V. Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems.

Von W. Waldeyer.

(Schluss aus No. 49.)

Zusammenfassung und physiologische Bemerkungen.

Aus den mitgetheilten Befunden lassen sich nachstehende Hauptsätze ableiten:

I. Die Axencylinder sämtlicher Nervenfasern (motorische, secretorische, sensible und sensorische, centrifugal oder centripetal leitende) haben sich als **direkt von Zellen** ausgehend erwiesen. Ein Zusammenhang mit einem Fasernetzwerke, bezw. ein Ursprung aus einem solchen findet nicht statt.

Beispiele sind im vorhin Erörterten gegeben worden:

- a) die motorischen Wurzelfasern,
- b) die centrifugal leitenden Pyramidenbahnen,
- c) die von den Purkyne'schen Zellen abstammenden Fasern (Golgi, Ramón, Kölliker II. cc.),
- d) die centripetalen sensiblen Fasern erster Ordnung (Zusammenhang mit den Zellen der Spinalganglien),
- e) die centripetalen Bahnen zweiter Ordnung, welche vom Rückenmark zum Gehirn anwärts leiten, z. B. Kleinhirnseitenstrangbahn — hier sind die Ursprungszellen die der Stilling-Clarke'schen Säulen — Vorderstranggrundbündel, Seitenstrangrestbahn — hier sind es die betreffenden Strangzellen S. Ramón y Cajal's,
- f) die sensorischen Bahnen erster Ordnung in den Sinnesorganen, wie: α) Ursprung der Fila olfactoria aus den Riechzellen. β) Die Verhältnisse in der Netzhaut bedürfen noch weiterer Aufklärung, obwohl wir auch dort keinen Fasernsprung anders als von Zellen kennen gelernt haben (vergl. den Zusammenhang der Opticusfasern mit den Ganglienzellen der Ganglienschicht, welcher von Corti und Kölliker nachgewiesen wurde). γ) Die Verbindung der Fasern des Nerv. cochleae mit den bipolaren Zellen des Ganglion spirale cochleae (Corti); hier muss auch, wenn man den Ursprung der Fila olfactoria aus Sinneszellen anführen will, der Ursprung der Ampullen- und Vorhofsnervenfasern aus den Haarzellen der Maculae acusticae (s. Retzins, über die peripherische Endigungsweise des Gehörnerven. Biol. Unters. I 1881 p. 51, Tafel VI) gezählt werden, wie ich es (1872 Stricker's Handbuch der Gewebelehre, Fig. 33,5 B) auch für die inneren Haarzellen des Corti'schen Organes fand. δ) Die Verbindung der Schmeckzellen mit den Schmeckfasern, eine Ver-

bindung, welche bereits die Entdecker der Schmeckzellen, Lovén und Schwalbe (s. Arch. f. mikroskopische Anat. Bd. IV 1868 p. 96 und p. 154), als sehr wahrscheinlich bezeichneten. Dieselbe darf wohl nunmehr nach den Untersuchungen von Fnsari und Panasci¹⁾ als gesichert angesehen werden.

II. Alle diese Nervenfasern enden frei, mit „Endbäumchen“ (Kölliker), ohne Netz- oder Anastomosensbildung.

Beispiele: die Endbäumchen der motorischen Fasern in den Muskelfasern, die Endbäumchen der Pyramidenfasern im Rückenmark, die Endigungen der sensiblen Fasern an der Peripherie (freie Nervenenden in der Cornea, freie Nervenenden in den Terminalkörperchen der Haut — Schwalbe, G. Retzins n. a. — die frei liegende Tastscheibe der Grandry'schen Körperchen) sowohl wie in den Centralorganen (Endbäumchen der sensiblen Collateralen). Die Uebertragungen finden also nicht per continuitatem, sondern höchstens per contiguitatem durch Berührung oder auch durch Ausstrahlung von einem freien Ende auf das andere, wie man wohl sagen könnte, statt, z. B. in den Glomerni olfactorii, wo, wie wir sahen, zwei Endbäumchen gegen einander gerichtet sind, oder auch von Endbäumchen zu Zellen, wie von den Endbäumchen der Pyramidenfasern oder der sensiblen Collateralen zu den motorischen Zellen der Vorderhörner, oder von den die Purkyne'schen Zellen umspinnenden Faserkörben zu diesen Zellen (Kölliker).

Für die sensiblen Nerven bestehen bezüglich der Sätze 1 und 2 aber noch gewisse Schwierigkeiten, wenn man in eine genauere Bestimmung der Begriffe „Ursprung“ und „Ende“ eines Nerven eingehen will. Man kann hierbei drei bestimmende Momente walten lassen: a) das physiologische, b) das topographisch-anatomische, c) das genetische. Physiologisch ist Ursprung eines Nerven offenbar diejenige Stelle, von der der sich im Nerven normaler Weise abspielende Leitungsvorgang seinen Anfang nimmt, Ende diejenige Stelle, wo er, dieser Richtung nachgehend, anhört. Die topographische wie die descriptive Anatomie verlegt den Ursprung in die Centralorgane, das Ende an die Peripherie. Genetisch ist der Ort, von wo her eine Nervenfasern sich entwickelt, der Ursprung, die Stelle, wo sie bei ihrer Weiterentwicklung stehen bleibt, ihr Ende. Für die motorischen und psychomotorischen Fasern ist nun alles einfach und klar, da hier alle drei Momente zusammenstimmen.

Lässt man das Gesagte für die Bestimmung des Ursprunges der sensiblen Fasern gelten, so liegen hier grosse Verschiedenheiten vor, denn die sensorischen Fasern scheinen dann physiologisch alle peripherische Ursprungszellen zu haben, während die gewöhnlichen sensiblen Fasern, z. B. die der Cornea und die anderer Schleimhäute, die des Tast- und Temperatursinnes physiologisch mit freien Faseransätzen entspringen, mit solchen (Endbäumchen) auch im Gehirn und Rückenmark enden, während sie an einer bestimmten Stelle ihres Verlaufes in Verbindung mit einer eingeschobenen Zelle, der Spinalganglionzelle, stehen, die sich embryologisch und anatomisch aber wie eine Ursprungszelle verhält. Für die Strecke von der Körperperipherie bis zur Spinalganglionzelle stimmt also die physiologische Leitung nicht mit der embryologischen Wachstumsrichtung und den anatomischen Lagerungsverhältnissen überein, während z. B. Physiologie und Embryologie wieder stimmen für die Strecke zwischen dem Spinalganglion und der grauen Rückenmarkssubstanz, sowie für die Bahnen zweiter Ordnung (s. unter I e). Die Anatomie stimmt hier wieder nicht. Anatomie und Embryologie stimmen endlich zusammen für die psychosensorischen Zellen, stehen aber für den in Rede befindlichen Punkt in Widerspruch mit der physiologischen Leitung.

Auf diese Dinge muss bei allen hierher gehörigen Fragen gebührend Rücksicht genommen werden. Lassen wir einmal die schwankenden Begriffe „Ursprung und Ende“ bei Seite, so können alle diejenigen Autoren, welche keine netzförmige Verbindung der Nervenfasern innerhalb der Centralorgane annehmen (Ramón y Cajal, Kölliker, His, Nansen, Lenhossek, Retzins), die Sätze 1 und 2 leicht in ein allgemeines kurz zu fassendes Grundgesetz von grosser Tragweite vereinen. Dieses würde lauten:

„Das Nervensystem besteht aus zahlreichen untereinander anatomisch wie genetisch nicht zusammenhängenden Nerveneinheiten (Neuronen). Jede Nerveneinheit setzt sich zusammen aus drei Stücken: der Nervenzelle, der Nervenfasern und dem Faserbäumchen (Endbäumchen). Der physiologische Leitungsvorgang kann sowohl in der Richtung von der Zelle zum Faserbäumchen als auch umgekehrt verlaufen. Die motorischen Leitungen verlaufen nur in der Richtung von der Zelle zum

¹⁾ Sulla terminazione dei nervi nella mucosa della lingua dei mammiferi. Atti della Reale Accad. dei Lincei, Vol. VI p. 266 — s. a. Monitore zoologico italiano anno I p. 74 und Atti della R. Accad. delle scienze di Torino, Vol. XXV p. 835.

Faserbäumchen, die sensiblen bald in der einen, bald in der anderen Richtung.“

Wenn wir nach diesem uns die Beschaffenheit der Wege, welche vom Sitz der bewussten Empfindung und des bewussten Wollens zur Peripherie führen, ansehen, so finden wir, so weit uns die Dinge bis jetzt bekannt sind, immer mehrere Neuronen — mindestens zwei — auf dieser Strecke. Nur zwei dürften z. B. wohl für die Pyramidenbahn vorhanden sein: die eine Nerveinheit erstreckt sich von einer Ganglienzelle der Grosshirnrinde gekrenzt bis zum Endbäumchen im Rückenmarksgau, die zweite von einer motorischen Vorderhornzelle bis zum Endbäumchen in einer Muskelfaser (s. Figur 9, Bahn 15—17—18—19—20—21—23). Wahrscheinlich bestehen alle sensiblen Nervenleitungen aus mehr Neuronen als zwei. Diese

Verhältnisse lassen sich an den von Kölliker gegebenen Schemata (Fig. 4 A. B. C.) sowie an den beiden von mir entworfenen Figuren (9 und 10) leicht erläutern. In den Kölliker'schen Schemata (Fig. 4) stellt A die Leitung durch die Pyramidenbahnen und die vorderen Wurzeln dar. 1 bezeichnet die Pyramidenvorderstrangbahn, 2 die Pyramidenseitenstrangbahn mit ihren verschiedenen Kreuzungen, den wiederholten Kreuzungen in der vorderen Commissur für 1 und der grossen einmaligen Kreuzung in der Decussatio pyramidum für 2. Die longitudinalen Pyramidenfasern biegen entweder im ganzen in die graue Substanz um, oder senden Collateralen ab. Letztere sowohl, wie die ganzen Fasern enden mit Faserbäumchen (1a und 2a), von denen die Erregung auf die Ganglienzellen der Vorderhörner sammt ihren Ausläufern, die vorderen motorischen Wurzelfasern (3), übertragen wird. Ausführlicher ist dieser Weg, den zwei Neuronen einnehmen, in meiner schematischen

Figur 9 wiedergegeben. 15 stellt eine Pyramidenzelle der Grosshirnrinde dar, von der man die Pyramidenfasern entspringen lässt. Wie bekannt, ist der Lauf der Pyramidenfasern ununterbrochen und gekrenzt (17—18 Figur 9). Durch den runden Kreis bei 18 ist das Umbiegen der Faser in die Längsrichtung des Vorderstranges (wir nehmen hier als Beispiel die Pyramidenvorderstrangbahn) angedeutet; von hier aus geht die mit dem Endbäumchen 19 versehene Collaterale zur grauen Substanz in die Nähe einer vorderen Ganglienzelle (20), überträgt auf diese den psychomotorischen Reiz, der sich durch die Nervenfasern (21) zum motorischen Endbäumchen (23) in der Muskelfaser fortpflanzt. In 22 ist eine Collaterale der motorischen Nervenfasern angegeben, wie sie z. B. von Golgi und Ramón y Cajal bei manchen Thieren festgestellt sind. Fraglich ist es, wie wir sahen (Kölliker), ob sie überall vorkommen. Bei 22a ist die Theilung angedeutet, welche die motorischen Fasern auf ihrem Wege wiederholt erleiden.

Das Schema einer sensiblen Reflexleitung ist in der Kölliker'schen Figur 4 B wiedergegeben. 1 = Spinalganglienzelle, 2 die von der Peripherie kommende zuleitende Faser, 3 die zum Gehirn strebende Wurzelfaser; diese theilt sich in einen auf- und absteigenden

Ast (4, 4). von diesen gehen die Collateralen 5, 5 mit ihren Endbäumchen ab, die wieder den Reiz auf die Vorderhornzellen 6, 6 n. s. f. übertragen. Hier haben wir drei Neuronen. Die eine von der Peripherie bis zur Spinalganglienzelle, die zweite von da bis zum sensiblen Endbäumchen, die dritte von der motorischen Ganglienzelle zur Muskelfaser.

In Schema 9 ist dieser Reflexbogen etwas ausführlicher dargestellt. Es sei 1 das Hornhautepithel, in welchem bekanntlich die sensiblen Nerven mit Endbäumchen 2, 2 „enden“ (bezw. „beginnen“). Der Reiz wird durch die Faser 5 fortgeleitet bis zur Verbindung mit der Spinalganglienzelle 3 — ob er wirklich dieselbe berühren muss, ist fraglich —, dann gelangt er durch die hintere Wurzelfaser 6, die sich in einen Ramus ascendens (7) und descendens (7₁) theilt, in das Rückenmark bezw. die

Medulla oblongata und durch eine Collaterale, die hier an 7₁ herangeführt ist, zur grauen Substanz zum Endbäumchen 9, von wo aus die Uebertragung auf die motorische Leitung stattfindet, die wir hier mit dem motorischen Endbäumchen, um an ein jedermann bekanntes Reflexbeispiel anzuknüpfen, in einer Muskelfaser des Musc. orbicularis oculi enden lassen wollen, 23. Wir müssen nur, um dies bestimmte Beispiel gelten lassen zu können, für die Figur 9 einmal annehmen, sie gehöre zur Medulla oblongata und die als Spinalganglienzelle aufgeführte Zelle 3 sei eine Zelle des einem Spinalganglion gleichwerthigen Ganglion Gasseri, die motorische Zelle 20 eine solche des Facialiskerns. In diesem Schema ist nun zugleich die psychosensorische Leitung wiedergegeben. Sie ginge vom Endbäumchen 9 zur Ganglienzelle 9₁ — einer Commissurenzelle, wie ich sie hier willkürlich, um sofort in der einfachsten Weise die gekrenzte Leitung zu markieren, gewählt habe, dann durch den Nervenfortsatz 10 zur Längsfaser 11, von dieser zum Gehirn aufwärts. Wie oftmals sie auf diesem Wege unterbrochen wird, wie viel Neuronen mit anderen Worten hier liegen, wir wissen es nicht; der Einfachheit wegen ist hier eine ununterbrochene Leitung angenommen worden, die wieder in der Grosshirnrinde mit einem End-

bäumchen anhört. Dieses übertrüge etwa — dies ist rein hypothetisch — die Erregung auf eine sensible Ganglienzelle vom zweiten Golgi'schen Typus, und müsste hier vielleicht der Sitz der bewussten Empfindung angenommen werden.

In Fig. 9 ist bei 24 noch der Faserkorb mit der ableitenden (oder zuleitenden?) Faser gezeichnet, welcher nach Ehrlich's und S. Ramóns Funden die Spinalganglienzellen umgibt. Ferner ist der Commissurenzelle 9₁ noch eine Collaterale beigegeben, 9₂, welche mit einem Endbäumchen in der grauen Substanz endet. Solche Collateralen kommen hier häufig vor. Vgl. z. B. Kölliker, Zeitschrift für w. Zool. Bd. 51 p. 28, Absatz 4. Wir werden später bei der Erklärung der Figur 10 dafür Verwendung finden.

In Kölliker's Schema, Fig. 4 C, erhalten wir das Bild einer langen ausgedehnten Reflexleitung. Die sensible Leitung 2, 1, 3, 4, 5

Fig. 9.

Fig. 4.

wirkt auf eine Strangzelle 7, diese auf die beiden Längsfasern, in welche sie T-förmig zerfällt, diese durch ihre zahlreichen Collateralen gleichzeitig auf viele motorische Leitungen.

Diese Vorstellungen von dem Gange der Leitungen beruhen aber auf der Annahme, dass in der That keine anastomosierenden Nervenetze vorkommen, sondern nurein Nervenfilz (Neuropilema, His). Nehmen wir mit Golgi und B. Haller Nervenetze an, so modificirt sich die Auffassung etwas, doch können wir die Nerveneinheiten beibehalten. Die Grenze zwischen zwei Nerveneinheiten würde dann immer in einem Nervenetzwerk liegen und — anatomisch wenigstens — mit unseren jetzigen Hilfsmitteln nicht genau bestimmbar sein.

Bezüglich der Frage nach dem Nervenfilz oder Nervenetz sei hier noch kurz hervorgehoben, dass von den meisten derjenigen Beobachter, welche sich in neuerer Zeit mit dieser Angelegenheit eingehend beschäftigt haben, das Nervenetz geleugnet wird. Ja, Kölliker machte auf der Münchener Anatomenversammlung die wichtige und überraschende Mittheilung, dass Golgi ihm brieflich und mündlich mitgetheilt habe, er sei missverstanden worden, wenn man ihm die Annahme echter anastomotischer Nervenetze zuschreibe. Jedenfalls müsste dann Golgi seine Meinung geändert haben, denn seine Angaben im Anatomischen Anzeiger l. c. lauten, so viel ich sehe, ganz bestimmt, und ebenso die noch vor wenigen Wochen bekannt gegebenen Angaben seines Schülers L. Sala, l. c. Das Golgi ein Netzwerk nicht mehr so streng betont, geht übrigens auch aus seiner neuesten Mittheilung l. c. Rendiconti dell' R. Istituto Lombardo di Sc. e Lettere, Vol. 24, Milano, 1891, hervor. Wie die Dinge heute stehen, darf man jedenfalls behaupten, dass der sichere Nachweis anastomotischer Nervenetze noch nicht erbracht ist, und dass die meisten sich für ein Neuropilema aussprechen.

III. Vorläufig unerklärt in ihrer physiologischen und anatomischen Stellung sind zwei Arten von Zellen, deren eine Golgi, die andere S. Ramón y Cajal entdeckte (s. vorhin), ich meine die **Zellen des zweiten Golgi'schen Typus**, deren Axencylinderfortsatz sich nach kurzem Verlaufe in freie Endfasern zerastelt, und die **Ramón'schen Zellen der Grosshirnrinde** (beim Kaninchen nachgewiesen), von denen zwei Axencylinderfortsätze ausgehen, manche bipolar stehend, je von einem Protoplasmafortsatz. Hierüber dürften weitere Untersuchungen, namentlich bei Embryonen und niederen Vertebraten, Aufschluss ergeben; vor der Hand vermögen wir über ihre Bedeutung nichts zu sagen.

IV. Ebenso zweifelhaft ist die Bedeutung und das anatomische Verhalten der **Protoplasmafortsätze** (Deiters), **Dendriten** (His). Schon vorhin ist an der Hand der eingehenden Erwägungen Kölliker's die Frage, um die es sich hier dreht, erörtert worden, und verweise ich darauf. Nur sei hier noch bemerkt, dass Nansen, Sala, Martinotti und Gad für Golgi stimmen, demzufolge diese Fortsätze nicht nervöser Natur wären, strenger gesprochen, nicht leiteten, während S. Ramón y Cajal, His und Lavdowsky (in einem mir vor kurzem zugegangenen Manuscripte, s. a. Verhandlungen des X. internationalen Congresses zu Berlin, Section für Anatomie, p. 92/93) für die ältere Ansicht, dass wir es mit nervösen Bildungen zu thun hätten, eintreten. Und auch Kölliker, nach seinen Mittheilungen auf der Münchener Anatomenversammlung zu urtheilen, worin er noch eine Anzahl neuer Gründe für und gegen die nervöse Natur der Dendriten vorgebracht hat, neigt sich augenscheinlich auf die Seite der letztgenannten Autoren.

Für mich entscheidet sich diese Frage zugleich mit der Entscheidung der folgenden Frage:

V. Welche Bedeutung haben die Nervenzellen? Sind sie nervös functionirende Apparate oder haben sie nur eine untergeordnete, etwa ernährende Bedeutung?

Ausser Nansen (l. c.) hat bisher niemand an der Auffassung der Ganglienzellen als nervös functionirender Apparate zu rütteln gewagt. Er that es mit seiner kühnen Hand, und nicht ohne Berechtigung, und fasst die Nervenzellen nur als ernährende Organe des gesamten Nervenapparates auf. Nach ihm würden die psychomotorischen und psychosensorischen Functionen einzig in dem Nervenfilz der Hirnrinde ihren Ablauf haben; im Rückenmarke würde die Uebertragung einer motorischen Erregung z. B. von einer Pyramidenfaser auf einen motorischen Axencylinder im dortigen Faserfilze geschehen und von diesem auf die motorische

Wurzelfaser überleitet werden. Umgekehrt würde bei einer sensibeln centripetalen Leitung diese im Zusammenhange von der peripheren Aufnahmestation bis zum Rückenmarksfilze vorschreiten, dort würde sie auf eine centripetale Bahn zweiter Ordnung übertragen und von dieser zum Gehirnnervenfilz fortgeleitet, wo die bewusste Empfindung zustandekäme. Die Zellen brauchten somit bei der Leitung nicht unmittelbar zu functioniren. Die Figur 10 soll das Gesagte erläutern und bedarf keiner weiteren Erklärung, da die Figur 9, die fast in allem dasselbe zeigt, soeben eingehend erläutert wurde. Hierbei kommen nun auch die vorhin (bei dieser Erklärung der Fig. 9) noch erwähnten Collateralen von 9₁ und 20 (d. i. 22) zu ihrem Rechte. — Kölliker hat sich gegen diese Auffassung Nansen's auf der Münchener Anatomenversammlung mit Entschiedenheit ausgesprochen. Zunächst hebt er hervor, dass Seitenäste (Collateralen), wie sie Nansen's Hypothese verlangt, an den motorischen Wurzeln zwar vorkommen (s. das vorhin Gesagte), indessen so selten, dass man sie nicht in Betracht ziehen könne. Ferner müsse man an die Olfactoriusfasern denken, die mit Zellen an der Peripherie beginnen, sowie an die Fälle, wo die Enden von Nervenfaser Nervenzellen korbartig umflechten (Spiralfasern der sympathischen Ganglienzellen) und die Geflechte um die Spinalganglienzellen, die von Ehrlich und Ramón y Cajal entdeckt wurden, s. Figur 9 (24), — ferner an die von S. Ramón und Kölliker nachgewiesenen Faserkörbe um die Purkyne'schen Zellen (Fig. 6). Für Nansen zu sprechen scheinen die überwiegende Mehrzahl der unipolaren Zellen Wirbelloser, die fast alle ausserhalb des Nervenfilzes liegen, und bei denen auch keine umspinnenden Faserkörbe vorkommen. Kölliker verweist aber auf die von Gad hervorgehobene Thatsache, dass nämlich jeder Reiz, der eine motorische Faser trifft, nach beiden Seiten hin fortgepflanzt wird, er kommt also auch zu den motorischen Zellen, und es ist somit nicht ausgeschlossen, dass diese sich am Zustandekommen der Reflexe betheiligen.

Vor der Hand scheint es mir aus diesen Gründen, deren Schwergewicht ich anerkenne, verfrüht, den Zellen die Betheiligung an der nervösen Function abzusprechen, und damit glaube ich auch, müssen wir den Protoplasmafortsätzen, welche gewissermaassen nur Verzweigungen der Leibessubstanz der Zellen sind, dieselbe Function in einfacher Folgerung belassen. Es vereinigt sich damit sehr gut die vorhin vorgebrachte Thatsache, dass die Nervenfortsätze auf weite Entfernungen vom Zellkörper hin von den Dendriten ent-

Fig. 4c.

Fig. 10.

springen. Lügen wollen wir nicht, dass mit der Annahme einer nervösen Function der Dendriten eine ungemeine Schwierigkeit und Verwicklung für die physiologische und pathologische Verwerthung der Befunde entsteht. Wir können hier der sorgfältigen Arbeit der Physiologen und Pathologen nicht entrathen; die Arbeit des Anatomen findet hier ihre Grenze.

VI. Hieran schliesst sich unmittelbar die weitere Frage: Finden überhaupt keine Uebertragungen von Faser auf Faser — ohne Beanspruchung von Zellen — statt? Ich glaube, dass hier die Glomeruli olfactorii den Beweis in bejahendem Sinne liefern.

Es treffen hier die Endbäumchen der Fila olfactoria mit denen der Células empenachadas (Federbuschzellen) S. Ramón's zusammen, ohne dass Zellen eingeschoben wären, sicherlich keine Nervenzellen.

VII. Von allen Nervenfortsätzen scheinen nach den neueren Beobachtungen **Seitenäste** (Collateralen S. Ramón y Cajal) zu entspringen. Sie sind, wie wir sahen, festgestellt bei allen Rückenmarksstrangfasern, bei den gleichlaufenden Fasern der Medulla oblongata (Kölliker's Demonstrationen auf der Münchener Anatomenversammlung und Anatomischer Anzeiger 1891, l. c.), in der Klein- und Grosshirnrinde und in der Balkenfaserung (s. das Vorhergehende). Mit dem von Golgi zuerst geführten Nachweise, dass die Nervenfortsätze sich verzweigen, war die Entwicklung unserer Kenntniss der Collateralen, die dann von Ramón y Cajal sehr viel weiter geführt und verallgemeinert ist, eröffnet. Aus dem Vorhandensein der so zahlreichen Collateralen folgt nun ohne weiteres, mögen wir nun ein Nervenetz annehmen oder nicht, ein Hauptsatz, dass eine isolirte Leitung in den Centralorganen nirgends besteht, oder wenigstens zu bestehen braucht, denn überall bieten die Collateralen Auswege zu benachbarten Strassen. (S. hierüber u. a. Golgi¹⁾). Auf der anderen Seite aber kann mit diesen Befunden auch eine isolirte Leitung möglich sein, indem ja nicht mit Nothwendigkeit die Collateralen in Anspruch genommen zu werden brauchen.

Zum Schlusse füge ich noch eine Uebersicht der Ergebnisse an, welche die genannten Arbeiten, insbesondere die von A. Kölliker, für den am besten bekannten und am meisten untersuchten Abschnitt der nervösen Centralorgane, für das Rückenmark, geliefert haben. Ich gebe diese Resultate im wesentlichen nach Kölliker's eigener trefflicher Zusammenstellung (Zeitschr. f. wissensch. Zool. 51. Bd. l. c. p. 40), muss aber alle diejenigen, denen es um ein genaueres Studium dieser Dinge zu thun ist, auf die Originalarbeit verweisen, indem ich natürlich hier nur eine kurze Darlegung der Thatsachen und unmittelbaren Folgerungen, ohne eingehendere Schilderung und Begründung, geben kann.

1. Die Vorderseitenstränge bestehen zum Theil aus Fasern, die von Nervenzellen (Strangzellen) aller Theile der grauen Hörner abgegeben werden [Fig. 2 (3, 10, 11), Fig. 4 c].

2. Diese Stammfasern entsenden Collateralen in die graue Substanz [Fig. 8 c (8, 9)], ebenso wie die Nervenfortsätze der Strangzellen selbst, so weit sie noch in der grauen Substanz verlaufen [Fig. 9 (9, 2), Fig. 10 (9, 1)]. Auch biegen die Stammfasern zum Theil selbst in die graue Substanz um, um dort mit Endbäumchen zu endigen.

3. Die Hinterstränge bestehen aus den sich theilenden, zur Längsrichtung umbiegenden hinteren Wurzelfasern [Fig. 3 (1, 1, 2, 2)]. Von letzteren, wie von den Hinterstrangfasern gehen überall frei mit Endbäumchen endende Collateralen zur grauen Substanz [Fig. 3 (3, 4), Fig. 4 (B und C, 1—5)].

4. Die motorischen Wurzeln kommen ausnahmslos von Zellen des Vorderhorns, als deren Nervenfortsätze [Fig. 2 (1), Fig. 5 (8 und 10)]. Nach Golgi geben diese immer Collateralen ab [Fig. 9 und 10 (22)], nach Kölliker nur in gewissen Fällen.

5. Die sensiblen Wurzeln kommen von den Zellen der Spinalganglien [Fig. 2 (9), Fig. 4 (B und C, 1—5), Fig. 5 (2, 3), Fig. 9 und 10 (3, 4, 6)]; einzelne Fasern (v. Lenhossek, S. Ramón) auch als Axencylinderfortsätze von Zellen des Vorderhorns [Fig. 2 (2)].

6. In die Commissura anterior gehen ein:

a) Nervenfortsätze der Zellen der gesamten grauen Substanz, die in die contralateralen Vorderseitenstränge übergehen [Fig. 2 (5, 6, 7)];

b) sich kreuzende Collateralen der Vorderseitenstränge [Fig. 5 (12)];

c) sich kreuzende Dendriten der medialen Vorderhornzellen.

7. Zur Commissura posterior gehören sich kreuzende Collateralen der sensiblen Wurzelfasern [Fig. 5 (6)].

Alles übrige hier, bezüglich dessen ich auf die ausdrücklich angeführte Darstellung Kölliker's verweisen muss, ist z. Z. noch unsicher.

Aus Kölliker's Besprechung der physiologischen Leistungen des Rückenmarkes führe ich folgendes an:

1. Die willkürlichen Bewegungen [vergl. Fig. 9 und 10 (15—23) und Fig. 4 A nach Kölliker]. Ich wiederhole kurz, der Vollständigkeit und Uebersichtlichkeit halber, das, was hierüber schon ausführlich gebracht wurde. Die willkürlichen Bewegungen kommen durch die Pyramidenbahnen zustande, nach Kölliker's Annahme so, dass von einer Pyramidenursprungszelle im Gehirn der Impuls auf eine Pyramidenvorderstrang- oder Pyramidenseitenstrangfaser übergeht, in dieser zur contralateralen Seite verläuft und dort

in eine Collaterale überspringt, durch deren Endbäumchen er auf eine motorische Zelle, von dieser auf eine motorische Faser und deren Endbäumchen in einer Muskelfaser übertragen wird.

In dem Kölliker'schen (Fig. 4 A) und in meinem Schema (Fig. 9 und 10) ist angenommen, dass die Pyramidenvorderstrangbahn sich in der vorderen Commissur kreuze, was für sämtliche Fasern dieser Bahn noch nicht sicher ist.

Die motorischen Zellen liegen, wie besonders Schwalbe (Lehrbuch der Neurologie) betont hat, in metameralen Segmenten (Segmentkerne). Es kann nun jede Pyramidenfaser zu einem oder zu mehreren Segmentkernen Collateralen schicken. Wenn ein und derselbe Muskel von mehreren Nervenwurzeln versorgt wird, so bleibt die Wahl, ob man die Einwirkung einer Pyramidenfaser auf mehrere Wurzelkerne annehmen will, oder ob im psychomotorischen Centrum eine Einwirkung auf mehrere Pyramidenfasern gleichzeitig statt hat.

2. Die bewussten Empfindungen [Fig. 4 B und 9 und 10 (1—14)]. Diese werden sicher von der Peripherie durch die hinteren Wurzeln zu den Hintersträngen und in diesen weiter cerebrälwärts geleitet. In der Medulla oblongata müssen die Hinterstrangfasern wohl alle erst einmal enden, wo und wie? (die Nuclei graciles und cuneati sind hier seit Deiters am meisten genannt) ist noch unsicher. Von Kölliker sind demnächst weitere Untersuchungen hierüber zu erwarten. Von dieser Oblongataendigung aus, die wir uns als mit Endbäumchen geschehend denken müssen (in den von mir gezeichneten Schemata [Fig. 9 und 10] ist auf diese Unterbrechung keine Rücksicht genommen), geht eine zweite und vielfach noch dritte Nerveneinheit weiter bis zur Endstation, die wir in der psychosensorischen Zone der Grosshirnrinde anzunehmen haben. Ein Theil der Hinterstrangfasern geht nicht bis zur Medulla oblongata, sondern geht in kurze Bahnen über. Die Einwirkung der Spinalganglienzellen auf die sensible Leitung ist vollkommen unbekannt; wir wissen nur aus den Durchschneidungsversuchen Waller's, dass sie einen trophischen Einfluss haben. Mehr kann man mit Sicherheit von der Leitung der bewussten Empfindungen nicht aussagen. Bezüglich der Angaben, dass Schmerz- und Wärmegefühl durch die graue Substanz, Tastgefühl und Kälteempfindung aber durch die Hinterstränge geleitet würden, meint Kölliker, dass die Leitung durch die graue Substanz mittels Collateralen sich vollziehe. Diese erregten mit ihren Endbäumchen Strangzellen der grauen Substanz, von diesen wieder würden Fasern der Vorderseitenstränge abgegeben, die dann zum Hirn aufwärts führten], siehe das Schema Fig. 4 C (2, 3, 4, 5, 7, 8)].

3. Reflexbahnen. Wir haben zu unterscheiden: a) kurze Reflexbögen, b) lange Reflexbögen. Die kurzen Bögen liegen zwischen den sensiblen und motorischen Fasern desselben Rückenmarkssegmentes derselben Seite, oder sie gehen auch auf die entgegengesetzte Seite über. Die Uebertragung von der sensiblen auf die motorische Bahn derselben Seite erklärt sich leicht. Vergl. Fig. 4 B (2, 3, 4, 5, 6) oder auch Figg. 9 und 10 (1—9 von 9 auf 20 u. s. f.). Das Uebergehen auf die andere Seite geschieht folgendermaassen: Eine Strangzelle der rechten Seite z. B. wird durch eine sensible Collaterale der gleichen Seite erregt [Fig. 4 C (2, 3, 4, 5, 7)], die Erregung geht durch den nervösen Fortsatz in der vorderen Commissur auf die andere Seite über [Fig. 2 (5, 6, 7)], hier durch die Collateralen dieses nervösen Fortsatzes zu einer motorischen Zelle der contralateralen grauen Substanz. — Die bekannte Dämpfung der Reflexe durch das Grosshirn erklärt Kölliker wohl mit Recht aus dem Einflusse der Pyramidencollateralen auf die motorischen Zellen unter der Annahme, dass dieser Einfluss ein mächtigerer sei als der der sensiblen Bahn. Es wird dies sofort durch die Betrachtung der wiederholt angerufenen Schemata 9 und 10 verständlich.

Lässt man ein Netzwerk anastomosirender Nervenfasern im Rückenmarke zu, so ist die Erklärung der ausgebreiteten grossen (langen) Reflexe nicht schwer; stellt man sich aber auf den Standpunkt S. Ramón's und Kölliker's, so kann sie mit Hilfe der sogenannten „kurzen Bahnen“ gegeben werden, oder unter der Annahme, dass jede sensible Faser der Hinterstränge, wie man es nach den Angaben S. Ramón's in der That annehmen muss, auf ihrer ganzen Länge von Strecke zu Strecke Collateralen abgibt. Diese könnten zusammen in Erregung versetzt werden und ihre Erregung auf die motorischen Zellen einer grossen Rückenmarksstrecke übertragen. S. Fig. 4 B (2, 6). Die sogenannten kurzen Bahnen sind in dem Schema (Fig. 4 C) dargestellt. Falls durch diese ein ausgebreiteter Reflex herbeigeführt werden soll, so wird ein umständlicher Weg eingeschlagen. Von der sensiblen Faser (2, 3, 4) geht durch die Collaterale (5) der Reiz auf eine Strangzelle (7) über, von da auf irgend eine Faser (8) der Vorderseitenstrangbahn, die aber im Rückenmarke verbleibt (daher „kurze Bahn“), wenn auch eine grössere Strecke durchmessend. Diese sendet wieder Collateralen (9, 9) zur grauen Substanz der-

¹⁾ Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anz. 1890 No. 13, 14 und 15 p. 434.

selben oder der anderen Seite, deren Endbäumchen auf zahlreiche motorische Ganglienzellen (6, 6) zusammenwirken. Weitere Untersuchungen müssen lehren, ob der einfachere oder der verwickeltere Weg oder beide von der Natur beschritten werden.

4. Beziehungen der sensiblen Bahnen des Rückenmarkes zum Gehirn.

Zum Kleinhirn kennen wir seit Foville und Flechsig die Kleinhirnsseitenstrangbahn. Ich kann nach meinen Untersuchungen am Gorillarückenmark die Annahme Kölliker's und anderer nur bestätigen, dass die Fasern dieser Bahn als Nervenfortsätze aus den Zellen der Stilling'schen Kerne entspringen (für den Namen „Clarke'sche Säulen“ sehe ich keine Berechtigung, da Stilling sie lange vor Clarke gekannt hat; Kölliker selbst, obwohl er in seiner letzten Abhandlung den Namen „Clarke'sche Säulen“ gebraucht, hat sie früher schon „Stilling'sche Kerne“ genannt — s. meine Abhandlung über das Gorillarückenmark p. 19 l. c.). Zu diesen Zellen ziehen aber wieder, wie man nach meinen Erfahrungen besonders leicht beim Hunderückenmark sieht — indessen auch bei allen anderen — eine grosse Anzahl in Endbäumchen auslaufende Fasern, die von den hinteren Wurzeln stammen und nunmehr als Collateralen derselben zu deuten sind. Die Bahn leitet centripetal; sie kann auch bei Reflexen, kurzen sowohl wie langen, wirken, da von ihren Fasern wieder Collateralen zur grauen Substanz abgehen.

Mit dem Grosshirn bestehen keine direkten sensiblen Verbindungen; hier setzt von den Kernen des zarten Stranges und Keilstranges als Bahn zweiter Ordnung¹⁾ die „Schleife“ ein. Von Bechterew, Edinger, Auerbach und mir (s. darüber meine Anatomie des Gorillarückenmarks p. 120) sind Fasern beschrieben, welche aus den Hinterhörnern durch die vordere Commissur gekreuzt zum Vorderseustrang der andern Seite gingen. Von Bechterew, Auerbach und Edinger wurden sie als Fortsetzungen hinterer Wurzelfasern aufgefasst; ich begnügte mich mit der Wiedergabe des einfachen Thatbestandes, so weit ich ihn gesehen hatte, dass nämlich diese Fasern aus dem Hinterhorn kämen. Edinger²⁾ änderte seine Angabe neuerdings dahin, dass er gewisse sensible Wurzelfasern im Hinterhorn mit Zellen in Verbindung treten lässt, dass dann erst von diesen Zellen sensible Fasern entsprängen, die kreuzend durch die vordere Commissur zum Hirn (Medulla oblongata) aufwärts gingen. Nach S. Ramón's und Kölliker's Untersuchung hätten wir dies nunmehr so zu fassen, dass Collateralen der sensiblen Wurzeläste mit ihren Endbäumchen gewisse Strangzellen beeinflussen, von denen aus dann Nervenfortsätze durch die vordere Commissur zur Gegenseite gingen und dort im Vorderseustrang aufwärts zögen. Kölliker spricht noch gewisse Bedenken gegen die Deutung dieser Bahn als einer direkt zur Schleife sich fortsetzenden aus, auf die ich hier nicht näher eingehen kann.

5. Beziehungen des Rückenmarkes zu den unwillkürlichen Bewegungen.

Zu diesen Bewegungen rechnet Kölliker a) die tonischen Zusammenziehungen der Gefässmuskeln und der Sphincteren, b) die Actionen unwillkürlicher Muskeln, welche theils reflectorisch, theils vom Gehirn aus eintreten (Gefässverengung, Beschleunigung des Herzschlages, Peristaltik, Harnentleerung u. a.), sowie die Hemmungen dieser Bewegungen (Gefässerweiterung, Herzerschlaffung nach Vagusreizung u. s. w.), c) die von Gad sogenannten „autochthonen“ Bewegungen (z. B. Athembewegung).

Sehen wir von den Vagusfasern ab, die hier in Frage kommen (für welche übrigens ähnliche Verhältnisse vorliegen dürften), so verlaufen ein grosser Theil der betreffenden Nervenbahnen in den Spinalnerven. Nach Gaskell's Untersuchungen beim Hunde sind es feine markhaltige Fasern der vorderen Wurzeln, welche vom zweiten Brustnerven bis zweiten Lendennerven und im zweiten und dritten Sacralnerven austreten. Kölliker meint, dass dieses Nervenfortsätze der kleineren Vorderhornzellen seien, und lässt es (gegen Gaskell) noch zweifelhaft, ob auch Hinterhornzellen, insbesondere die Stilling'schen Zellen, sich daran betheiligten. Auf diese Zellen könnten dann ja vom Gehirn aus die Endbäumchen der Pyramidenfasern oder der der Vorderseitenstrangereste, ebenso wie die der sensiblen Collateralen ihre Wirkung äussern.

Hierher wären dann auch nach der Meinung Kölliker's (s. Anm. zu p. 16 seiner Abhandlung über das Rückenmark l. c.) die von M. v. Lenhossek und S. Ramón y Cajal entdeckten Fasern zu rechnen (Fig. 2 (2), welche von Vorderhornzellen entspringen und mit der hinteren Wurzel austreten, die also als centrifugale in der hinteren Wurzel laufende Fasern zu deuten wären. (Vergl. das früher Gesagte.)

Ueerblicken wir den Hauptgewinn, den uns die besprochenen anatomischen Untersuchungen gesichert haben, so liegt er besonders, meiner Meinung nach, in der ermöglichten schärferen Begrenzung der anatomischen wie functionellen Elemente des Nervensystems, als welche wir die Nerveneinheiten (Neuronen) ansehen müssen, so wie in der Entdeckung der Collateralen mit ihren Endbäumchen durch Golgi und S. Ramón y Cajal. Diese Dinge ermöglichen uns das Verständniss isolirter Leitungen sowohl — obgleich es fraglich bleiben muss, ob solche in der That vorkommen — als auch der Ausbreitungen von Leitungen über weite Strecken. Aber, neue Thatsachen, neue Aufgaben! Diese tröstliche und erfreuliche Seite der Naturforschung ist uns auch hier, wie ich es schon in den einleitenden Worten andeutete, auf Schritt und Tritt offenbar geworden. Zur Lösung dieser Aufgaben werden aber ebenso sehr die Physiologen und Pathologen, wie die Anatomen berufen sein.¹⁾

¹⁾ Ich nehme hier bei der Benennung zweiter Ordnung den Weg von der Peripherie zum Centrum.

²⁾ Einiges vom Verlaufe der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem Diese Zeitschr. 1890 No. 20.