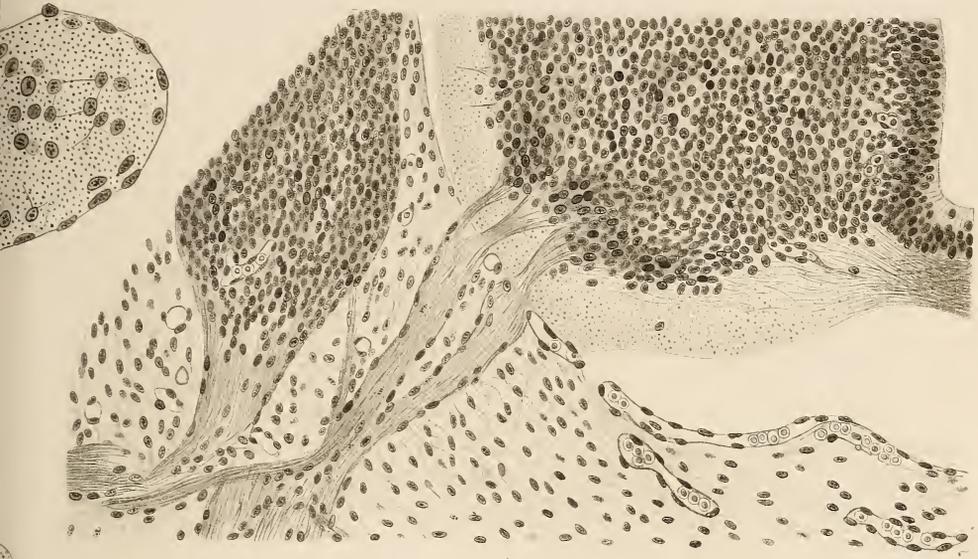
Fig. 23. Zwei Bündel von marklosen Acusticusfasern der Fig. 21. 350/1. Zwischen und um dieselben Gliazellen und an gewissen Stellen Querschnitte von feinsten Achsenzylindern.

Fig. 24. Teil eines Querschnittes des Kopfes eines *Acanthias*-Embryo aus der Gegend des Auges und des verlängerten Markes. 60/1. Die Figur zeigt den Augenbecher mit der Linse und den hintersten Teil des Zwischenhirns. Zwischen beiden die Prämandibularhöhle *Pr.M* mit einem Venensinus dorsal von derselben. Der Nervus oculomotorius *III* liegt zwischen dem Auge und der genannten Höhle, der Trochlearis *IV* hinter derselben. Außerdem sind noch sichtbar der Ramus ophthalmicus superficialis Nervi facialis im Querschnitte *R.s.s. VII*.

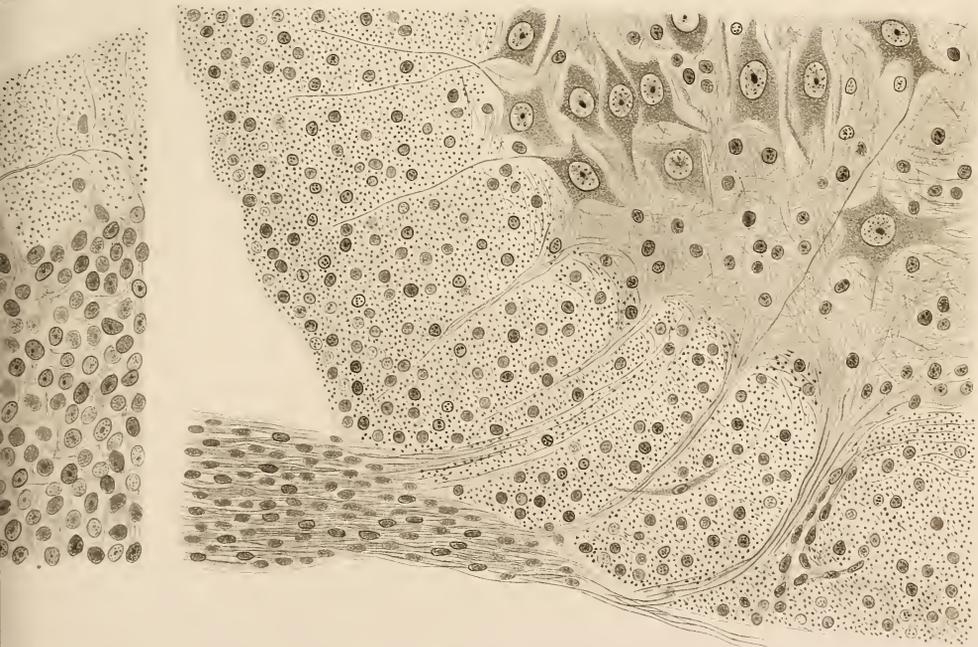
Die Präparate von *Acanthias* waren in Sublimat und Pikrinsäure erhärtet und in Eosin und Hämatoxylin gefärbt; die andern alle in Zenker erhärtet und ebenso gefärbt.

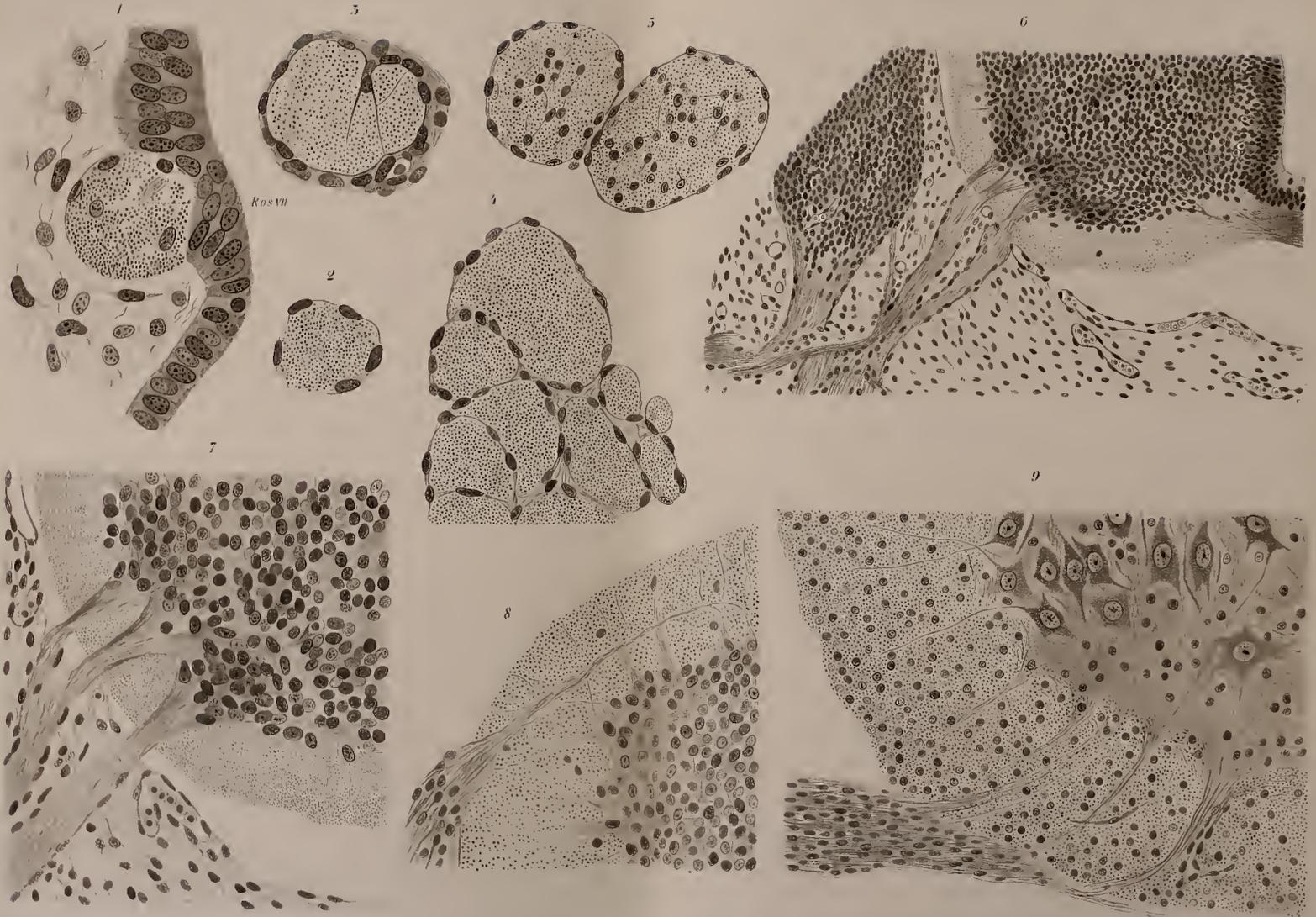


6



9

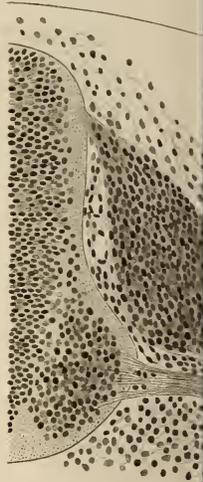
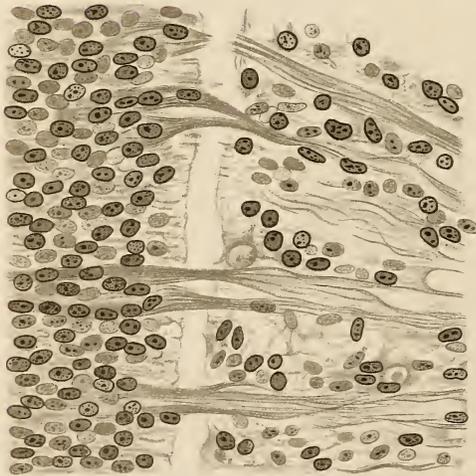




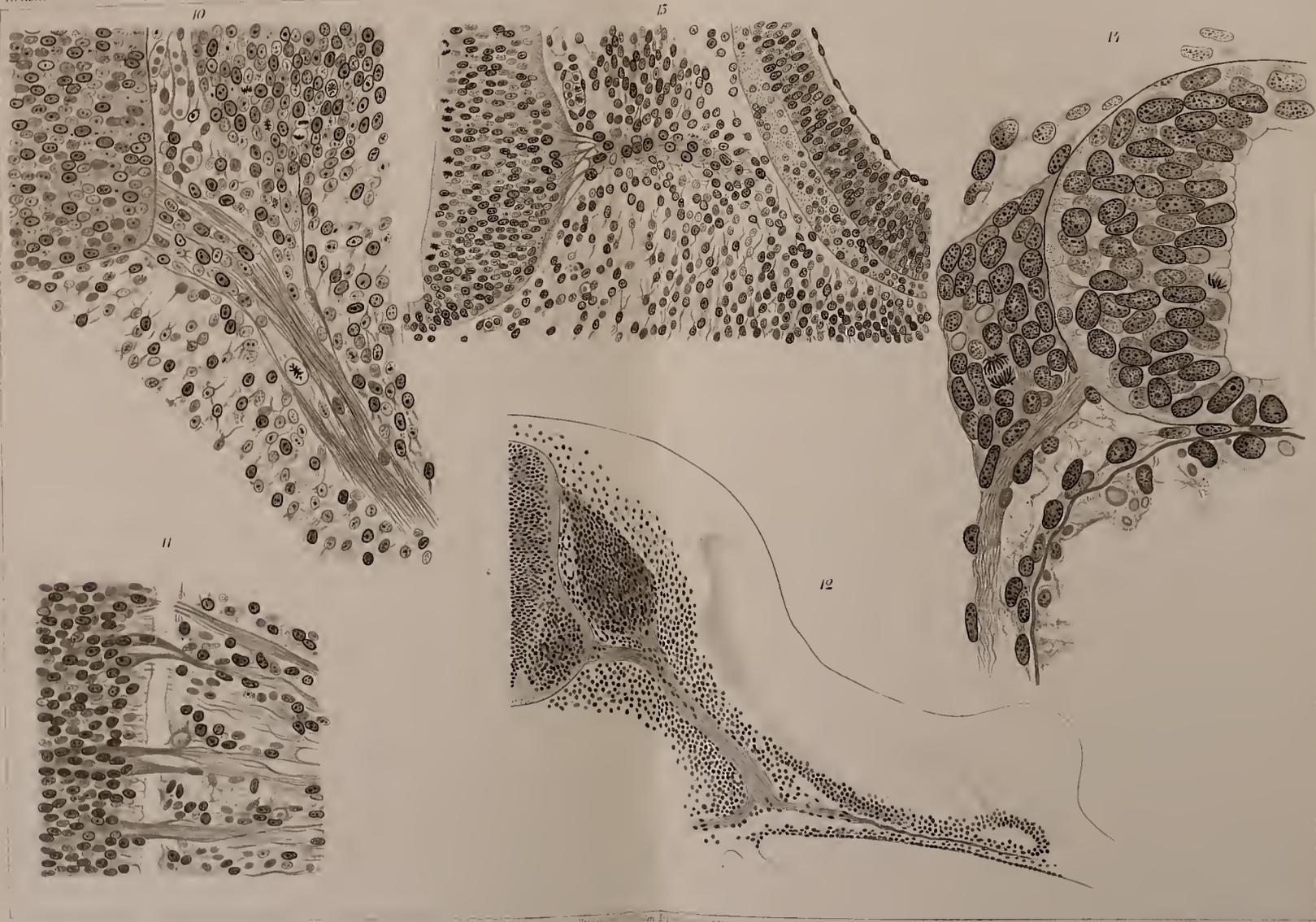
10



11



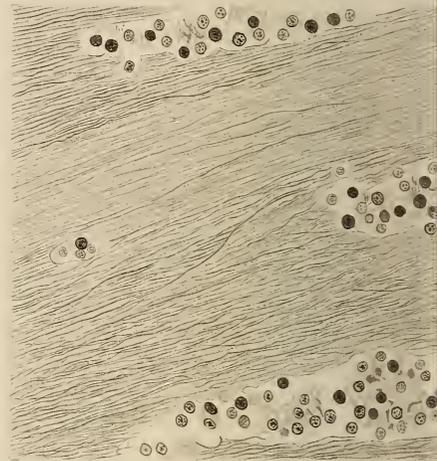




15

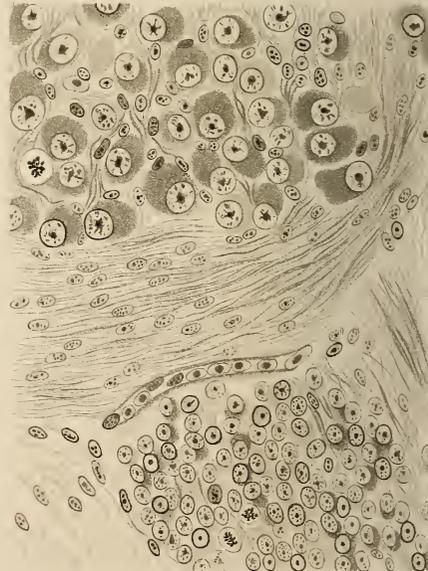
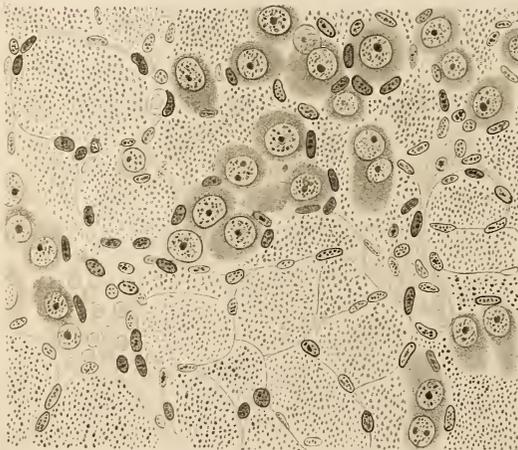


16

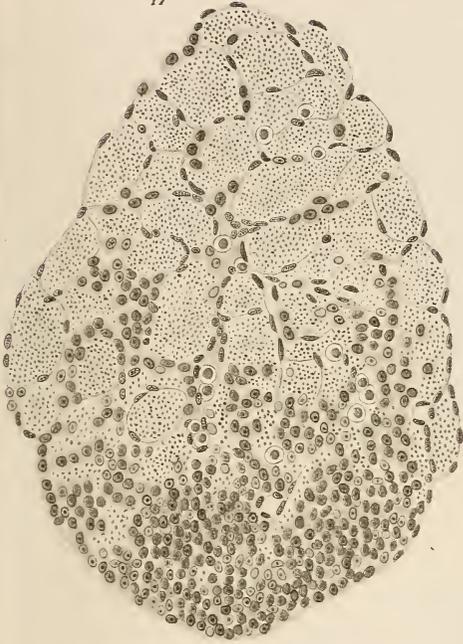


20

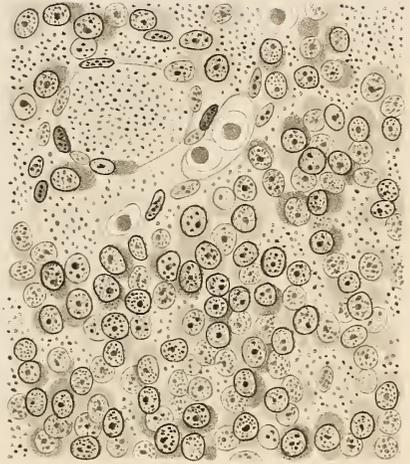
19



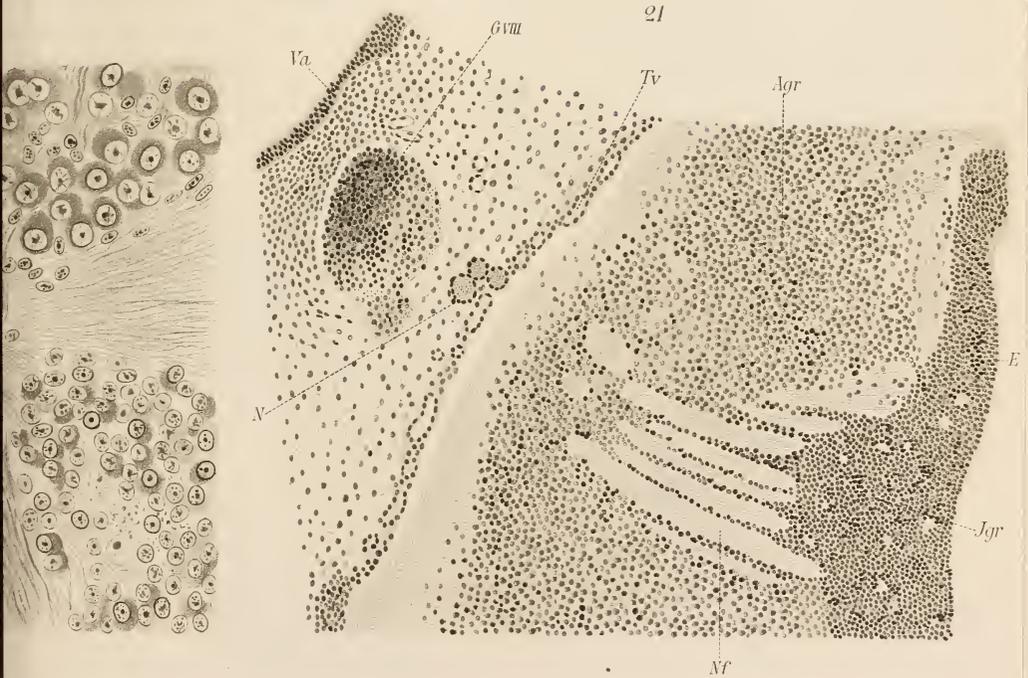
17

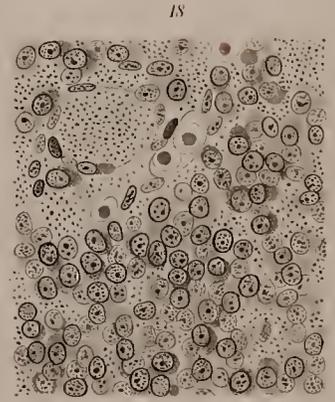
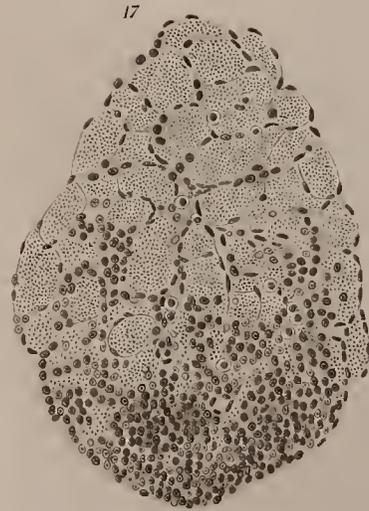
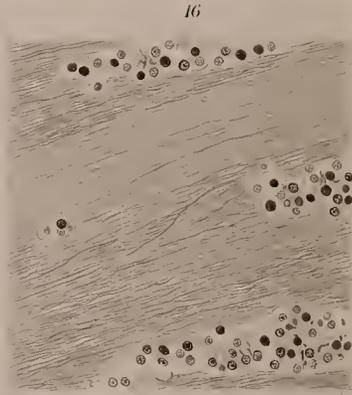


18

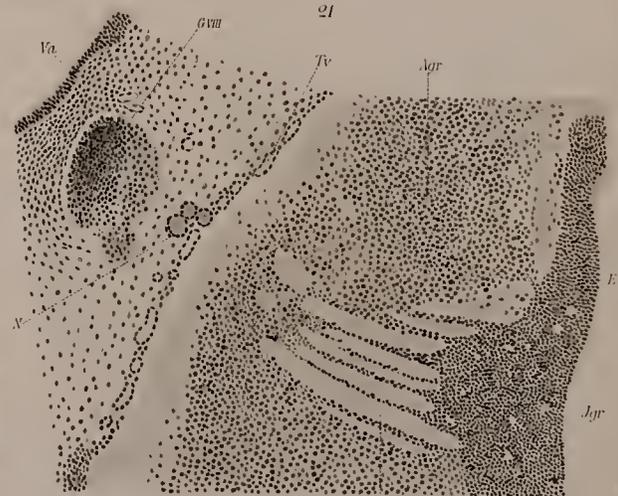
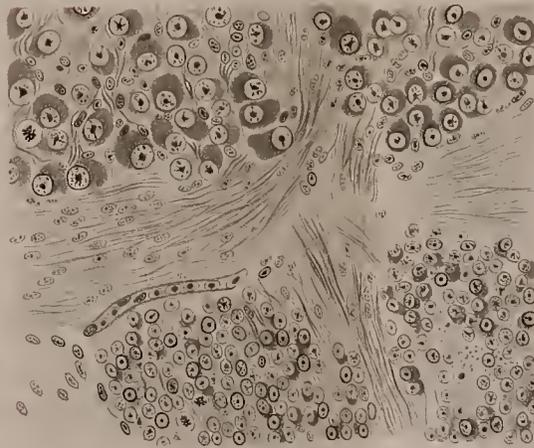
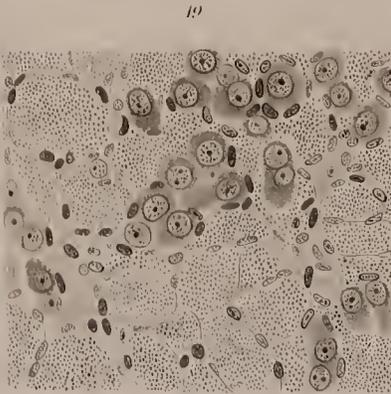


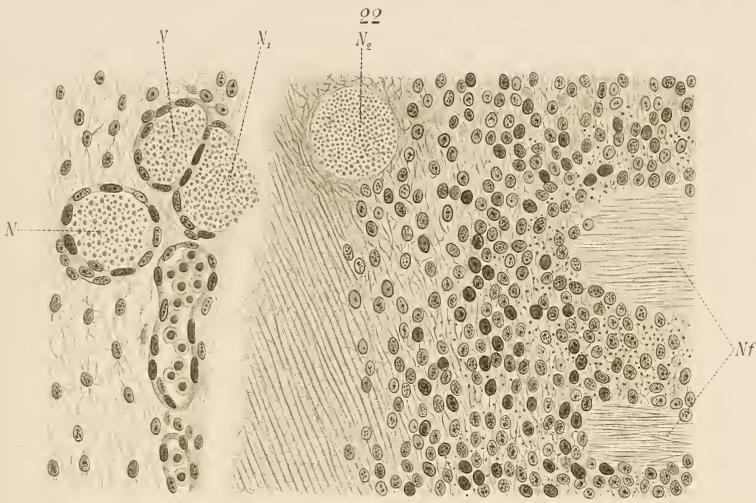
21



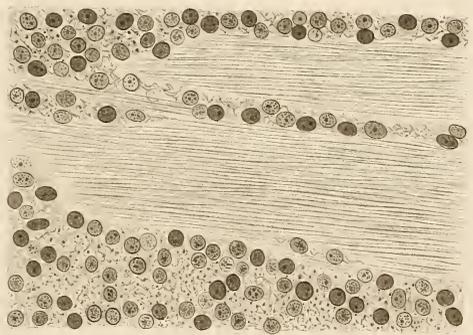


20

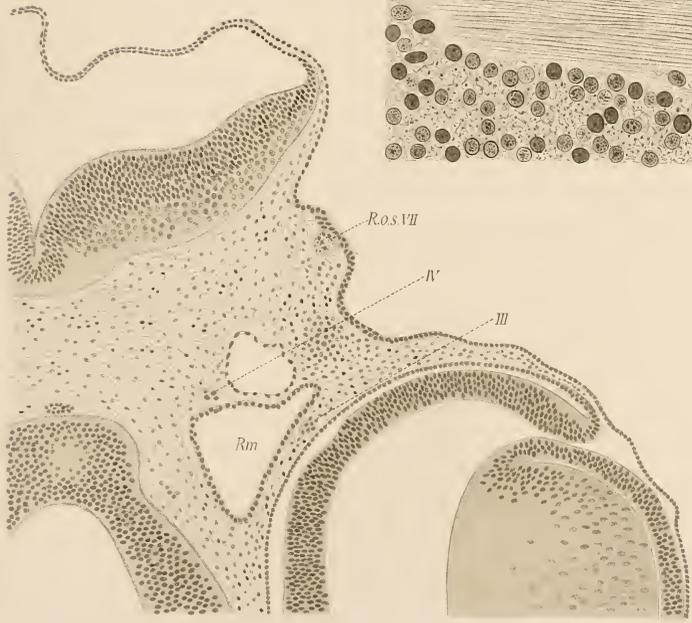




23



24



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [82](#)

Autor(en)/Author(s): Kölliker Albert von

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Elemente des Nervensystems 1-38](#)