Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen.

Von

M. v. Lenhossék in Budapest.

Hierzu Tafel IX und X.

Das Kapitel „Spinalganglienzelle“ ist, trotz der vielen einschlägigen Arbeiten, noch immer nicht erschöpft. Noch immer lassen sich an diesen Zellen, besonders mit neuen Methoden, neue Einzelheiten ermitteln. Eine solche neue Methode, die uns in mancher Hinsicht neue Aufklärungen über diese Zellen gibt, ist die Cajalsche Fibrillenfärbung, namentlich in jener von Cajal selbst angegebenen Modifikation, bei der die Objekte vor der Silberbehandlung mit einem Ammoniakalkoholgemisch behandelt werden. Ich habe diese Methode, die man, zum Unterschied von der eigentlichen Fibrillenmethode, als Cajalsche Achsenzylinderfärbung bezeichnen kann, in letzter Zeit an den Spinalganglien des Menschen und einiger anderer Säuger ausgiebig angewendet und habe mit ihr Anschauungen gewonnen, die mir vielfach neu waren und in denen, wie ich glaube, einiges enthalten ist, was der Mitteilung wert ist. Der erste, der die neue Silbermethode für das Studium der Spinalganglien verwertet hat, ist Cajal selbst¹⁾.

Methode. Als Hauptuntersuchungsobjekt dienten die Spinalganglien des erwachsenen Menschen; daneben wurden noch untersucht die Spinalganglien des Neugeborenen, der Katze, des Hundes, des Pferdes und des Rindes.

Obwohl die Cajalsche Methode nicht nur von ihrem Urheber ausführlich mitgeteilt, sondern auch schon von anderer Seite verschiedentlich referiert ist, scheint es mir nicht überflüssig, sie, speziell in ihrer Anwendung auf die Spinalganglien, hier kurz zu beschreiben. Sie verdient in der Tat das allgemeinste Interesse, da sie u. a. eine der vollkommensten Achsenzylinderfärbungen ist, die wir besitzen.

¹⁾ S. R. Cajal, Tipos celulares de los ganglios sensitivos del hombre y mamíferos. Revista de la Real Acad. de Ciencias de Madrid. Tomo II, 1906. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 69.

Kleinere Spinalganglien können im ganzen behandelt werden, bei grösseren ist es zweckmässig, das Ganglion der Länge nach entzwei zu schneiden.

Die Stücke kommen zunächst auf 24 Stunden in folgende Mischung:

Alkohol 96 %	100
Ammoniak	0,5

Nach 24 Stunden werden sie flüchtig in destilliertem Wasser abgewaschen und in eine 2 % ige Silberlösung gebracht.

Man stellt die Schälchen in den auf 35° C erwärmten Paraffinofen. Einwirkungsdauer: drei Tage. Nach Ablauf dieser Zeit nimmt man die Schälchen aus dem Paraffinofen, wäscht die Stückchen in destilliertem Wasser ab und überträgt sie, nunmehr bei Tageslicht und Zimmertemperatur, zur Reduktion auf 24 Stunden in folgende Mischung:

Acidum pyrogallicum	1,5
Aqu. dest.	100
Formalin	5

Hierauf Entwässerung, Einbettung in Paraffin, Mikrotomschnitte von nicht allzugrosser Dünne, die mit Eiweiss auf den Objektträger aufgeklebt werden.

Unentbehrlich ist nach meinen Erfahrungen das Vergolden der Präparate. Zu diesem Zwecke behandelt man die mit den Präparaten belegten Objektträger mit Xylol, Alkohol und destilliertem Wasser und bringt sie dann in eine Goldlösung, die in der Weise hergestellt wird, dass man zu 150 ccm destilliertem Wasser 4 ccm von der gewöhnlich vorrätigen 1 % igen Goldchloridlösung zusetzt. Darin bleiben sie nun verschieden lange Zeit, 10 Minuten bis eine Stunde, so lange nämlich, bis der gewünschte Erfolg eingetreten, d. h. das Silber ganz in Gold übergeführt ist. Dies erkennt man mit freiem Auge daran, dass die braune Farbe der Schnitte einer blass stahlgrauen gewichen ist. Noch sicherer aber lässt sich der Erfolg mikroskopisch nachweisen; der richtige Zeitpunkt zur Beendigung der Goldbehandlung wird eingetreten sein, wenn die Zellenfortsätze und Nervenfasern des Ganglions intensiv dunkel erscheinen und die Zellkörper nirgends mehr die von der Silberbehandlung herührende braune oder gelbe Färbung erkennen lassen. Hierauf bringt man die Präparate für einige Minuten in eine 5 % ige

Lösung von Fixiernatron und wäscht sie dann gründlich in fließendem Wasser aus.

Damit ist aber das Verfahren noch immer nicht beendet, es folgt nun noch etwas wichtiges, nämlich das Nachfärben der Schnitte. Hierzu wählt man am besten wegen des Kontrastes Karmin; ich habe mit bestem Erfolge das Mayersche Karmalaun angewendet. Die vergoldeten Schnitte nehmen den Farbstoff geradezu gierig auf, so dass schon nach 5, längstens 10 Minuten eine sehr schöne Färbung der Zellkerne erreicht ist. Die auf diese Weise behandelten Schnitte übertreffen die nicht-nachgefärbten beträchtlich an Schönheit. Nur an diesen lassen sich die „Mantelzellen“ die die Spinalganglienzellen umgeben, in allen ihren Verhältnissen schön beobachten und lässt sich ihr Verhalten zu den Zellfortsätzen und anderweitigen Faserbildungen gründlich untersuchen.

Die Cajalschen Silberbilder stehen in Betreff der Spinalganglien den Methylenblaubildern, die Dogiel, Cajal und andere in ihren Abhandlungen geben, in vielen Beziehungen beträchtlich nach, hauptsächlich aus dem Grunde, weil hier das Objekt in verhältnismässig dünne Schnitte zerlegt werden muss, wodurch die Faserknäuel usw. in dünne Fragmente zersplittert werden. Die Bilder sind also bei weitem nicht so übersichtlich wie die Methylenblaubilder, lassen aber dafür in manchen Beziehungen ein eindringlicheres Studium zu.

Zellkörper. Die Spinalganglien des Menschen sind, wie bekannt, von verschiedener Grösse und haben im allgemeinen eine plumpe, rundliche oder leicht eckige Gestalt; von einer Birnform oder von einer besonderen Vertiefung neben der Ursprungsstelle des Fortsatzes, wie beim Frosche, kann hier nicht die Rede sein. Sie sind in eine bindegewebige Zwischensubstanz eingebettet, die gerade beim Menschen verhältnismässig stark entwickelt ist, im Gegensatz zu kleineren Säugern, wo die Zellen viel näher beieinander liegen. — In den Ammoniakalkoholsilberbildern erscheint der Zellkörper zumeist so durch und durch dunkel gefärbt, dass von seiner inneren Struktur nichts wahrzunehmen ist; hin und wieder begegnet man aber immer auch in diesen Präparaten Zellen, die aus unbekannten Gründen inmitten der dunkel gefärbten heller und durchsichtiger geblieben sind, und in denen sich die Zell-

struktur ebenso gut untersuchen lässt, wie an den mit der eigentlichen Cajalschen Fibrillenmethode oder nach Bielschowsky behandelten Präparaten.

Wir sehen an solchen Zellen eine enorm dichte Protoplasmastruktur, bestehend aus einem ungemein engen Gespinnst feinsten Fäserchen, das sich gleichmässig über den ganzen Umfang der Zelle ausbreitet und am Fortsatz in dessen fibrilläre Streifung übergeht. Bei der Dichtigkeit des Fasergewirres gelingt es nicht, völlige Sicherheit darüber zu erlangen, ob diese Fäserchen netzförmig miteinander verwachsen oder nur unter Wahrung ihrer Selbständigkeit filzartig verflochten sind. Der vorherrschende Eindruck ist allerdings der, dass es sich um ein richtiges anastomotisches Netzwerk handelt.

Die neuen Silberbilder ergeben hinsichtlich der Spinalganglienzellen, dass jene früheren Forscher, die an diesen Zellen eine sog. „fibrilläre Struktur“, d. h. einen Aufbau aus verhältnismässig groben, längeren, konzentrisch und parallel angeordneten Faserbildungen beschrieben haben, im Unrecht waren. Ich weise mit Befriedigung darauf hin, dass ich in meinen verschiedenen, aus den 90er Jahren stammenden Arbeiten gegenüber diesen Darstellungen mit Cajal und Held stets einer fein netzförmigen Struktur der Spinalganglienzellen das Wort geredet habe. Ausserordentlich nahe zur Wahrheit ist Flemming in seiner Arbeit vom Jahre 1882¹⁾ gekommen.

Mantelzellen (Amphicyten). Darunter verstehe ich jene die Spinalganglienzelle mantelartig umgebenden kleineren Elemente, die man bisher sehr unrichtig als „Kapselzellen“ bezeichnet hat. Diese Bezeichnung ist unangebracht, da die fraglichen Zellen mit der Bindegewebskapsel, wo eine solche vorhanden ist, in Wahrheit nichts anderes zu tun haben, als dass sie ihr von innen her anliegen. Ihre vollkommene Unabhängigkeit von der Kapsel ergibt sich schon daraus, dass diese fehlen kann, während die Amphicyten an keiner Spinalganglienzelle vermisst werden. Fraentzel²⁾ hat die Gesamtheit dieser Zellen vor vielen Jahren nicht unzutreffend „das Epithel der

¹⁾ W. Flemming. Vom Bau der Spinalganglienzellen. Festschrift für Henle. Bonn 1882, S. 12.

²⁾ Fraentzel, Beitrag zur Kenntnis von der Struktur der spinalen und sympathischen Ganglienzellen. Virchows Archiv. Bd. 38.

Ganglienzellen“ genannt. Auf diesen Namen könnten sie beim Menschen in der Tat dadurch Anspruch erheben, dass sie besonders bei den grössern Zellen die Nervenzelle in Form eines zusammenhängenden epitheloiden Mantels umgeben. Sie bilden ein förmliches Nest, worin die Spinalganglienzelle eingebettet ist. Die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den jungen, noch keinen Hohlraum aufweisenden Eierstockfollikeln ist in die Augen fallend. Dieselben Mantelzellen finden wir, vielleicht noch stärker entwickelt, in den Ganglien der Kopfnerven und zwar nicht nur bei denjenigen, die nach dem Typus der Spinalganglien gebaut sind, wie das Ganglion Gasserii oder geniculi, sondern auch bei den nach „sympathischem“ Typus gebauten, wie z. B. bei dem Ganglion oticum. Letzteres ist deshalb bemerkenswert, weil die Amphicyten in den eigentlichen Grenzstrangganglien vollkommen fehlen. Bei diesen sind die multipolaren Nervenzellen direkt in das Bindegewebe eingebettet. Es ist dies ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen den eigentlichen sympathischen Ganglien und den Hirnnervenganglien von sympathischem Typus. Da auch sonstige Unterschiede, namentlich in Bezug auf das Verhalten der protoplasmatischen Fortsätze, vorhanden sind, scheint mir die gegenwärtig herrschende Auffassung, dass das Ganglion ciliare, sphenopalatinum, oticum, usw. einfach „Grenzstrangganglien des Kopfes“ sind, zumindest einer gewissen Einschränkung zu bedürfen. Merkwürdigerweise vermisste ich diese Amphicyten auch in den Acusticusganglien des Menschen, die ja sonst bekanntlich dem Typus „Spinalganglion“ zuzuteilen sind. Bei diesen Zellen liegt die bindegewebige Kapsel dem Zellkörper überall direkt an.

Die Mantelzellen zeigen beim Menschen eine verhältnismässig ansehnliche Entwicklung, sie sind grösser, zahlreicher, protoplasmareicher, als in den Spinalganglien der Katze, des Hundes, des Rindes. Sie bilden einen schönen und, mit Abrechnung der allerkleinsten Nervenzellen, zusammenhängenden Zellkranz um die Nervenzelle herum. Wir sehen verhältnismässig protoplasmareiche, polsterartig nach innen vorspringende, mit einem schönen runden oder leicht ovalen Kern versehene epitheloide Zellen, die mit Ausnahme einer einzigen Stelle überall einen einschichtigen Zellbelag um die Nervenzelle herum bilden und mit dieser in innigstem Kontakt sind. Die Ober-

fläche der Nervenzelle empfängt durch diese Anlagerung stellenweise leichte napfförmige Vertiefungen. Die Abgrenzung der Mantelzellen gegen einander scheint mir im allgemeinen nicht sehr deutlich zu sein. Ihre Kerne sind von verschiedener Grösse, oft fallen einzelne durch ihre grossen Dimensionen auf. Die Kerne liegen im Zellkranze selten in gleichen Abständen von einander.

An einer Stelle bilden nun diese Mantelzellen eine etwas stärkere Ansammlung; es ist dies die „Polstelle“, d. h. die Gegend, wo der Fortsatz aus dem Körper der Nervenzelle hervortritt um gleich darauf seinen Anfangsknäuel zu bilden. Dieser Knäuel gibt auch ohne Frage die Veranlassung ab zu der Entstehung dieser Zellanhäufung. Die bindegewebige Kapsel passt sich natürlich dieser oft kegelförmigen Zellgruppe an, und dadurch kommt die Birnform zustande, die uns die Spinalganglienzelle einschliesslich ihrer accessorischen Bestandteile, d. h. der sie umgebenden Mantelzellen und der bindegewebigen Kapsel bei vielen Tieren, z. B. bei der Katze, zeigt. Beim Menschen ist diese Birnform selten deutlich ausgesprochen, was sich, wie wir sehen werden, aus dem etwas abweichenden Verhalten des Fortsatzes erklärt.

Bei den ganz kleinen Zellen scheint der Zellmantel oft nicht ganz kontinuierlich zu sein. Manchmal sieht man nur ein bis zwei Mantelzellen den Spinalganglienzellen anliegen.

In besonders grosser Zahl sind die Amphicyten in den Spinalganglien des Pferdes entwickelt; sie sind hier allerdings etwas kleiner als bei den anderen von mir untersuchten Säugern. Sie erscheinen hier oft durchweg in mehrschichtiger Anordnung im Umkreise der Zelle und bilden an der Polstelle einen aus vielen kleinen Zellen bestehenden lockeren, nach aussen nicht scharf begrenzten Haufen. Infolge ihrer lockeren Anordnung rufen sie hier mehr den Eindruck von „interstitiellen Zellen“ als von Mantelzellen hervor.

Ich will hier gleich meiner Ansicht über diese Zellen Ausdruck geben. Ich halte die Amphicyten nicht für Bindegewebszellen, wie sie bisher allgemein aufgefasst wurden, sondern für Schwesterzellen der Spinalganglienzellen, d. h. für Elemente, die ebenso ektodermalen Ursprungs sind, wie diese selbst. Meinen embryologischen Beobachtungen nach differenzieren sich die anfangs

ganz gleichartigen embryonalen Elemente der Ganglienanlage in zwei Richtungen. Ein Teil gestaltet sich durch Vergrößerung, spindelförmige Gestaltung des Zellkörpers und Anlage von Fortsätzen zu den eigentlichen Spinalganglienzellen, während ein anderer Teil durch Zurückbleiben in der Entwicklung und durch typische pericelluläre Gruppierung zu den Mantelzellen wird.

Wieder drängt sich hier die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen im Eierstock auf. Näher noch liegt aber eine andere Analogie, diejenige nämlich mit den Verhältnissen im Centralorgan, wo sich bekanntlich die anfangs gleichartigen Ektodermzellen ebenfalls nach zwei Richtungen scheiden, indem sie teils zu Nervenzellen, teils zu Stützzellen werden.

Weiterhin glaube ich, dass diese Mantelzellen vollkommen den Lemmocyten (Schwannschen Zellen) der peripherischen Nervenfasern entsprechen. Es lässt sich dieser Beweis nach meinen Beobachtungen vor allem embryologisch führen, indem sich nachweisen lässt, dass die Lemmoblasten der peripherischen Nervenwurzeln und Nerven, sowohl der sensiblen wie der motorischen, Abkömmlinge der Ganglienanlagen sind. Der in den Ganglienanlagen verbleibende Rest von Bildungszellen gestaltet sich zu den Nervenzellen und Mantelzellen. In den Grenzstrangganglien und den Ganglien des Acusticus wird der ganze Vorrat zu Nervenzellen aufgebraucht. — Ich werde für diese meine Auffassung weiter unten noch eine direkt histologische Stütze beibringen können.

Über die physiologische Bedeutung der Mantelzellen ist uns nichts näheres bekannt. Ob sie einfach nur Nähr- und Schutzzellen der von ihnen umfassten Spinalganglienzellen sind, oder auch auf deren nervöse Funktion irgendwelchen Einfluss nehmen, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung. Um einer modernen Richtung Rechnung zu tragen, möchte ich auch die Möglichkeit nicht unerwähnt lassen, dass diesen Zellen irgend welche secretorische Funktion zukommt und dass sie so in ihrer Gesamtheit ein „glandula interstitialis“ der Spinalganglien darstellen. Cajal legt Gewicht darauf, dass diese Zellen im höheren Alter eine Art phagocytaire Einwirkung auf die von ihnen umfasste Nervenzelle ausüben, indem sie Hand in Hand mit ihrer Wucherung die peripherischen Teile der Nervenzelle zum Schwunde bringen.

In einigen der dieser Abhandlung beigegebenen Abbildungen (z. B. Fig. 7 und 17) erblickt man zwischen Mantelzellen und Zelloberfläche eine Anzahl von Lymphocyten. Sie sind an ihrem kleinen dunkel gefärbten runden Kern sowie an dem freistehenden spindelförmigen, schwach entwickelten Zellkörper leicht kenntlich. Es handelt sich hier ohne Frage um eine pathologische oder zumindest senile Erscheinung. Ich habe diese Lymphocyten nur in den Spinalganglien der Menschen beobachtet, hier allerdings recht häufig, wozu aber zu bemerken ist, dass ich mein Material ausschliesslich Spitalleichen entnommen habe.

Kapsel. Die Spinalganglienzelle ist beim Menschen, wie bekannt, mitsamt den dazugehörigen Mantelzellen, von einer zarten bindegewebigen Membran, der sog. Kapsel umgeben, die sich in die Endoneuralscheide¹⁾ des Ausläufers festsetzt. Dieser Übergang ist von mir²⁾ im Jahre 1886 an den Spinalganglienzellen des Frosches zum erstenmal richtig erkannt worden, nachdem man bis dahin die Zellkapsel in das Neurilemm des Fortsatzes übergehen liess. Letzteres ist schon deshalb nicht möglich, weil, wie wir noch sehen werden, das Neurilemm an dem Fortsatz schon innerhalb der Kapsel auftritt. Die Zellkapsel ist ein äusserst dünnes Häutchen und weist an ihrer äussern Fläche längere, ovale, stark färbbare Kerne auf, die nicht mit den Zellkernen der einwärts von der Kapsel gelegenen Mantelzellen verwechselt werden dürfen. Es entsprechen diese Zellkerne den Kernen der Endothelzellen, aus denen sich die Kapsel aufbaut und deren Grenzen sich, wie dies schon lange bekannt ist (vergl. Fig. 2 meiner angeführten Arbeit) mit salpetersaurem Silber schön nachweisen lassen. Nach aussen hängt diese Endoneuralkapsel der Zelle sehr innig mit dem Zwischengewebe der Spinalganglien zusammen; sie ist überhaupt nichts anderes, als die Grenzschichte dieses Bindegewebes gegen das Zellgebiet hin.

Die Bedeutung dieser Kapsel ist, wie ich sehe, bisher sehr überschätzt worden. Schon beim Menschen, der Katze und dem Hunde, wo sie im allgemeinen vorhanden ist, hat man bei vielen Zellen Mühe, sie als wirkliche zusammenhängende Membran nachzu-

¹⁾ Von Ranvier fälschlich Henlesche Scheide genannt.

²⁾ M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, S. 370.

weisen; vollkommen fehlt sie aber in den Spinalganglien des Pferdes. Hier finden wir die Spinalganglienzelle, wie wir hörten, von einem förmlichen Schwarm von kleinen Mantelzellen umgeben, der nach aussen hin durch keine ausgesprochene Membran abgegrenzt ist und an den Stellen, wo mehrere Ganglienzellen dicht nebeneinander liegen, mit der entsprechenden Zellgruppe der benachbarten Spinalganglienzellen stets ohne jede scharfe Grenze zusammenfliesst. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wie ich finde, in sämtlichen Kopfganglien von sympathischem Typus auch beim Menschen, insofern als sich auch hier keine eigentliche bindegewebige Kapsel um die Zelle herum nachweisen lässt. Die Kapsel gehört mithin nicht zur allgemeinen Charakteristik der Spinalganglienzelle, sie ist überhaupt keine wesentliche Bildung. Wesentlich ist nur die Spinalganglienzelle selbst und der sie umgebende Belag von kleinen „Mantelzellen“.

Fortsatz. Die überwiegende Mehrzahl der Spinalganglienzellen entspricht dem altbekannten unipolaren Typus. Der Fortsatz entspringt an einer beliebigen Stelle der Zelloberfläche mit einem kegelförmigen Ansatzstück, worin sich bei den Zellen, die heller geblieben sind, eine deutliche fibrilläre Streifung nachweisen lässt. Die Fibrillen dieses Kegels gehen nachweislich aus dem dichten Filz des Zellkörpers hervor. Das weitere Verhalten des Fortsatzes ist nun das folgende. Es ist eine grosse Seltenheit, dass der Fortsatz sofort nach seinem Ursprung geradlinig das Zellgebiet verlässt; typisch ist vielmehr das Verhalten, dass er gleich nach seinem Ursprung einen einfacheren oder dichteren Knäuel bildet, wonach er die Kapsel noch immer nicht verlässt, sondern sich, wieder gradliniger geworden, noch immer innerhalb der Kapsel, in einem hübschen Bogen um die Zelle herum schwingt, um erst am gegenüberliegenden Pol das Gebiet der Zelle zu verlassen. Ja der Bogen kann sich noch weiter ausdehnen, so dass der Fortsatz wieder zu seiner Ausgangsstelle zurückkehrt und sich erst dort von seiner Zelle trennt. Letzteres ist aber ein seltenes Verhalten. Das Typische ist, dass der Fortsatz die Zellkapsel am gegenüberliegenden Pol verlässt.

Dieser pericelluläre Bogen des Fortsatzes ist etwas ungemein charakteristisches und ist speziell typisch für die Spinalganglienzellen des Menschen. Bei keinem anderen Säuger habe ich dies,

wenigstens als regelmässiges Verhalten, bisher wahrgenommen. Der Bogen ist sogar typischer als der Knäuel. Letzterer kann, besonders bei kleineren Zellen, und besonders in den Ganglien jüngerer Individuen, fehlen oder bloss ganz leicht angedeutet sein, wie dies in den Figuren 1 und 2 zu sehen ist; dagegen fehlt die Krümmung nur bei einer grossen Minderheit von Zellen. Während seines bogenförmigen Verlaufes verdünnt sich der Fortsatz stets. Der Fortsatz ist während jenes Bogenstückes weder zwischen Mantelzellen und Zelle, noch zwischen Mantelzellen und Kapsel eingeschaltet, sondern läuft zwischen den Mantelzellen, hüllenartig von ihnen umfasst.

Wendet man stärkere Vergrösserungen an und sieht man genau zu, so kann man sich, besonders bei den grösseren Zellen, überzeugen, dass sich während dieses endokapsulären Verlaufes allmählich eine feine membranartige Scheide um den Fortsatz herum anlegt; wir haben hier das erste Auftreten eines Neurilemms, jener Scheide, die dann den Nervenfortsatz auf seinem langen Wege an der Peripherie treu begleitet. Man gewinnt entschieden den Eindruck, dass sich diese Scheide als Ausscheidungsprodukt der dem Fortsatz anliegenden Mantelzellen entwickelt. Besonders schön lässt sich die Gegenwart eines Neurilemms an solchen Stellen nachweisen, wo der Fortsatz quer durchschnitten ist. Man sieht hier um den etwas geschrumpften Fortsatz einen feinen scharf gezeichneten Ring, entweder als innerste Schichte der dem Fortsatz anliegenden Mantelzellen, oder auch, wenn letztere etwas geschrumpft sind, als selbständige Bildung. Damit ergibt sich meiner Ansicht nach von selbst die Analogie der Amphicyten mit den Schwannschen Zellen oder Lemmocyten des peripherischen Achsencylinders. In vielen Fällen schien es mir, als würde um den Fortsatz herum noch innerhalb der Kapsel auch noch eine Markscheide auftreten. Dafür sprechen auch sehr überzeugend die Bilder, die wir in einer Arbeit von Babes und Kremnitzer¹⁾ über die Spinalganglienzellen sehen. Diese Forscher haben sich bei ihren Untersuchungen der Weigertschen Markscheidenfärbung bedient; ich selbst habe hierüber keine ent-

¹⁾ V. Babes et F. Kremnitzer, L'anatomie microscopique des ganglions spinaux et la pathogénie du tabes. Archives des sciences médicales 1886, pg. 134.

scheidenden Erfahrungen. Dogiel gibt ebenfalls an, dass der Fortsatz bereits intracapsulär eine Markscheide aufweisen kann.

Nun zu dem Knäuel. Die erste literarische Andeutung dessen, dass der Fortsatz bei vielen Tieren, besonders bei Säugern, nicht gradlinig von der Zelle hinweg tritt, sondern unmittelbar nach seinem Ursprunge knäueiförmige Windungen bildet, finden wir in einer Abhandlung von Retzius¹⁾ aus dem Jahre 1880. Der nächste, der diese Erscheinung wahrgenommen, erwähnt und abgebildet hat, ist Daae²⁾, doch leiden sowohl die Abbildungen, wie namentlich der Text der Daaeschen Arbeit an bedenklichen Mängeln und Unklarheiten, die allerdings teilweise darin ihre Entschuldigung finden mögen, dass die Verhältnisse des Fortsatzes gerade beim Pferde, wie wir noch sehen werden, ausnehmend kompliziert sind. Die erste ausführliche Beschreibung dieser Knäuelbildungen verdanken wir Dogiel,³⁾ der sie mit dem Methylenblaufarbstoff in den Spinalganglienzellen in klarer und erschöpfender Weise nachweisen konnte. Weitere ausführliche Darstellungen, Ergänzungen und Abbildungen brachten dann die Arbeiten Cajals,⁴⁾ der diesen Knäuel den Anfangsglomerulus des Fortsatzes nennt.

Es ist vor allem hervorzuheben, dass bezüglich dieses Knäuels beträchtliche Abweichungen zwischen den einzelnen Säugetieren bestehen. Viel stärker entwickelt als beim Menschen ist z. B. der Knäuel bei der Katze und dem Hunde. Das typische Verhalten bei diesen Tieren vergegenwärtigen die Fig. 3 (Katze) und 4 (Hund). Hier ist der Knäuel kompliziert, aus einer grösseren Zahl von Schlingen bestehend, und schliesst sich auch

¹⁾ G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1880, S. 369.

²⁾ H. Daae, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen beim Säugetier. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXI, 1887.

³⁾ A. Dogiel. Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger 1896, Bd. XII, S. 140. Derselbe: Z. Frage über d. feineren Bau der Spinalganglien und deren Zellen bei Säugetieren. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIV, 1897, Heft 4 u. 5.

⁴⁾ Zusammenfassung in: F. Ramón y Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tomo I, 1899, p. 352. Siehe auch l. c.: Tipos celulares, etc. 1905.

nicht so dicht wie beim Menschen an den Zellkörper an, sondern spinnt sich in etwas lockerer Anordnung weiter von der Zelle hinweg, begleitet von Mantelzellen und von einer dütenförmigen Verlängerung der Kapsel, wodurch das ganze Zellgebilde der Spinalganglienzelle ausgesprochen birnförmig wird. An der Spitze des Kegels, tritt aber der Fortsatz hervor; ein rückläufiger Bogen ist hier gewöhnlich nicht vorhanden. Die starken, weit ausgespannenen Knäuel verleihen den Präparaten aus den nach Cajal behandelten Spinalganglien der genannten Tiere schon bei schwacher Vergrösserung ein eigenartiges Gepräge. Überall zwischen den Zellen sieht man die auffallenden schwarzen Knäuel. Anders beim Menschen. Hier ist die Knäuelbildung im Vergleich zur Katze geradezu rudimentär zu nennen, der Knäuel besteht auch bei den grossen Zellen oft nur aus zwei oder drei Schlingen, oft nur aus leicht welligen Krümmungen, die dann, ohne eigentliche Schlingenbildung, in das bogenförmige rückläufige Stück des Fortsatzes übergehen. (Vergl. Figg. 5—7.) Die Windungen können sich auch auf diesen bogenförmigen Abschnitt bis zu seinem Ende fortsetzen, wodurch natürlich kompliziertere Bilder zustande kommen, die bloss durch Vergleichung der zusammengehörigen Bruchstücke in den Nachbarschnitten klarzustellen sind. Die Ausbildung dieser Knäuel gehört der postfoetalen Periode an. Beim Neugeborenen findet man noch keine Spur einer Knäuelbildung, auch ist hier der rückläufige Bogen des Fortsatzes noch nicht an allen Zellen angelegt, oder wenn auch vorhanden, erst auf ein kurzes Stückchen beschränkt, wie das in den Figg. 8—10 zur Ansicht gebracht ist. Des weiteren habe ich mich bestimmt überzeugen können, dass der Knäuel auch noch bei jüngeren erwachsenen Individuen entschieden einfacher ist, als bei älteren. Daraus kann man also folgern, dass jene merkwürdige Tendenz des Längswachstums, die dem ersten Stücke des Fortsatzes in der postfoetalen Periode innewohnt, nicht nur die Wachstumsenergie des Spinalganglions im ganzen beträchtlich übertrifft, sondern ausserdem auch noch die zeitlichen Grenzen des allgemeinen Wachstums des Organismus überschreitet, daher durch Raumbeschränkung eine allmählich ausgesprochene Knäuelbildung Platz greifen muss. Eine grössere Bedeutung in funktioneller Hinsicht dürfte dieser Schlingenbildung nicht zuzuschreiben sein.

Überall wo der Fortsatz Windungen bildet, finden wir eine Vermehrung der Mantelzellen. Die Windungen sind vollkommen zwischen diese Zellen eingebettet. Wir sehen so die innigsten Beziehungen zwischen dem Fortsatz und den Mantelzellen.

Im Jahre 1897 hat Ramón y Cajal in Verbindung mit F. Oloriz¹⁾ ein interessantes Verhalten an den Spinalganglienzellen der Säuger beschrieben. Es kommt vor, dass eine feine, offenbar dem Sympathicus entstammende Nervenfasern die Kapsel betritt und sich in der aus Mantelzellen gebildeten polaren Anhäufung, die sich um den Glomerulus herum befindet, zwischen den Zellen zu einem komplizierten Geflechte verästelt. Cajal nennt dieses Geflecht *Arborizaciones periglomerulares*.

Bei den Menschen kommen diese Faserverästelungen jedenfalls äusserst selten vor. Ich habe sie trotz sehr gelungener Faserfärbungen nur in sehr wenigen Fällen beobachten können. Fig. 11 zeigt das Bild, das diese Verästelungen an den Silberpräparaten darbieten. Natürlich ist hier das Geflecht in viele Fragmente zerstückelt; man sieht eine Menge kürzerer oder längerer Fasersbruchstücke zwischen den Polzellen und auch weiter zwischen den übrigen Mantelzellen. Die Silberpräparate stehen in dieser Beziehung den Methylenblaubildern beträchtlich nach.

Das wenn auch nur sporadische Vorhandensein dieses Geflechtes scheint mir einen Hinweis darauf zu enthalten, dass die Mantelzellen mehr als einfache Schutzzellen der Nervenzelle sind. Die Gegenwart einer besonderen Innervation dieser Zellen ist nur bei der Annahme verständlich, dass sie eine ganz besondere Funktion haben.

Zellschlingen. Eine merkwürdige Wahrnehmung an den Spinalganglienzellen des Menschen besteht in der Gegenwart von schlingenförmigen Zellfortsätzen, die von dem Zellkörper ausgehend bogenförmig in ihn wieder zurückkehren. (Fig. 12, Mensch). Die Schlingen haben durchaus nicht den Charakter von undeutlich begrenzten Protoplasma-Aufsplitterungen oder von Protoplasmafortsätzen, sondern stellen sich durchaus in der Schärfe von Nervenfortsätzen dar. Sie können flacher oder höher, zarter oder dicker sein und sind manchmal in grösserer Zahl

¹⁾ S. R. y Cajal y F. Oloriz, Los ganglios sensitivos craneales de los mamíferos. Revista trimestral microgr. 1897, Nr. 4.

— 5—6 — an derselben Zelle wahrzunehmen. Diese merkwürdigen henkelartigen Zellanhänge sind zuerst von Cajal gesehen worden. In der von diesem Forscher in Gemeinschaft mit Dalmacio Garcia verfassten Arbeit über die Veränderungen der Nervenzellen bei der Hundswut¹⁾ werden diese Schlingen in Fig. 2 und 5 vom Kaninchen sehr gut abgebildet und auch im Texte unter der nicht gerade glücklich gewählten Bezeichnung *Celulas con protoplasma fenestrada* beschrieben. Cajal ist in jener Arbeit geneigt, diese Form als etwas pathologisches, als das Ergebnis der künstlich gesetzten Erkrankung aufzufassen, von welcher Auffassung er aber in seiner letzten Arbeit (*Tipos celulares etc.* 1905), wo diese Schlingen abermals geschildert werden, zurückgekommen ist. Ich habe diese Schlingen an den Spinalganglienzellen des Menschen, allerdings immer nur als sporadische Erscheinung, stets wahrgenommen, aber nur beim Erwachsenen, niemals beim Kinde. An der Schlingenbildung kann auch der Fortsatz beteiligt sein, in der Weise etwa wie in Fig. 19, dass er sich in einiger Entfernung von der Zelle in zwei gleichstarke Äste teilt, wovon der eine als eigentlicher Fortsatz der Zelle weiterschreitet, der andere dagegen schlingenförmig in die Zelle zurückkehrt, oder auch in der Weise (Figg. 14 und 15), dass gleich am ersten Abschnitt des Fortsatzes, gewöhnlich an einer Stelle, wo er sich krümmt, ein feinerer Nebenast entspringt, der sich zum Zellkörper zurückbegibt. Die Schlingen sind zwischen die Mantelzellen eingeschaltet. In physiologischer Beziehung können wir mit ihnen einstweilen nichts anfangen.

Fortsätze mit Protoplasmalappen. Ein merkwürdiges Verhalten vergegenwärtigt uns Fig. 16. Wir sehen von der Oberfläche des Zellkörpers gegenüber der Ursprungsstelle des Hauptfortsatzes eine zarte Faser entspringen, die sich eine ziemlich ansehnliche Strecke zwischen den Mantelzellen hinschlängelt, um dann in einem merkwürdigen birnförmigen Protoplasmakörper sein Ende zu finden, der der Färbung nach genau aus demselben Protoplasma zu bestehen scheint, wie die Spinalganglienzelle selbst. Ein Kern lässt sich in dem Klumpen nicht nachweisen. In Fig. 17 sehen wir dasselbe Verhalten, nur mit dem

¹⁾ S. R. y Cajal y Dalmacio Garcia, *Las lesiones del retículo de las células nerviosas en la rabia.* Trab. del labor. de invest. biol. de la Univ. de Madrid. T. III. 1904, pg. 224.

Unterschiede, dass der zarte Fortsatz, an dem der Protoplasma-körper hängt, nicht vom Zellkörper selbst, sondern vom Zellfortsatz seinen Ursprung nimmt. Das Bild stellt einen polaren Flachschnitt dar; der Zellkörper selbst ist nicht zu sehen, sondern nur der Anfangsknäuel des Fortsatzes mit den ihn umgebenden Polarzellen. Dieser Befund erinnert an die Beobachtungen von Huber.¹⁾ Dieser Forscher hat mit Hilfe der Methylenblaumethode an den Spinalganglienzellen einiger Amphibien nachweisen können, dass der Nervenfortsatz manchmal gleich nach seinem Ursprung noch innerhalb der Kapsel einige zarte Ästchen abgibt, die schon nach kurzem Verlaufe ungeteilt oder einigemal geteilt in der Gegend der Ursprungsstelle des Fortsatzes mit merkwürdigen scheibenförmigen Verdickungen endigen. — Diese merkwürdigen Protoplasmalappen kommen beim Pferde besonders häufig zur Beobachtung. Sie scheinen, nach den soeben veröffentlichten Beobachtungen Levis²⁾ auch beim Vogel (Taubenembryonen) vorzukommen. Ich möchte die Vermutung aussprechen, dass diese Lappen sekundär abgelöste Teile des Zellprotoplasmas der Spinalganglienzelle sind und dass die Faser, an der sie hängt, ursprünglich eine Zellschlinge war. Ich habe beim Pferde einige Beobachtungen gemacht, die mir für diese Auffassung zu sprechen scheinen. Eine sehr ausführliche Schilderung dieser lappenartigen Fortsätze finden wir bei Cajal (1905). Die Angabe dieses Forschers, dass sie gerade nur beim Menschen häufig sind, bei Säugetieren dagegen selten angetroffen werden, möchte ich dahin berichtigen, dass dies nur für einzelne Säugetiere gilt; beim Pferd sind sie häufiger als beim Menschen.

Multipolare Zellen. Dass sich in den Spinalganglien neben den typischen Unipolarzellen sporadisch auch multipolare Elemente finden, wissen wir seit dem Jahre 1903, als Disse³⁾ in den Spinalganglien des Frosches mit Hilfe der Golgischen Methode solche Zellen nachweisen konnte. Bestätigungen haben

¹⁾ C. Huber, The Spinal Ganglia of Amphibia. Anat. Anzeiger, Bd. XII, 1896, S. 417.

²⁾ G. Levi, Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Spinalganglions. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. Genf 1905, S. 158.

³⁾ J. Disse, Über die Spinalganglien der Amphibien. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. Göttingen 1893, S. 201.

dann geliefert: ich ¹⁾ (1894) für das Hühnchen, Spirlas ²⁾ (1896) für Säugerembryonen, Dogiel ³⁾ (1896, 1897) und Cajal ⁴⁾ (1898) für verschiedene Tiere. Das Schicksal dieser überzähligen Fortsätze konnte aber bisher nicht aufgeklärt werden. Im allgemeinen herrscht die Auffassung vor, dass wir es hier mit dendritenartigen Ausläufern zu tun haben.

Ich habe im Verlaufe vorliegender Untersuchungen diese multipolaren Zellen in den Spinalganglien des Menschen wiedergefunden, allerdings auch hier nur als sporadische Elemente. Die Beobachtungen aber, die ich über das Verhalten dieser Fortsätze machen konnte, weichen von der bisherigen Auffassung sehr beträchtlich ab und lassen sie in einem ganz anderen Lichte erscheinen. Ich finde vor allem, dass diese Fortsätze, von denen man an einem Durchschnitt der Zelle oft sechs, sieben nachweisen kann, durchaus nicht den Charakter von Dendriten haben. Sie stellen sich vielmehr vollkommen in der Glätte und Schärfe echter Nervenfortsätze dar und sind von sehr verschiedener Dicke. Manchmal sind es grobe Balken, viel häufiger aber zarte Fäserchen, die mit einem kleinen hügelartigem Anfangsstück ziemlich unvermittelt von der Oberfläche der Zelle entspringen. Was aber am meisten überrascht, ist das weitere Verhalten dieser Fortsätze (Fig. 18). Geht man ihnen nämlich nach, so findet man, vorausgesetzt, dass sie nicht gleich an ihrem Ursprunge oder nach kurzem Verlauf abgeschnitten sind, dass sie innerhalb der Kapsel, zwischen den Mantelzellen in bogenförmigen und winkligen Anastomosen mit Nachbarfortsätzen ihr Ende finden, und zwar bilden nicht nur je zwei mit einander solche Verbindungen wie es bei den oben beschriebenen Schlingen der Fall ist, sondern es können sich mehrere solche Fortsätze nach einander gegenseitig vereinigen, so dass um die Nervenzelle herum ein zierliches, von der Zelloberfläche weit ab-

¹⁾ M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1904, S. 129.

²⁾ Spirlas, Zur Kenntnis der Spinalganglien der Säugetiere. Anat. Anzeiger, Bd. 11, 1896, S. 629.

³⁾ A. S. Dogiel. Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, S. 140. — Derselbe. Zur Frage über den feineren Bau d. Spinalganglien. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 14, 1897.

⁴⁾ S. R. Cajal y Oloriz, l. c.

stehendes weitmaschiges Gitterwerk zustande kommt. Das Gitter ist, wie gesagt, zwischen die Mantelzellen eingebettet, die an solchen multipolaren Exemplaren eine besonders starke Entwicklung zeigen. Gewöhnlich lassen sich die multipolaren Zellen schon bei schwacher Vergrößerung an der stärkeren Entwicklung des Zellmantels erkennen. Den Bereich der Mantelzellen scheinen diese Fortsätze im allgemeinen nicht zu verlassen.¹⁾

Wir haben also hier eine ganz eigenartige Beobachtung, die meines Wissens im ganzen Nervensystem einzig dasteht. Nirgends konnte bisher, soviel ich weiss, eine derartige schlingenförmige, auf wahrer Anastomose beruhende Verbindung der Fortsätze je einer Zelle unter sich ganz einwandfrei nachgewiesen werden. Dem möglichen Verdachte, dass hier etwas Pathologisches vorliege, muss ich entschieden entgegentreten. Übrigens dürfte schon ein Blick auf Fig. 24 die Grundlosigkeit dieses Verdachtes ergeben; derartige Bilder können doch durch pathologische Vorgänge kaum entstehen. Diese schlingenförmigen Fortsätze geben uns sowohl nach der physiologischen, wie nach der histogenetischen Seite hin Rätsel auf. Die gewöhnliche Art der Erklärung über die Entstehung der Dendriten kann hier nicht zutreffen. Sie können unmöglich nach Art der gewöhnlichen Dendritenbildung als freie Auswüchse vom Zellkörper entstehen, da man sich dabei ihre sekundäre Verbindung nicht recht vorstellen könnte. Naheliegender ist die Annahme, dass sie durch peripherische Dehiscenzen, nach Art der Entstehung der Bogengänge des membranösen Labyrinthes zustande kommen. Eine prinzipielle Bedeutung für die grossen Fragen des elementaren Aufbaues des Nervensystems kommt diesen Verbindungen nicht zu, da es sich nicht um Anastomosen von Nachbarzellen mit einander, sondern um Verbindungen im Bereich einer und derselben Zelle handelt. — Ich bemerke, dass diese anastomosierenden Fortsätze auch in den Ganglien der Hirnnerven, und zwar sowohl in den spinalganglienartig gebauten, wie in den nach Art der sympathischen Ganglien beschaffenen anzutreffen sind.

¹⁾ Die multipolaren Elemente, die Cajal als células multipolares con dendritas recias y cortas beschreibt, habe ich in meinen Präparaten aus den Spinalganglien nicht wahrnehmen können, dagegen sie als gewöhnliche Zellform in den Hirnnervenganglien vom sympathischen Typus beobachtet.

Das Verhalten des Fortsatzes beim Pferde. Eine merkwürdige Eigenart besteht bezüglich des Fortsatzes beim Pferde. Multipolare Zellen kommen hier nach meinen Beobachtungen nicht vor, dagegen finden wir als sehr häufige Erscheinung, dass der Fortsatz bald nach seinem Ursprung innerhalb der polaren Anhäufung von Mantelzellen während seiner Windungen eine Reihe von stärkeren und schwächeren Nebenästen abgibt, die sich merkwürdigerweise miteinander und mit dem Fortsatze anastomotisch verbinden und so ein geschlossenes Reticulum bilden. Es entspricht dieses Reticulum dem oben beschriebenen Gitterwerk der multipolaren Zellen beim Menschen, nur mit dem Unterschied, dass sich das Gitter hier nicht um die ganze Zelle ausbreitet, sondern sich auf die Polgegend beschränkt, die allerdings wegen der starken Anhäufung der polaren Mantelzellen dem Gitter eine grosse Ausdehnung gestattet. Auch ist diese Gitterbildung hier viel häufiger, als diejenige beim Menschen; ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich behaupte, dass etwa bei jeder zweiten Zelle dieses merkwürdige Verhalten besteht. Vollständige Anschauungen des ganzen Gitterwerkes erhält man niemals an den Schnitten; immer liegen nur Fragmente vor, wie sie in den Figg. 19 und 20 zur Ansicht gebracht sind. Sehr häufig kommen auch Schlingenbildungen am Fortsatze vor, entweder in Form von Seitenschlingen, d. h. von schwächeren Nebenästen, die sich bald wieder mit dem Fortsatz vereinigen (Fig. 21—23), oder in der Form, dass sich der Fortsatz buchstäblich in zwei oder mehr gleichstarke Äste aufsplittert, die sich schon nach kurzem Verlauf wieder vereinigen (Fig. 24). Es sind dies recht auffallende Befunde, die physiologisch einstweilen nicht verwertet werden können.

Budapest, den 28. März 1906.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX und X.

- Fig. 1 u. 2. Spinalganglienzellen vom Menschen, ohne Knäuelbildung des Fortsatzes.
- Fig. 3. Katze, Fig. 4 Hund.
- Fig. 5—7. Mensch. Der Fortsatz zeigt eine zunehmende Knäuelbildung. In Fig. 7 ein Leukocyt zwischen Zelloberfläche und Mantelzellen.
- Fig. 8—10. Spinalganglienzellen vom Neugeborenen.
- Fig. 11. Mensch. Nervenendigungen zwischen den Mantelzellen (Terminaciones periglomerulares von Cajal). Zwischen Zelloberfläche und Mantelzellen zwei Leukocyten.
- Fig. 12—15. Mensch. Zellschlingen.
- Fig. 16 u. 17. Mensch. Lappenförmiger, an einer dünnen Faser hängender Anhang der Zellen. In Fig. 16 geht die Faser vom Zellkörper, in Fig. 17 vom Fortsatz aus.
- Fig. 18. Mensch. Multipolare Spinalganglienzelle mit anastomotischer Verbindung der Fortsätze.
- Fig. 19 u. 20. Pferd. Flachschnitt aus der polaren Gegend; die Zelle selbst ist nicht mehr getroffen, dagegen sieht man Fragmente der Verstärkung des Fortsatzes.
- Fig. 21—23. Pferd. Schlingenbildungen am Fortsatz. Die umgebenden polaren Mantelzellen sind weggelassen.

Sämtliche Zellen sind mit dem Zeichenapparat und nach Präparaten gezeichnet, die mit der Cajalschen Ammoniak-Silbermethode hergestellt sind.