- Fig. 8, 9, 10 von der Katze, Theile des Zelleibes, in denen die Fädchen, soweit sie in den sehr dünnen Schnitten enthalten, ein gezeichnet sind. Figur 9 aus einer grob- und dicht-scholligen Zelle. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Im oberen Theil von Figur 10 ist die fragliche körnige Structur der Interfilarmasse angedeutet.
- Fig. 11. Ebenso, vom Rind. Links Eintrittsstelle der Nervenfaser, durch die Mitte geschnitten. Ebenso behandelt.
- Fig. 12. Vom Rind, Sublimat, progressive Hämatoxylinfärbung. Eintrittsstelle mit fibrillärer Einstrahlung.
- Fig. 14. Eine grobschollige Zelle mit deutlich concentrischer Structur, Chromsäure. Katze.
- Fig. 15. Eine kleinere, dichtgebaute Zelle, Kaninchen, Sublimat-Eisenhämatoxylin, in der die Körner und Fäden, sowie die concentrische Structur noch erkennbar sind. Sublimat-Eisenhämatoxylin.
- Fig. 16. Aus dem Rückenmark des Dorsches, Sublimat-Eisenhämatoxylin, sehr feine Schnitte durch Abgangsstellen von Fortsätzen von Nervenzellen. Schollen und fibrilläre Structur.
-

Die Structur der Nervenzellen der Retina.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Universität St. Petersburg.

Hierzu Tafel XX.

In letzter Zeit hat die Frage über die Structur der Nervenzellen wiederum das Interesse vieler Forscher erregt, welche sich mit dem Studium des Nervensystems beschäftigen, und dank den Arbeiten Nissl's¹⁾ und der von ihm in die histologische Technik

1) Fr. Nissl, Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde, ref. im Neurolog. Centralbl. Jahrg. 3, 1885. Ueber den Zusammenhang von Zellstructur und Zellfunktion. Tagebl. d. Naturforschervers. zu Köln, 1889. Die Kerne des Thalamus beim Kaninchen, Tagebl. d. Naturforschervers. zu Heidelberg, 1890. Mittheilungen zur Anatomie der

eingeführten Färbmethode der Nervenzellen ist unsere Kenntniss in dieser Hinsicht jetzt bedeutend fortgeschritten.

Die frühere, von M. Schultze aufgestellte Lehre über die fibrilläre Structur der Zellsubstanz der Nervenzellen ist gegenwärtig, dem Anscheine nach, durch eine andere ersetzt, nach welcher das Vorhandensein von Fibrillen in dem Sinne, wie M. Schultze sie noch annahm, nicht mehr anerkannt wird.

Nissl und nach ihm eine ganze Reihe von Forschern (Schaffer¹⁾, Quervain²⁾, Lenhossék³⁾ u. And.), welche seine Färbmethode anwandten, haben gezeigt, dass zu dem Bestande verschiedener Zellen des Centralnervensystems (der motorischen Zellen, der Purkinje'schen Zellen, der grossen Zellen des Ammonhorns u. s. w.) zwei von einander ganz verschiedene Substanzen gehören, — färbbare und nicht färbbare. Die erstere Substanz kann je nach dem Orte, von wo die gegebene Nervenzelle her stammt, in Körnern verschiedener Grösse und Gestalt erscheinen, als Körnergruppen, Körnerreihen oder Körnerfäden, welche wieder aus kleinen Körnern zusammengesetzt sind u. s. w.; die zweite Substanz besteht, dem Anscheine nach, aus hellen sich nicht färbenden Pünktchen, welche den Zellen, wie Lenhossék sagt, ein schaum- oder wabenartiges Aussehen geben. In einem seiner letzten Artikel macht Nissl sogar den Versuch, auf Grund dessen, je nach dem, in welcher Form die sich färbende Substanz in den Nervenzellen auftritt, in Form eines Netzes, in Streifen, kleinen Körnchen u. s. w., die Zellen des

Nervenzelle, Allgem. Zeitschr. f. Psychiatric, Bd. 50, 1894. Ueber eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane speziell zur Feststellung der Lokalisation d. Nervenzellen, Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychiatric, Bd. 17, 1894. Ueber Rosin's neue Färbmethode des gesamten Nervensystems etc. Neurolog. Centralbl., Jahrg. 13, 1894. Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele, Neurologisches Centralblatt, Jahrg. 14, Nr. 2 u. 3, 1895.

1) K. Schaffer, Kurze Anmerkung über die morphol. Differenz des Axencylinders im Verhältnisse zu den protopl. etc., Neurolog. Centralblatt, Jahrg. 12, 1893.

2) F. Quervain, Ueber die Veränderungen des Centralnervensystems bei experimenteller Kachexia thyreoptiva der Thiere, Virchow's Archiv, Bd. 133, 1893.

3) M. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin, 1895.

Centralnervensystems in mehrere gesonderte Gruppen einzutheilen.

Ohne auf eine genaue Beschreibung aller Data, die hinsichtlich der Structur der Zellen des Centralnervensystems mit Hilfe der Färbung nach der Methode Nissl's gewonnen worden sind, näher einzugehen, da das die Grenzen dieses Artikels überschreiten würde, bemerke ich nur, dass die Mehrzahl der Forscher der neuesten Zeit im Körper der Nervenzellen das Vorhandensein von Fäden bestreitet, welche, wie es M. Schultze, Ranvier u. And. annahmen, aus dem Körper einer jeden Zelle in deren Fortsätze übergehen sollen, von dessen Richtigkeit mich jedoch sowohl meine früheren, wie auch gegenwärtigen Beobachtungen überzeugt haben.

Einige Forscher, namentlich Schaffer und Lenhossék, finden ausserdem, dass man bei Benutzung der Nissl'schen Färbmethode die Möglichkeit erlangt, äusserst deutlich den Unterschied in der Structur des Axencylinders und der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen wahrzunehmen: die chromophilen Körperchen befinden sich in unbedeutender Anzahl in den Protoplasmafortsätzen, wo sie das Aussehen von schmalen, langen und am Ende zugespitzten Stäbchen annehmen, während der Axencylinderfortsatz selbst, sowie auch die konusartige Verdickung, mit welcher er von der Zelle ausgeht, diese Körperchen nicht enthält und ganz homogen erscheint; die gleichmässige Basis des Konus theilt sich von der granulirten Masse des Zellkörpers durch eine concave, scharf begrenzte Linie ab, in Folge dessen man ohne Mühe den Anfang des Axencylinderfortsatzes von den Protoplasmafortsätzen der Zelle unterscheiden kann. In diesem Unterschiede in der Structur zwischen dem Axencylinder und den Protoplasmafortsätzen sehen die obengenannten Forscher noch eine Bestätigung zu Gunsten der Meinung, dass der Axencylinder nicht als Bestandtheil, sondern nur als Product der Nervenzelle angesehen werden darf, während die Dendriten im Gegentheil mit dem Zellkörper eigentlich eins sind und zum Zellkörper gehören. In einem meiner¹⁾ früheren Artikel habe ich darauf

1) A. Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Axencylinder-(Nerven-)Fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten), Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XLI, 1893.

hingewiesen, dass in den Nervenzellen der Retina, welche von Methylenblau gefärbt werden, die fibrilläre Structur deutlich zu Tage tritt. In Anbetracht der soeben angeführten Thatsachen über die Structur der Nervenzellen erregte es mein Interesse, mich davon zu überzeugen, ob wirklich die von mir in den Nervenzellen der Retina beschriebenen Fäden, Fibrillen, existiren, oder ob sie nichts anders darstellen als Körnerreihen einer chromophilen Substanz. Auf das Nichtvorhandensein von dergleichen Fibrillen weisen, dem Anscheine nach, die noch nicht publicirten Beobachtungen L. B a c h's hin, deren Resultate Lenhossék¹⁾ in folgender Weise resumirt: „Ich will es aber nicht unerwähnt lassen, dass nach noch unveröffentlichten Untersuchungen, die Herr Privatdocent L. B a c h hier unlängst mit Hülfe der Thionin und der Nissl'schen Färbung an den Ganglienzellen der Netzhaut vorgenommen hat, diese durchaus keine fibrilläre Zusammensetzung haben, sondern im Wesentlichen einen ähnlichen Bau, wie er in den verschiedensten Modificationen den anderen Nervenzellen des Centralnervensystems zukommt. Auch sie bestehen aus einer schwach färbbaren Grundsubstanz und darin eingeschlossen aus stark tingibeln Knötchen, welch' letztere sich in den Anfangstheil der Dendriten, nicht aber in den Nervenfortsatz erstrecken.“

Alles das bewog mich, noch einmal die Structur der Nervenzellen der Retina zu untersuchen, zu welchem Zweck ich die Netzhaut der Vögel (Eule, Adler u. and.) erwählte. Bei der Färbung der Retina mit Methylenblau nach der von mir veränderten Methode bemerkte ich, dass dieses Färbmittel es ermöglicht, ausserordentlich deutlich und klar die Bestandtheile der Nervenzellen zu erkennen, und wenigstens hinsichtlich der Retina die Färbmethode Nissl's vollständig ersetzt²⁾. Ich werde meine Färbmethode hier nicht weiter auseinandersetzen, da sie bereits in meinen früheren Artikeln genügend genau beschrieben worden ist, — ich füge nur Folgendes hinzu: die Retina muss mit der Nervenfaserschicht dem Beobachter zugewandt auf das Objectiv-

1) L. c. p. 146.

2) Ich bemerke, dass dies nach den im I. Berliner anatomischen Institute von den Herren Dr. E. Flatau und Prof. Dr. Argutinsky (Kasan) gewonnenen Erfahrungen auch für die Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes gilt.

Waldeyer.

glas gelegt werden, damit mit der Retina stets eine grössere oder geringere Menge vom Glaskörper in Verbindung bleibe und die Methylenblaulösung mit der Netzhaut nicht in unmittelbare Berührung komme. Gewöhnlich genügt eine Einwirkung einer $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{16}$ ‰ Lösung von Methylenblau innerhalb 20—40 Minuten, damit viele Nervenzellen der inneren und der mittleren gangliösen Schicht der genannten Haut die gehörigen Färbungen erlangen.

Zur genaueren Bestimmung der Zeitdauer, wann das Präparat fixirt werden soll, ist es am besten, nach gewissen Zeitintervallen das Präparat, ohne es natürlich mit einem Deckgläschen zu bedecken, unter dem Mikroskop mit schwachen Objectiven zu betrachten. Die der Retina auf dem Objectträger einmal gegebene Lage darf während der ganzen Färbungszeit nicht verändert werden. Ferner muss das Fixiren des Präparats mit der Lösung von pikrinsaurem Ammoniak ¹⁾ auf dem Objectträger selbst durch einige (5—6) Tropfen der genannten Lösung im Verlaufe von 3—4 Stunden geschehen, wonach zu der pikrinsauren Ammoniaklösung einige Tropfen einer Mischung dieser Lösung mit Glycerin hinzugefügt werden, worauf das Präparat 18—20 Stunden stehen gelassen wird; nach Verlauf dieser Zeit wird dasselbe endgültig in die genannte Mischung eingeschlossen.

Es ist selbstverständlich, dass man oft die Färbemethode ein wenig verändern muss — stärkere oder schwächere Lösungen des Methylenblaus benutzen, sie kürzere, oder, im Gegentheil, längere Zeit einwirken lassen muss u. s. w. Alle diese Details bei der Färbung, von deren pünktlicher Anwendung nicht selten das Gelingen der Färbung selbst abhängt, sind schwer zu beschreiben und können nur durch langjährige Erfahrung kennen gelernt werden. Wahrscheinlich ist hierin auch der Grund der Meinungsverschiedenheiten über die Resultate der Untersuchungen verschiedener Beobachter, welche an einem und demselben Objecte und nach ganz gleicher Methode arbeiten, zu suchen.

Meiner Meinung nach besitzt die in Kürze angeführte Methode, die Structur der Nervenzellen zu erforschen, wenigstens

1) Das pikrinsäure Ammoniak, welches zur Bereitung der Fixirlösung dient, muss Form von ziemlich grossen nadelförmigen Krystallen von oranger oder gelber Farbe haben

hinsichtlich der Retina, viel grössere Vorzüge als die Methode Nissl's. Wenn wir die erstere anwenden, so unterziehen wir erstens die Zellen nicht der complicirten Behandlung, welcher sie bei der Färbung nach der Methode Nissl's unterworfen werden, und ausserdem erfolgt die Tingirung gewisser Bestandtheile der Zelle noch bei deren Leben, denn man kann kaum annehmen, dass in einer so kurzen Zeit, wie 20—40 Minuten, bei Einhaltung von zur Erhaltung des Lebens der Zellen günstigen Bedingungen, ein vollständiges Absterben derselben erfolgen sollte. Zu Gunsten der Annahme, dass die Färbung noch beim Leben der Zelle erfolgt, spricht im gegebenen Falle auch der Umstand, dass einige Zellen schon nach 5—10 Minuten, vom Anfang der Färbung an gerechnet, vollständig gefärbt erscheinen, und wenn ich die Färbung 20—40 Minuten lang fortsetzte, so geschah dieses nur deshalb, um möglichst viel Zellen gefärbt zu erhalten. Zweitens gewährt ferner die genannte Färbmethode die Möglichkeit, die ganze Zelle mit allen ihren Fortsätzen in vollständiger Integrität zu beobachten, wobei man fast in jeder Zelle ohne Mühe den Axencylinderfortsatz aufsuchen und ihn in der Schicht der Opticusfasern der Retina weit verfolgen kann. Drittens endlich ist diese Färbungsmethode verhältnissmässig einfach und erfordert keinen grossen Zeitverlust.

Anfangs bediente ich mich zur Erforschung nur der Structur der grossen multipolaren Zellen der inneren gangliösen Schicht der Retina der Eule, des Falken und des Adlers. Die langen Protoplasmafortsätze der genannten Zellen verzweigen sich in der inneren reticulären Schicht in einem Niveau und bilden ein dichtes Geflecht, welches sich ungefähr im unteren Drittel der genannten Schicht befindet. Der Axencylinderfortsatz beginnt mit einer grossen konusförmigen Verdickung unmittelbar vom Zellkörper oder aus irgend einem Protoplasmafortsatze der Zelle; er krümmt sich unter einem Winkel, tritt in die Nervenfaserschicht ein, wo er Marksheide erhält und kann eine lange Strecke weit verfolgt werden. Die beschriebenen Zellen gehören zu einem besonderen Typus von Zellen der inneren gangliösen Schicht und erinnern ihrer Form und Grösse nach in gewissem Grade an die motorischen Zellen des Rückenmarks.

Gewöhnlich kann man wahrnehmen, dass nicht alle diese Zellen sich gleichzeitig färben, sondern dass anfangs nur eine

kleine Anzahl derselben tingirt wird, darauf nimmt diese Anzahl immer zu. In Folge dessen finden wir an jedem Präparate unter den Zellen eines gegebenen Typus solche von verschiedenen Perioden der Einwirkung des Methylenblaus und erlangen die Möglichkeit, Schritt für Schritt zu beobachten, welche Bestandtheile des Zellkörpers zu allererst der Färbung unterworfen werden und wie nach und nach, je nach der Dauer der Einwirkung der Färbesubstanz auf die Zellen, immer neue und neue Bestandtheile des Zellkörpers hervortreten. Die ganze Einwirkungszeit des Methylenblaus auf die Zellen des gegebenen Typus, im Verlaufe welcher sich allmählich das Bild des inneren Baues dieser oder jener Zelle verändert, kann man am geeignetsten in drei gesonderte Perioden eintheilen. In jeder Periode erfolgt die Färbung nur gewisser Bestandtheile des Zellkörpers und demgemäss erhält die Zelle ein anderes Aussehen.

Die Färbung der Zelle beginnt meistens am Zellkörper selbst und geht dann allmählich auf dessen Fortsätze über, oder seltener, sie beginnt zuerst von den Protoplasmafortsätzen oder dem Axencylinderfortsatze aus und wird durch dieselben auf den Zellkörper übertragen, oder aber endlich, die Färbung des Zellkörpers sowohl, als auch von dessen Fortsätzen erfolgt gleichzeitig. In ersteren beiden Fällen wird die Zelle ungleichmässig gefärbt und je nachdem, welche Theile der Zelle zuerst gefärbt werden, erscheinen diese Theile am Schlusse der gegebenen Periode intensiver gefärbt. In letzterem Falle schreitet die Färbung der Zelle selbst, sowie ihrer Fortsätze mehr oder weniger gleichmässig auf die Zelle fort.

I. Periode (Fig. 1). Zu Anfang dieser Periode der Färbung bemerken wir gewöhnlich, dass im Zellkörper zu allererst eine geringe Anzahl sehr kleiner blau gefärbter Körnchen erscheint, welche sich meistens im Centraltheil der Zelle um den Kern concentriren, während im übrigen Theil des Zellkörpers gar keine oder nur vereinzelte Körnchen angetroffen werden (Fig. 1 A). Einige Körnchen erscheinen intensiver gefärbt, andere schwächer. Die Anzahl der durch das Methylenblau sich färbenden Körnchen nimmt allmählich immer zu, — sie erscheinen nicht nur in der peripherischen Schicht des Zellkörpers, sondern auch in den Protoplasmafortsätzen und in der konusförmigen Verdickung, mit welcher der Axencylinderfortsatz anfängt; schliesslich erscheint

der ganze Zellkörper mit einer unzählbaren Menge solcher Körnchen angefüllt, in Folge dessen die Zelle selbst ein körniges Aussehen erlangt.

In diesem Stadium der Färbung, wann die ganze Zelle körnig erscheint, kann man dennoch wahrnehmen, dass in der peripherischen Zone des Zellkörpers, wie auch in den dicken Protoplasmafortsätzen und in dem Konus des Axencylinderfortsatzes eine viel geringere Anzahl Körnchen vorhanden ist, als in dem centralen Theil des Zellkörpers (Fig. 1 A).

Die Breite der heller bleibenden peripherischen Zone ist nicht in jeder einzelnen Zelle eine gleiche: an den Stellen, wo die Protoplasmafortsätze und der Axencylinderfortsatz von der Zelle ausgehen, erscheint diese Zone breiter, an den übrigen Stellen aber oft sehr schmal. Von dem stärker gefärbten Theil des Zellkörpers zeichnet sich die hellere peripherische Zone zuweilen durch eine nicht besonders scharf begrenzte krumme Linie ab.

Die zwischen den Körnchen vorhandenen Zwischenräume sind, dem Anscheine nach, mit einer gleichmässigen Grundsubstanz ausgefüllt, welche ganz ungefärbt bleibt. In dem mittleren Theil der Zelle und um den Kern herum sind die mit der Grundsubstanz angefüllten Zwischenräume kaum bemerkbar, in der peripherischen Zone, in den Protoplasmafortsätzen und in dem Konus des Axencylinderfortsatzes dagegen sind sie viel grösser.

Auf solche Weise ist die sich färbende chromophile Substanz, wie auch die sich nicht färbende Grundsubstanz in der Zelle ungleichmässig vertheilt: erstere concentrirt sich vorzugsweise im mittleren, centralen Theil des Zellkörpers, die letztere aber befindet sich in grösserer Menge in der peripherischen Zone der Zelle, in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes.

Gewöhnlich findet in der beschriebenen Zeit der Zellenfärbung in der Vertheilung der chromophilen Körnchen keine Regelmässigkeit statt: die Zelle erscheint anfangs mehr oder weniger körnig (Fig. 1 A), aber bald darauf verändern die Körnchen ihre ursprüngliche Lage und fangen an sich in Reihen, Fäden, zu vertheilen, wobei einige Körnchen sich oft ein wenig

verlängern und das Aussehen von kurzen Stäbchen mit zugespitzten Enden annehmen (Fig. 1 *B, C*). Die Fäden, welche aus solchen Körnchen zusammengesetzt sind, durchkreuzen sich im Zellkörper in verschiedenen Richtungen, begeben sich sodann einander mehr oder weniger parallel zu den Polen der Zelle und treten sowohl in die Protoplasmafortsätze, wie auch in den Konus des Axencylinderfortsatzes ein (Fig. 1 *B* und *C*). In den Protoplasmafortsätzen liegen die Körnchenreihen in allen dicken Aestchen fast dicht bis zu den Endverzweigungen, welche das Aussehen von sehr feinen, varicösen Fäden haben; im Axencylinderfortsatz kann man sie nur bis zur Spitze des Konus, mit welchem er von der Zelle oder von einem Protoplasmafortsatze aus beginnt, deutlich wahrnehmen.

In dem mittleren Theil des Zellkörpers liegen die Körnchenreihen dichter bei einander, als in der peripherischen Schicht der Zelle und in deren Fortsätzen und lagern sich oft concentrisch um den Kern herum; bei Veränderung der Vocaldistanz kann man zuweilen deutlich wahrnehmen, dass sie über dem hellen, nicht gefärbten Kern verlaufen (Fig. 1 *B* und *C*). Dem Anscheine nach sind die Körnchenreihen im Axentheil der Protoplasmafortsätze einander mehr genähert, als an der Peripherie der letzteren. Gewöhnlich befinden sich die Körnchen, welche zum Bestand der Reihen gehören, so dicht aneinander, dass es oft, sogar bei starken Immersionen, fast unmöglich ist, die Zwischenräume zwischen ihnen zu unterscheiden und mit voller Bestimmtheit zu sagen, dass man im gegebenen Falle keine Fäden (Fibrillen), sondern nur eine Reihe mit einander nicht verbundener Körnchen vor sich hat.

Gleichzeitig mit der Veränderung der Lagerung der chromophilen Körnchen ändert sich auch das Aussehen der die Zwischenräume zwischen den Körnchenreihen ausfüllenden Grundsubstanz, welche in Form von hellen, nicht gefärbten Streifen erscheint. In Folge dessen scheint der ganze Körper der Zelle in verschiedenen Richtungen mit Reihen gefärbter Körnchen und, zwischen denselben, mit ungefärbten Streifen durchsetzt (Fig. 1 *B* und *C*).

Bald darauf verschwindet allmählich die soeben beschriebene Regelmässigkeit in der Lagerung der chromophilen Körnchen: die kleinen Körnchen fliessen gleichsam in grössere, intensiv ge-

färbte Körner zusammen, welche anfangs in geringer Anzahl zwischen den Körnchenreihen erscheinen, aber nach und nach nimmt ihre Anzahl in grösserem oder geringerem Maasse zu und schliesslich ist der ganze Zellkörper mit ihnen angefüllt, in Folge dessen die Zellsubstanz selbst ein grobkörniges Aussehen annimmt (Fig. 1 D). Die Zwischenräume zwischen den grossen Körnern werden von kleinen Körnchen und der nicht gefärbten Grundsubstanz eingenommen.

Die chromophilen Körner befinden sich nicht nur im Zellkörper, sondern auch in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes, wobei sie in den Fortsätzen und in der peripherischen Schicht der Zelle in geringerer Anzahl und ein wenig kleiner, als im mittleren Theil des Zellkörpers vorhanden sind (Fig. 1 D). Mit dem Erscheinen der chromophilen Körner im Zellkörper ist die erste Periode der Einwirkung des Methylenblaus beendet.

Die ganze Periode kann man als „Granula-Periode“ bezeichnen, da sie dadurch charakterisirt wird, dass die sich färbende Substanz der Nervenzellen die Form von Körnchen und Körnern annimmt.

Was den Kern der Zelle anbetrifft, so bleibt er in der Granula-Periode entweder ganz ungefärbt, oder er färbt sich gleichmässig schwach blau; ungefärbt bleibt nur die schmale peripherische Schicht des Kerns, welcher sich aus diesem Grunde von dem mittleren Theil des Zellkörpers durch diesen hellen Ring scharf abgrenzt. In dem Falle, dass der Kern gefärbt ist, kann man oft in demselben ein intensiver gefärbtes Kernkörperchen und einige Klümpchen Nuclein wahrnehmen.

Hier muss ich bemerken, dass sowohl in dieser, wie auch in den übrigen Perioden der Einwirkung der Färbsubstanz der Kern, falls er sich überhaupt färbt, in den mit pikrinsaurem Ammoniak fixirten Präparaten immer eine violette Färbung mit mehr oder weniger starker rosa Schattirung annimmt, während die chromophile, sich färbende Substanz des Zellkörpers eine violette Färbung mit vorherrschend blauer Nüance erhält.

Die II Periode der Zellfärbung wird dadurch charakterisirt, dass in dieser Periode sowohl die Körnchen, wie auch die

Körner sich im Zellkörper in intensiv gefärbten Schollen von verschiedener Grösse und Form ansammeln, wodurch die Zelle ein fleckiges, oder nach der treffenden Bezeichnung Lenhossék's ein tigerfellartiges Aussehen erhält (Fig. 2). Die Form der chromophilen Schollen in verschiedenen Zellen des beschriebenen Typus und sogar in ein und derselben Zelle pflegt eine sehr mannigfaltige zu sein. Gewöhnlich erscheinen die Schollen als Gebilde von runder, ovaler oder unregelmässig eckiger Form, oder sie haben die Form von Kommas, Haken, Dreiecken, Vielecken, mehr oder weniger in die Länge gezogenen Spindeln u. a. (Fig. 2). Die beschriebenen Gebilde sondern sich entweder scharf von der schwach gefärbten oder ungefärbten Grundsubstanz der Zelle ab, oder sie erscheinen an ihrem Rande schwächer gefärbt, in Folge dessen ihr Contour auch nicht so klar hervortritt.

Die Grösse der chromophilen Schollen kann eine verschiedene sein: neben kleinen Schollen trifft man in ein und derselben Zelle, wie dieses aus Fig. 2 ersichtlich ist, Schollen von ziemlich bedeutendem Umfang an. So viel ich beobachten konnte, sind überhaupt die Schollen, welche sich im mittleren Theil des Zellkörpers befinden, grösser, als die in der peripherischen Schicht der Zelle vorhandenen, wobei diese Grösse, dem Anscheine nach, bis zu einem gewissen Grade von der Anzahl der Schollen abhängt — je mehr Schollen sich in einem Zellkörper vorfinden, desto kleiner sind sie und umgekehrt. Was ihre Anzahl betrifft, so ist dieselbe gewöhnlich im centralen Theil des Zellkörpers und um dessen Kern herum viel bedeutender, als in der peripherischen Schicht der Zelle.

Wenn man die Structur der Schollen mit starken Objectiven betrachtet, so kann man wahrnehmen, dass fast jede Scholle, ausgenommen nur die sehr kleinen Schollen, je nach ihrer Grösse, aus einer oder mehreren Gruppen von Körnern besteht, welche, wie schon oben bemerkt, am Schlusse der ersten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zelle, erscheinen. Mehrere Körnergruppen sammeln sich an einer Stelle in einen Haufen an und bilden die grossen Schollen, während die kleinen Schollen nur aus einer Körnergruppe bestehen. In den grossen Schollen entstehen zwischen den Körnergruppen zuweilen kleine Zwischenräume,

welche oft den Eindruck von hellen Fleckchen oder kleinen Vacuolen machen.

Gewöhnlich sind die chromophilen Schollen in den Zellen des beschriebenen Typus in verschiedener Weise vertheilt: man findet sie in der Grundsubstanz des Centraltheils des Zellkörpers zerstreut, wobei sie sich in grösserer Menge, vorzugsweise um den Kern der Zelle, concentriren. Ferner, nimmt häufig der ganze centrale Theil des Zellkörpers eine eckige Form an, wie dieses aus Fig. 2 *C* ersichtlich ist, wobei die Ecken den der peripherischen Schicht des Zellkörpers ausgehenden Fortsätzen zugewandt zu sein pflegen; in solchen Fällen gruppiren sich die chromophilen Schollen vorzugsweise in den Winkeln des bezeichneten Theils des Zellkörpers. Oft trifft man Zellen an, in deren Centralabschnitt die Schollen in regelmässigen concentrischen Reihen um den Kern auftreten, oder, man findet eine solche Anordnung der Schollen nur in der Nähe des Kerns, und im übrigen Theil des inneren Abschnitts der Zelle liegen die Schollen in Reihen, welche den Fortsätzen der Zelle zugewandt sind (Fig. 2 *G* und *H*). Endlich haben die chromophilen Schollen in vielen Zellen eine mehr oder weniger regelmässige vieleckige Form und sind im ganzen mittleren Theil des Zellkörpers gleichmässig vertheilt; in Folge der beschriebenen Anordnung und Form der Schollen nehmen die von der Grundsubstanz angefüllten Zwischenräume die Form eines Netzes an und die Zelle selbst, wie dieses aus Fig. 2 *A* ersichtlich ist, erhält dadurch ein ganz eigenthümliches Aussehen. In der peripherischen Schicht des Zellkörpers nehmen die Schollen oft die Form von Spindeln an, deren Enden den Fortsätzen zugewandt zu sein pflegen. Einige der spindelförmigen Körperchen gruppiren sich zuweilen an der Oberfläche der peripherischen Zellschicht dicht bei einander, so dass ihre verjüngten Enden sich gleichsam berühren, in Folge dessen die ganze Zelle, wie dies aus Fig. 2 *B* und *E* ersichtlich ist, von einer dünnen, intensiv gefärbten und stellenweise verdickten Linie begrenzt erscheint.

In der beschriebenen Periode der Färbung tritt die periphere Schicht des Zellkörpers in vielen Zellen äusserst deutlich nach Art einer weniger intensiv gefärbten, bald breiteren, bald schmaleren Zone hervor, welche vom mittleren Theil des Zellkörpers durch eine gebrochene Linie abgegrenzt wird (Fig. 2 *B* und *C*). Von der Dicke der genannten Schicht der Zelle und von ihrem

Verhalten zu dem centralen Abschnitt des Zellkörpers kann man sich am besten aus beiliegenden Abbildungen (Fig. 1 und 2) eine Vorstellung machen.

Nachdem ich mich mit der Anordnung der chromophilen Schollen im Zellkörper bekannt gemacht hatte, richtete ich meine Aufmerksamkeit auf ihre Vertheilung in den Fortsätzen und bemühte mich dabei die Frage zu lösen, ob wirklich, wie dieses Nissl, Schaffer, Lenhossék und And. behaupten, die sich färbende Substanz im Konus des Axencylinderfortsatzes nicht vorhanden ist und auf solche Weise zwischen ihm und den Protoplasmafortsätzen nicht allein ein morphologischer, sondern auch ein anatomischer Unterschied besteht. Die von mir in Anwendung gebrachte Methode der Färbung der Nervenzellen, durch welche die chromophilen Schollen sich sehr intensiv färben, gewährt die Möglichkeit sich ohne Mühe mit der Vertheilung der Schollen in den Fortsätzen der Zellen bekannt zu machen.

Die Protoplasmafortsätze, an deren Bildung hauptsächlich die peripherische Schicht jeder Zelle Antheil nimmt, sind, gleich dem Axencylinderfortsatz, mehr oder weniger scharf abgegrenzt, je nach dem, wie scharf die genannte Schicht von dem eine grosse Menge chromophiler Substanz enthaltenden mittleren Theil des Zellkörpers abgegrenzt ist (Fig. 2). Da die Breite der peripherischen Schicht in einer und derselben Zelle gewöhnlich veränderlich zusein pflegt, so scheint es oft, wie es am deutlichsten aus den beiliegenden Abbildungen ersichtlich ist, als ob einige Protoplasmafortsätze, wie auch der Konus des Axencylinderfortsatzes mit ihrer Basis mehr oder weniger tief in den mittleren Theil des Zellkörpers hineinragen und oft von demselben durch eine gebrochene Linie abgegrenzt werden. Meinen Beobachtungen nach existirt in dieser Hinsicht gar kein scharfer Unterschied zwischen den Protoplasmafortsätzen und dem Axencylinderfortsatze der Zelle.

Die chromophilen Schollen in den Protoplasmafortsätzen, wie auch diejenigen in der peripherischen Schicht des Zellkörpers haben eine verhältnissmässig geringe Grösse und erscheinen meistens als Gebilde von runder oder ovaler Form, oder in

Gestalt von mehr oder weniger langen Spindeln, zuweilen aber auch in Form von Dreiecken. In den Protoplasmafortsätzen gewisser Zellen trifft man Schollen in ziemlich grosser Anzahl an, in dergleichen Fortsätzen anderer Zellen desselben Typus dagegen nur wenige. Die beschriebenen Schollen finden sich nicht allein in den dicken Protoplasmafortsätzen vor, sondern auch in allen durch deren Theilung entstandenen Aestchen; eine Ausnahme bilden nur die Endverzweigungen der Fortsätze, welche das Aussehen von sehr feinen Fädchen haben. Die Vertheilung der chromophilen Schollen in den Protoplasmafortsätzen ist, wie dies aus den beiliegenden Abbildungen (Fig. 2) ersichtlich, eine verschiedene: in den dicken Fortsätzen lagern sie sich in gewisser Entfernung von einander in 2—3 Reihen, wobei einige von ihnen an der äussersten Peripherie der Fortsätze liegen, andere aber im Axentheile derselben; in den feinen Fortsätzen haben sie das Aussehen von mehr oder weniger kleinen Körnern, liegen der Peripherie der Fortsätze dicht an und werden im ganzen Verlaufe der letzteren angetroffen. Oft befinden sich ein, zwei Schollen in den Theilungswinkeln dieses oder jenes Fortsatzes, oder auch in den dreieckigen Erweiterungen, welche sich an den Theilungsstellen der dicken Fortsätze bilden, oder aber an solchen Stellen, wo von letzteren die feineren Aestchen ausgehen (Fig. 2). Falls die Schollen eine spindelförmige Gestalt erhalten, reihenweise aneinander gestellt sind und ihre verjüngten Enden sich gegenseitig berühren, machen sie den Eindruck von stellenweise verdickten Fäden.

In den varicösen Verdickungen befinden sich die chromophilen Schollen an den Polen jeder Verdickung, oder sie liegen einer der Seiten der letzteren an, nehmen aber keinen hauptsächlichen Antheil an der Bildung der Verdickungen, wie dieses Lenhossék voraussetzt; im Gegentheil bildet die chromophile Substanz nur einen verhältnissmässig geringen Theil der Verdickung, während die Hauptmasse der letzteren aus der sich nicht färbenden Grundsubstanz besteht.

Was den Axencylinderfortsatz anbetrifft, so geht er vom Zellkörper oder von einem von dessen Protoplasmafortsätzen in Form eines nicht selten sehr langen Konus aus (Fig. 2 *a*); wenn der Fortsatz unmittelbar vom Zellkörper ausgeht, ragt die Basis des Fortsatzes in Folge der oben angeführten Bedingungen mehr

oder weniger tief in den Zellkörper hinein und grenzt sich von dem mittleren, intensiver gefärbten Theil des letzteren durch eine gebrochene oder bogenförmig gekrümmte Linie ab (Fig. 2 *a*). Der Theil des Konus, welcher sich im Zellkörper selbst befindet, ist nichts anders, als die hellere peripherische Schicht des Zellkörpers, von welcher aus die Protoplasmafortsätze und der Axencylinderfortsatz jeder Zelle ihren Anfang nehmen, wie dieses aus den beiliegenden Abbildungen deutlich zu ersehen ist (Fig. 1, 2 und 3). Die konusförmige Verdickung des Axencylinderfortsatzes, ähnlich wie auch die peripherische Schicht des Zellkörpers und die Protoplasmafortsätze, erscheint heller als der mittlere Theil der Zelle und in ihr befindet sich, wie es auch in den Protoplasmafortsätzen der Fall ist, die chromophile Substanz in Form kleiner Schollen, Spindeln und Dreiecken (Fig. 2 *a*).

Gewöhnlich befinden sich an der Basis des Konus einige chromophile Schollen, welche am häufigsten eine dreieckige Form haben, wobei die Basis der Dreiecke der peripherischen Schicht der Zelle und die Spitze dem Gipfel des Konus zugewandt ist, während eine Seite des Dreiecks der Peripherie der konusartigen Verdickung anliegt (Fig. 2 *D* u. *F*). Oft findet man an jeder Seite der Basis des Konus ein dreieckiges Körperchen der chromophilen Substanz, oder einer Seite des Konus liegen zwei Körperchen an und der anderen ein Körperchen, oder aber ein grosses dreieckiges Körperchen nimmt fast die ganze Basis der konusartigen Verdickung ein, welche in solchem Falle intensiv gefärbt erscheint. In dem ganzen übrigen Theil des Konus bis zu dessen Spitze hat die chromophile Substanz das Aussehen von kleinen runden oder ovalen Schollen, welche entweder den Axentheil des Konus einnehmen, oder an seiner Peripherie belegen sind; häufig befinden sich einige kleine Schollen in der Spitze des Konus. Zuweilen erhält die chromophile Substanz die Form von Spindeln, welche nicht selten, wie es auch in den Protoplasmafortsätzen der Fall ist, in Reihen angeordnet sind und meistens der Peripherie des Konus anliegen. Angefangen von der Spitze des Konus hat der Axencylinderfortsatz das Aussehen eines mehr oder weniger dicken Fadens, in welchem die chromophile Substanz dem Anscheine

nach gänzlich fehlt, oder sie wird nur in seltenen Fällen in Form von sehr kleinen Schollen im Axencylinderfortsatz an denjenigen Stellen angetroffen, wo er sich zuweilen verdickt. Auf solche Weise unterscheidet sich der Konus, mit welchem der Axencylinderfortsatz anfängt, in seiner Structur wesentlich nicht von den Protoplasmafortsätzen der Zelle, und in solchen Fällen, wenn es gilt die Frage zu entscheiden, welcher von den Fortsätzen der gegebenen Zelle für einen Axencylinderfortsatz zu halten sei, sind wir, sobald unser Urtheil nur auf die Structur des Konus gegründet bleibt, nicht im Stande eine positive Antwort zu geben, und wir müssen stets dabei auch andere Daten berücksichtigen; dieses betrifft namentlich den Fall, wo der Axencylinderfortsatz von einem der Protoplasmafortsätze aus seinen Anfang nimmt und dabei noch, wie es oft der Fall ist, in bedeutender Entfernung vom Zellkörper.

Aus allem Vorbemerkten folgt, dass die chromophile Substanz in den verschiedenen Färbungsperioden oder möglicherweise in einem verschiedenen Thätigkeitszustande der Zellen, die zu einem und demselben Typus gehören, die Form von Körnchen, Körnchenreihen, Körnern, Schollen, Spindeln u. s. w. annehmen kann; demgemäss wird sich auch das Aussehen der Zelle selbst verändern.

Zu Ende der zweiten Periode der Färbung der Nervenzellen tritt ausser der chromophilen und der Grundsubstanz noch ein dritter Bestandtheil der Zelle deutlich zu Tage, und zwar sind das die Fäden, gegen deren Existenz im oben angeführten Sinne sich viele Forscher mit grosser Zuversicht ausgesprochen haben. Diese Fäden befinden sich in der Grundsubstanz der Zelle und in deren Fortsätzen und sind besonders deutlich in der peripherischen Schicht des Zellkörpers bemerkbar, desgleichen aber auch in den Protoplasmafortsätzen der Zelle dank dem Umstande, dass in denselben eine grössere Menge sich nicht färbender Grundsubstanz enthalten ist (Fig. 2 C, G, H u. J). Sie sind sehr fein, nicht varicös, färben sich ebenso

intensiv wie die chromophile Substanz der Nervenzellen und verlaufen in jedem Zellkörper nach verschiedenen Richtungen, indem sie sich in mannigfaltigster Weise durchkreuzen (Fig. 2 *G*, *H* u. *J*). Oft sammeln sich die genannten Fäden, dem Anschein nach, in feine, kleine Bündelchen an und lagern sich zuweilen concentrisch um den Kern, auch kann man bei veränderter Focaldistanz beobachten, dass sie nicht allein in der peripherischen Schicht der Zelle, sondern auch in deren mittlerem Theil befinden und in einigen Fällen den Kern umflechten.

Je weniger chromophile Substanz in Form von Schollen u. s. w. im Zellkörper enthalten ist, desto deutlicher treten die Fäden hervor, und umgekehrt. In dem Falle, wenn im Zellkörper viele chromophile Schollen enthalten sind, scheint es oft, als ob sie unmittelbar mit den beschriebenen Fäden in Verbindung stehen, in Folge dessen auch die Fäden selbst variicös erscheinen; aber bei starken Objectiven kann man sich davon überzeugen, dass sie den Schollen nur anliegen und mit ihnen nicht unmittelbar verbunden sind.

Aus dem Zellkörper begeben sich die Fäden sowohl zu den Protoplasmafortsätzen, wie auch zum Konus des Axencylinderfortsatzes und treten, nach der Dicke der Fäden zu urtheilen, in die Fortsätze in einzelnen Bündelchen ein, deren Verlauf in den dicken Protoplasmafortsätzen leicht zu verfolgen ist. In den Fortsätzen selbst nehmen die bezeichneten Fäden in dem Axentheile Platz oder sie verlaufen an der Peripherie des Fortsatzes, indem sie oft unterwegs einander durchkreuzen oder sich in den Fortsätzen krümmen, wobei die Fäden in den Erweiterungen, die sich an den Theilungsstellen der Fortsätze bilden, sich gewöhnlich fast ebenso wie im Zellkörper miteinander durchflechten, wonach sie ihren Verlauf zu den Aestchen nehmen, welche an den Theilungsstellen dieses oder jenes Fortsatzes entspringen. Einige Mal konnte ich ganz deutlich wahrnehmen, dass, wie es in Fig. 2 *J* dargestellt ist, an der Stelle einer solchen Erweiterung eines der Protoplasmafortsätze ein Faden, oder, richtiger gesagt, ein Fadenbündelchen augenscheinlich die Grenzen der Erweiterung überschritt und auf solche Weise, sich wahrscheinlich mit einer dünnen Schicht Grundsubstanz umgebend, in ein feines Aestchen des gegebenen Fortsatzes umgewandelt wurde.

In dem Konus des Axencylinderfortsatzes sind die Fäden ebenso deutlich wahrnehmbar, wie in den Protoplasmafortsätzen und man kann sie ohne Mühe fast bis zur Spitze des Konus verfolgen, über welchen hinaus einzelne Fäden gewöhnlich nicht mehr zu unterscheiden sind (Fig. 2). In gewissen Fällen hatte ich die Möglichkeit den Konus des Axencylinderfortsatzes im optischen Schnitte zu beobachten, — dann stellten sich die zu seinem Bestande gehörigen Fäden, welche ebenfalls im optischen Schnitte erschienen, als kleine, gefärbte Körnchen dar. Die chromophilen Schollen, welche sich in den Fortsätzen befinden, verhalten sich zu den Fäden ebenso wie im Zellkörper, d. h. sie liegen ihnen nur an. Im Laufe der ganzen beschriebenen Periode der Färbung der Zellen trifft man an der Grundsubstanz neben den chromophilen Schollen und den Fäden stets eine grössere oder geringere Anzahl von Körnchen und Körnern an.

Was die Grundsubstanz anbetrifft, so wird sie in Folge dessen, dass die chromophilen Körnchen und Körner sich in dieser Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Nervenzellen in Schollen ansammeln, deutlicher erkennbar und nimmt gewöhnlich alle mehr oder weniger grossen Zwischenräume zwischen der chromophilen Substanz und den Fäden ein. Die Menge der Grundsubstanz ist in der peripherischen Schicht der Zelle, in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes eine grössere, als im mittleren Theil des Zellkörpers. Im Axencylinderfortsatze selbst, angefangen von der Spitze seines Konus, ist sie gleich der chromophilen Substanz, dem Anscheine nach, nur in unbedeutender Menge vorhanden, wodurch sich wohl auch die Gleichartigkeit des genannten Fortsatzes erklärt.

Aus dem oben Gesagten ersieht man unter anderem, dass die Protoplasmafortsätze, wie auch der Axencylinderfortsatz einer jeden Zelle von ein und denselben Bestandtheilen (chromophile Substanz, Grundsubstanz und Fäden) aber nur in verschiedener Quantität gebildet werden: im Axencylinderfortsatze befinden sich nur Spuren von chromophiler und Grundsubstanz, seine Hauptmasse

besteht aus Fäden; in den Protoplasmafortsätzen dagegen sind die chromophile und die Grundsubstanz in weit grösserer Menge vorhanden. Der Grund, warum im Axencylinderfortsatze die fibrilläre Structur schwieriger zu bemerken ist, als im Protoplasmafortsatze, ist dem Umstande zuzuschreiben, dass in ihm sehr wenig Grundsubstanz vorhanden ist, und deshalb die zu seinem Bestande gehörigen Fäden einander ausserordentlich nahe anliegen.

Der Kern der Zelle erscheint in dieser Periode der Färbung ebenfalls intensiv blau gefärbt, wobei man zuweilen in ihm die Anwesenheit einiger intensiver gefärbten Schollen wahrnehmen kann, welche wahrscheinlich zum Nuclein des Kerns gehören; Kernkörperchen sind meistentheils nicht bemerkbar (Fig. 2). Diese Periode der Färbung der Zellen kann man „die Periode der Schollen und Fäden“ nennen.

Die letztere III. Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zellen wird dadurch charakterisirt, dass die Grundsubstanz mehr und mehr intensiv gefärbt wird, in Folge dessen alle übrigen Bestandtheile der Zelle und deren Fortsätze immer schwächer hervortreten (Fig. 3). Schliesslich erhält die Grundsubstanz fast dieselbe intensive Färbung wie die chromophile Substanz und der Kern der Zelle, und auf solche Weise erscheint die ganze Zelle am Schlusse der genannten Periode in einer gleichmässig dunkelblauen Färbung (der chromophile Zustand der Zellen nach Nissl) und man kann nur mit Mühe den Kern, wie auch Spuren der chromophilen Schollen u. s. w. erkennen (Fig. 3). Nur in den Fortsätzen der Zelle erscheint die Grundsubstanz zuweilen in der genannten Periode schwächer gefärbt; in Folge dessen heben sich die Fortsätze in solchem Falle mehr oder weniger scharf vom Zellkörper ab. Der letzten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zellen kann man die Bezeichnung „Periode der Färbung der Grundsubstanz“ geben.

Es ist bemerkenswerth, dass die soeben beschriebene Structur der Nervenzellen nicht nur den Zellen des bezeichneten Typus eigen ist, sondern überhaupt allen Nervenzellen sowohl der inneren, als auch der mittleren gangliösen Schicht der Retina. Wie meine Beobachtungen im Gebiete des sympathischen Nervensystems gezeigt haben, ist diese Structur auch den sympathischen

Zellen eigen und sehr wahrscheinlich überhaupt allen Nervenzellen. In Anbetracht des Gesagten muss man bekennen, dass der anatomische Bau der Zellen allein bis jetzt noch kein genügendes Material darbietet, um auf Grund desselben alle Nervenzellen in einzelne Typen oder Zellengruppen einzutheilen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Alle Abbildungen sind nach Präparaten der Retina der Eule entworfen, wobei die Mehrzahl derselben mittelst der Camera-lucida von Oberhäuser bei Reichert's Obj. 8^a und halbausgezogenem Tubus gefertigt wurden.

- Fig. 1. Nervenzellen in der ersten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf dieselben. *a*) Axencylinderfortsatz; *b*) Protoplasmafortsätze. Fig. *B* und *C* sind bei Zeiss Apochr. 4,0, Oc. 6 gezeichnet.
- Fig. 2. Nervenzellen in der zweiten Periode der Färbung. *a*) Axencylinderfortsatz; *p*) Protoplasmafortsätze. Fig. *J* ist bei Zeiss Apochr. 4,0, Oc. 6 gezeichnet.
- Fig. 3. Nervenzelle in der dritten Periode der Einwirkung der Färbesubstanz. *a*) Axencylinderfortsatz; *p*) Protoplasmafortsätze.