Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems.

Zweiter Theil¹⁾.

Von

Dr. A. D. Ónodi.

Hierzu Tafel XXIII—XXVII.

III. Vögel.

Die untersuchten Hühnerembryonen führten bezüglich der Entwicklung des Ganglion intervertebrale auf dem Gebiete des Rumpfes und des Kopfes zu abweichenden Resultaten. Mit dieser Frage habe ich mich in einer meiner hieher einschlägigen (und schon angeführten) Arbeiten ausführlicher befasst, und will bei dieser Gelegenheit die bezüglichen Resultate kurz zusammenfassen. Beim Huhn stammt das Ganglion intervertebrale am Kopfe theils von der Zellenproliferation, theils von der gleichzeitigen Abschnürung des der Umbiegungsstelle in das Gehirnrohr naheliegenden Abschnittes des Ectoderma. Auf dem Gebiete des Rumpfes beginnt die Entwicklung des Ganglion intervertebrale am zweiten Brüttage aus dem dorsalen Theile des Medullarrohres; seine erste Form als Ganglienleiste mit der dorsalen Zellenschicht des Medullarrohres zusammenhängend, strebt immer mehr seitwärts und wird zur bilateralen continuirlichen Ganglienkette, aus welcher dann der Prozess der segmentartigen Einschnürung und Ablösung die selbstständigen Ganglia intervertebralia hervorbringt. Bei Hühnerembryonen vom Anfange des dritten Brüttages beginnen die Ganglia intervertebralia selbstständiger zu werden; so z. B. finden wir bei einem 62 stündigen Hühnchen nur noch am distalen Theile des Embryorumpfes das Ganglion intervertebrale im Zusammenhange mit dem dorsalen Theile des Medullarrohres mittelst eines dünnen, aus einer Zellenreihe bestehenden Stieles. Mit dem dritten Brüttage hat das Ganglion intervertebrale eine ziemlich ansehnliche

1) Siehe dieses Archiv Bd. XXVI, S. 61—81.

Grösse erlangt, ist rasch gewachsen gegen die ventrale Wand des Medullarrohres und hat mit seinem distalen Ende schon die Austrittsstelle der vorderen Wurzeln erreicht. Abweichend von dem normalen Vorwärtswachsen des Ganglion intervertebrale zwischen das Medullarrohr und die Urwirbelplatte hinein, habe ich in einem Falle beobachtet, dass sich das Ganglion intervertebrale auf der einen Seite, an der ventralen Seite der Muskelplatte zwischen die Elemente der Urwirbelplatte drängte, fast bis zu deren Mitte, wo es ganz verschwommen aufhörte. Hühnerembryonen vom dritten Brüttage zeigen mithin noch nichts von der Entwicklung des sympathischen Nervensystemes; das Ganglion intervertebrale wuchs bis zu der Austrittsstelle der in Form von feinen körnerlosen Fasern aus dem Medullarrohre herauswachsenden vorderen Wurzeln, umgeben von den charakteristischen Elementen des Mesoderma. Der bei Fischen beobachtete und beschriebene segmentartige Zellenvermehrungsprozess am ventralen Ende des Ganglion intervertebrale kam nicht gut zur Geltung und Beobachtung. Serienquerschnitte von Hühnerembryonen vom Ende des dritten und Anfang des vierten Tages zeigen zwar an mehreren Stellen solche Bilder, welche auf eine aus dem ventralen Theile des Ganglion intervertebrale hervorgegangene Zellenproliferation mit aller Positivität folgern lassen, aber die einzelnen Entstehungsphasen der sympathischen Ganglien, so wie wir sie von Schritt auf Schritt bei den Fischen verfolgen konnten, suchten wir beim Huhne vergebens. An den Serienquerschnitten eines in seiner Entwicklung vorgeschrittenen 3tägigen Hühnerembryo hatten wir Gelegenheit an mehreren Stellen einen Zellenstrang zu beobachten, welcher unmittelbar unter dem vorderen Wurzelbündel gelegen und dessen Elemente mit ihrer entschieden runden Form von den um die Chorda dorsalis gelagerten Mesodermazellen verschieden waren. Auf einzelnen Schnitten setzt sich das ventrale Ende des Ganglion intervertebrale verschwommen in einen unregelmässigen Zellenstrang fort, dessen runde Elemente, den faserigen Nervenstamm überbrückend, sich gegen dessen mediale Seite ordnen und diese theilweise umfassen. An einzelnen wieder nimmt bei Mangel der verbindenden Zellen unter dem vorderen Wurzelbündel, den medialen Abschnitt des Nervenstammes theilweise deckend, der vorerwähnte Zellenstrang Platz. Diese, an den bei Fischen erkannten Zellenproliferationsprozess erinnernden Bilder gelangten selten zur Beobachtung; nur die Richtung der Anordnung und des Vorwärts-

wachsens der Zellen, die Lage des Zellenstranges sprechen für die erkannte Thatsache der Abstammung des Ganglion sympathicum. Hühnerembryonen vom vierten Tage zeigen gleichfalls ähnliche Bilder; doch haben wir einen unter der vorderen Wurzel gelagerten, aus runden Zellen bestehenden Strang, oder einen, die vorderen Wurzeln, resp. den Nervenstamm hie und da überbrückenden, von Ganglion intervertebrale zur medialen Seite des Nervenstammes ziehenden Zellenstrang sich segmentartig entwickeln nicht sehen können. Fig. 1 zeigt auf einem Querschnitte eines 80stündigen Hühnerembryo jenen, auf sehr engen Raum beschränkten Proliferationsvorgang, welcher das künftige sympathische Ganglion ergibt. Das ventrale Ende des Ganglion intervertebrale ist verwischt, seine Zellelemente sind in sehr lebhafter Theilung begriffen und überbrücken so die vorderen Wurzeln als den proximalen Theil des Nervenstammes. Den Zellen des Ganglion intervertebrale vollkommen ähnliche Elemente umfassen in einer Ausdehnung von 0,0471 mm den medialen Theil des Nervenstammes. An den Querschnitten von Hühnern des fünften Brüttages lassen sich schon vorgeschrittenere Verhältnisse beobachten; wir begegnen dem Auftreten des sympathischen Grenzstranges, die einzelnen sympathischen Ganglien repräsentiren sich ausgeprägter, noch immer nahe an der medialen Seite des Nervenstammes, stellenweise mit gut ausgesprochenen verbindenden Zellengruppen am Nervenstamme. An einzelnen Schnitten sind die ersten Communicansfasern gut ausgeprägt zu sehen, wie sie sich zwischen die Zellen des sympathischen Ganglion versenken, so auch die vom distalen Theile des Ganglion sich ablösenden und abgelösten wenigen Zellen, welche dem Unterleibsgefäße zustreben. Die Ganglienzellen treten infolge ihrer Gestalt und stärkeren Färbung gegen die charakteristischen Zellen des Mesoderma lebhaft hervor. Fig. 2 repräsentirt den Querschnitt eines 5 tägigen Huhnes mit einem an der medialen Seite des faserigen Nervenstammes sitzenden sympathischen Ganglion, dessen Zellen dicht nebeneinander gelagert, sich gegen die Medianlinie und Ventralseite zu, in der Richtung des Unterleibsgefäßes ordnen und vermehren. Die Zellen des Ganglions haben grösstentheils einen Durchmesser von 48μ , sind in lebhafter Theilung begriffen; einige Nervenfasern unter ihnen sind die Vorläufer der Rami communicantes. Das ventrale Ende des Ganglion liegt mit einer aus zwei Zellenreihen bestehenden Spitze in der

Höhe der dorsalen Wand des Unterleibsgefässes 0,0470 mm von demselben entfernt; einige Ganglienzellen sind schon abgelöst, andere in Ablösung begriffen.

An den Serienquerschnitten einer 6tägigen Ente finden wir auch am distalen Ende den sympathischen Grenzstrang aufgebaut, in einer von der des entwickelten abweichenden Lage und Form. Auf den Schnitten 5tägiger Hühnerembryonen erkannten wir schon die ersten Entwicklungsspuren der Geflechte der Visceralhöhle; die peripheren Zellen des sympathischen Ganglion vermehren sich, und gelangen infolge der Wachstumsverhältnisse der dieselben umlagernden Mesodermazellen, immer weiter peripherwärts. Von den vom sympathischen Ganglion abgelösten Zellen, welche an den Seiten des Unterleibsgefässes in Gruppen hervortreten, gelangen einige schon ganz nahe zur Wurzel des Mesenterium, wodurch stellenweise eine vollständige und zusammenhängende Schnur das Unterleibsgefäss umgibt. Die einzelnen Ganglienstränge besitzen eine ihrer Lage entsprechende Grösse, so sind die dem Nerventamme zunächst liegenden grösser als die mehr peripher befindlichen; zu den Zellengruppen gehen einzelne Nervenfäden als Repräsentanten der Rami communicantes. Der sympathische Grenzstrang gewinnt durch den Vorgang, welcher die Ganglienzellen gegen den ventralen Theil der Visceralhöhle hin gelangen lässt, eine ganz andere Form. In den eben Entwickelten verschmelzen die sympathischen Ganglien fast mit den Intervertebralganglien; in diesem Stadium der Entwicklung, wo der Grenzstrang schon aufgebaut ist, wird das Zellenmaterial der sympathischen Ganglien grossentheils zur Bildung der sympathischen Ganglien und Geflechte der Visceralhöhle aufgebraucht; so gelangt in ihrer Erscheinung die Thatsache ihrer Abstammung von den Intervertebralganglien immer schwächer und schwächer zum Ausdruck. Ausserdem erscheint am distalen Theile ungefähr 0,1280 mm von seiner Ursprungsstelle ein runder Zellenstrang, auf welchen besonders die durchschnittenen ihn umringenden Gefässe aufmerksam machen. Der Zellenstrang ragt nur schwach hervor, seine Zellen sind dicht nebeneinander geordnet, in lebhafter Theilung begriffen. Dieser runde Zellenstrang erscheint immer schwächer und verwischter an seinem proximaleren Theile, nämlich gegen das distale Gebiet der Leber zu. Stellenweise finden wir sehr gut ausgeprägt die 0,0150 mm im Durchmesser haltende Ganglienkette, welche von

der medialen Seite des faserigen Nervenstammes mit den sich in dieselben einsenkenden Communicansfäden ganz bis zur ventralen Wand des Unterleibsgefäßes reicht, wo sie mit dem gegenseitigen Zellenstrange in einem Bogen zusammenfließt, vor dem sich noch an den Seiten einzelne Ganglienzellen loslösen. In dem proximalen Gebiete der Leber und des Herzens treten die Produkte des von den sympathischen Ganglien ausgehenden lebhaften Proliferationsprozesses in einer immer geringeren Zahl und mit veränderter Richtung auf. Die das Unterleibsgefäß umgebende, bald vollständige, bald durchbrochene Ganglienzone (Fig. 3), welche ganz bis zur Wurzel des Mesenteriums hinabreicht und Zellenfortsätze entsendet sowohl gegen die ventrale Seite hin, als auch seitwärts in der Richtung der Urnieren, hört nämlich auf, und begegnen wir nur den mit dem sympathischen Ganglion noch zusammenhängenden oder von demselben schon losgelösten Zellensträngen, welche bis in die Nähe der dorsalen Wand des Unterleibsgefäßes gelangen. In dem proximalen Theile des Embryorumpfes tritt das sympathische Ganglion allmählich schärfer hervor unmittelbar an der medialen Seite des Nervenstammes mit einem Breitendurchmesser von 0,0800 mm und einem Längendurchmesser von 0,1280 mm in einer Entfernung von 0,1760 mm vom distalen Ende des Ganglion intervertebrale. Die vom sympathischen Ende losgelösten peripheren Ganglien sitzen zu beiden Seiten mit einem Durchmesser von 0,0320 mm ungefähr 0,0470 mm entfernt von der dorsalen Wand des Gefäßes (Fig. 3).

Im cervicalen Theile erinnert der sympathische Grenzstrang schon ganz ausgesprochen an den entwickelten, mit seinen durchschnittenen Gangliensträngen hart am Nervenstamme. An den Serienquerschnitten eines Huhnes von 5 Tagen und 18 Stunden entdecken wir auch schon am distalsten Theile den bilateralen continuirlichen sympathischen Grenzstrang, wie er gegen das Unterleibsgefäß die mit ihm noch zusammenhängenden oder von ihm schon losgelösten Ganglienzellenfortsätze, die Grundlage der Ganglien der Visceralhöhle entsendet. Am Gebiete des Rectum, in dem dasselbe fixirenden Mesenterialabschnitte, erscheint in viel bestimmterer und entwickelterer Form, als beim vorigen, jener ovale Zellenstrang, dessen Elemente äusserst dicht nebeneinander gelagert sind und den an seiner dorsalen und ventralen Wand Gefäße begrenzen, stellenweise in den Zellenstrang selbst eindringend diesen

in zwei, eventuell drei Theile zerlegend. Der Zellenstrang, welcher am distalen Theile einen 0,090 mm langen dorsoventralen, und einen 0,180 mm langen Transversaldurchmesser besitzt, hebt sich von den benachbarten Gewebelementen scharf ab, so dass ein schmaler, weisser Saum seine scharfe Grenzlinie bildet. Die schon bezeichneten Ganglienzellenfortsätze des sympathischen Grenzstranges ziehen zu beiden Seiten gegen diese Zellenstränge hin, bis in die Substanz des Mesenteriums; bis zu dem Zellenstrange kann man sie jedoch nicht verfolgen. Der sympathische Grenzstrang bis zum proximalen Gebiete der Urnieren verfolgt, ist zu beiden Seiten vollständig und stärker entwickelt, als wir ihn in der vorigen Periode gesehen haben, die sich von demselben absondernden Ganglienmassen sind auch stärker, obgleich wir ihnen nicht stets und nicht in gleichem Masse begegnen an der Seite des Unterleibsgefäßes. Der in der Tiefe des Mesenterium, ungefähr 0,063 mm vom Darmepithel liegende Zellenstrang tritt immer schärfer hervor, seine dicht nebeneinander gelagerten Zellen haben einen Durchmesser von 0,032—0,0044 mm, der Zellenstrang verliert in transversaler Richtung immer mehr gegen das proximale Ende des Embryo zu, sodass aus der ovalen Form ein 0,090 mm dicker vollkommen runder Zellenstrang wird. Im Gebiete der Genitalhügel verlieren wir die Spuren jenes Zellenstranges, welchen wir seit Remak als Darmnerv kennen. Im Gebiete der Leber sind die peripheren Ganglien der Visceralhöhle immer schwerer zu sehen, ausgenommen je einen Strang beiderseits nahe der seitlichen dorsalen Wand des Unterleibsgefäßes, welcher fast immer zu finden ist. Die sympathischen Grenzganglien zeigen sich kräftiger, näher dem distalen Theile des Ganglion intervertebrale, ferner treten auch die Rami communicantes schärfer hervor; besonders gut ausgedrückt ist die Verbindung zwischen den vorderen Wurzeln und dem sympathischen Ganglion, welches motorisches Faserbündel von den vorderen Wurzeln schnurgrade zu den sympathischen Elementen zieht, ohne den Nervenstamm zu berühren. In solchem Falle ziehen auch vom Nervenstamme kleinere Bündel zum sympathischen Ganglion. Die in das sympathische Ganglion sich einsenkenden Nervenfasern wachsen nach vorwärts zum peripheren Theile des Ganglion, wo die Ganglienzellen in Proliferation begriffen sind und die Ganglien der Visceralhöhle sich entwickeln und ablösen. Zuerst begegnen wir immer der selbständigen Gang-

lienzellengruppe und erst dann den zu derselben ziehenden Nervenfasern. Im proximalen Theile des Rumpfes, gegen den Hals zu, und am Halse zieht sich der sympathische Grenzstrang hart an der medialen Seite des Nervenstammes hin, seine durchschnittenen Ganglienstränge schwanken zwischen Durchmessern von 0,0320—0,0470—0,0960 und 0,2480 mm und liegen seitwärts am Wirbelkörper, unmittelbar unter der Vereinigungsstelle der vorderen Wurzeln mit dem Nervenstamme, in einer Entfernung von beiläufig 0,8800—0,2480 mm vom distalen Ende des Ganglion intervertebrale. Zwischen den zwei Ganglien laufen bogenförmig (mit Umgehung des Ganglion intervertebrale) die für den Dorsalzweig bestimmten vorderen Wurzelstränge.

An den Serienquerschnitten einer Ente von 6 Tagen und 19 Stunden, begegnen wir im distalen Theile des Embryorumpfes, im Mesenterium, dem Durchschnitte des Darmnerven, dessen 0,0800 mm haltender Durchmesser in proximaler Richtung abnimmt; im Gebiete der Genitalhügel verliert sich seine Spur. Im distalen Theile lassen sich die vom sympathischen Grenzstrange ausgehenden Ganglienzellenfortsätze bis in die Nähe des Mesenteriums verfolgen, aber dieselben mit dem Darmnerven in Zusammenhang zu bringen gelingt nicht. Der sympathische Grenzstrang tritt zu beiden Seiten continuirlich auf, aber in sehr geringer Ausdehnung, da seine Substanz in sehr grossem Masse zur Bildung der Ganglien der Visceralhöhle in Anspruch genommen wurde, so dass wir diese auf jedem Schritte antreffen, bald noch im Zusammenhange mit ihrem Abstammungsorte, dem sympathischen Grenzstrange, bald in Form losgelöster Ganglienzellengruppen, das Unterleibsgefäss umfassend. Diese peripheren Ganglienzellengruppen wachsen nicht nur gegen die ventrale Seite, sondern in verschiedener Ausdehnung auch in sagittaler Richtung, indem sie dadurch die Bildung der sympathischen Gangliengeflechte der Visceralhöhle befördern. Wo dieser Vorgang (in noch jüngeren Stadien) noch nicht eingetreten ist, da finden wir auch die Ganglien der Visceralhöhle nicht auf jedem Schnitte. In diesem Stadium ist im distalen Theile und im Gebiete der Urnieren die Abstammung und das Fortwachsen der peripheren Gangliengruppen der Visceralhöhle schön zu sehen. Die Ganglienstränge der Visceralhöhle sind, ihrer Lage entsprechend, von verschiedenem Durchmesser, so haben sie in der Nähe des sympathischen Grenzstranges eine Dicke von ungefähr 0,0320 mm,

die entfernter liegenden hingegen schwanken zwischen 0,0160 und 0,0096 mm. Im Gebiete der Leber finden wir die Durchschnitte des sympathischen Grenzstranges nahe am Nervenstamme klarer ausgedrückt, ebenso kommen auch die Rami communicantes kräftiger zum Ausdruck. Die Ganglien der Visceralhöhle repräsentieren sich ebenfalls deutlicher, aber nicht mehr so sehr an der Seite des Unterleibsgefässes als vielmehr in der Höhe seiner dorsalen Wand; ja stellenweise ist es sogar deutlich zu sehen, wie die nahe der dorsalen Wand des Unterleibsgefässes liegenden, correspondierenden Ganglienstränge aus ihren medialen Theilen schwache Zellenfortsätze in der Richtung gegeneinander senden, hierdurch die Bildung des künftigen Plexus andeutend.

In der Gegend des Herzens und proximalwärts sitzen die durchschnittenen Ganglienstränge des sympathischen Grenzstranges immer mehr ausgesprochen unmittelbar an der medialen Seite des Nervenstammes, und begrenzen immer schärfer das Gebiet des zwischen diesen und dem Ganglion intervertebrale vor sich gehenden Nervenfasernaustausches. Am distalsten Abschnitte eines 7 Tage lang bebrüteten Hühnerembryos finden wir oberhalb des Rectum, ausser den Durchschnitten des schon deutlich ausgesprochenen sympathischen Grenzstranges und der von demselben schon losgelösten Ganglien der Visceralhöhle, die einzelnen Fortsätze der zwischen den Caudalgefässen sich dahin ziehenden Gangliengruppen schon an der ventralen Seite des Gefässes, mit einem Durchmesser von 0,0320 mm. In dem proximalen Theile der Cloake tritt der schon erwähnte Remak'sche Darmnerv in ansehnlicher Form auf, anfangs in ausgesprochener Kartenherzform, deren Spitze gegen die Gefässe, deren tiefer Einschnitt gegen die Cloake blickt; später erscheint er in Bohnenform, mit seinem convexen Rande gegen die dorsale, mit dem concaven gegen die ventrale Seite gewendet, im distalen Theile des Rectums wieder verleiht er dem in transversaler Richtung verlängerten Strange ein solches Aussehen, als wenn dieses aus zwei Strängen zusammengesetzt wäre. Dieser Zellenstrang, dessen grösster Durchmesser 0,2720 mm beträgt, wird durch einzelne Faserzüge in mehrere grössere und kleinere Bündel eingetheilt, der ganze Strang hingegen wird durch einen schwachen, weissen Saum von seiner Umgebung scharf abgegrenzt. Die beiderseitigen Ganglienzellenfortsätze der Visceralhöhle hingegen bilden, stellenweise zwischen den beiden Unterleibsgefässen mit ein-

ander in Verbindung tretend, einen ganzen Ganglienzellenbogen. In proximaler Richtung besteht der im Mesenterium befindliche Ganglienstrang stellenweise entschieden — wie die Figur 9 zeigt — aus zwei ungleichen Abschnitten, der eine besitzt einen Durchmesser von 0,1120 mm, der zweite einen solchen von 0,0800 mm; diese doppelte Form geht jenem bekannten runden Strange voran, welcher mit einem Durchmesser von 0,1120 mm nahe dem Darmrohrrephthel mit der Verlängerung des Mesenteriums in dessen Tiefe immer schärfer zu Tage tritt. Im Gebiete der Urnieren zeigen die sympathischen Ganglienstränge der Visceralhöhle eine stärkere Entwicklung, ebenso gelangen auch die Ganglienbögen und Geflechte schöner zum Ausdruck. Stellenweise kann man es sehr schön sehen, wie zu beiden Seiten das an der medialen Seite des faserigen Nervenstammes sitzende sympathische Ganglion mit seinen Nervenfasern in Bogenform unter die ventrale Wand des Unterleibsgefäßes zieht, wo es mit dem der entgegengesetzten Seite in Verbindung tritt; hiedurch bilden die aus dem Rückenmark hervorgehende Nervenfasern und Ganglienzellen einen Ring, welcher bezüglich seiner Abstammung ein Produkt des Rückenmarkes ist, und in dessen peripherem Abschnitte die Elemente des Ganglion intervertebrale, wie auch Bündel der vorderen und hinteren Wurzelfasern enthalten sind.

Schon im früheren Stadium haben wir das Auftreten der Rami communicantes und deren Streben zu den mehr peripher gelegenen Ganglienzellen-Gruppen der Visceralhöhle gesehen, in dieser Serie sind nicht nur die Rami communicantes beträchtlicher entwickelt, sondern, ausser dem ausgesprochenen Erscheinen der in den Ganglien grösstentheils horizontal oder schräge in ventraler Richtung ziehenden communicirenden und peripheren Nervenzweige, sind auch im sympathischen Grenzstrange auf- und abziehende Faserbahnen mächtig zum Ausdruck gelangt. In der Herz- und Halsgegend ist das schon erwähnte Lagen- und Grössenverhältniss dem definitiven Zustande entsprechend in Zunahme begriffen; die Durchschnitte des sympathischen Grenzstranges umgeben die mediale Seite des Nervenstammes fast bis zu den vorderen Nervenwurzeln, stellenweise dringen einzelne kleinere Zellengruppen in den Nervenstamm ein, oder von Seite des Ganglion intervertebrale her. Die kleinste Distanz zwischen den zwei Ganglien ist 0,0960 mm.

Von Serienschnitten eines 8 Tage gebrüteten Hühnerembryo's

standen mir nur diejenigen aus dem Gebiete des Halses und der Lungen zur Verfügung. Die auffallendste Veränderung besteht darin, dass die Ganglienelemente, welche die Rami communicantes umgeben, sich so sehr vermehren, dass sie unter dem distalen Ende des Ganglion intervertebrale nur stellenweise einen grösseren, 0,8800 mm, anderswo einen kleineren, 0,0320 mm messenden Raum lassen, für den Faseraustausch und den Aufbau der Nervenzweige. Ausserdem sind auch die abgeschnürten peripheren sympathischen Ganglien, welche um das Gefäss herum gelagert sind, in Wachsthum begriffen, und stehen mit gut ausgebildeten, sympathischen peripheren Nervenzweigen in direkter Verbindung (Fig. 6). Die sympathischen Ganglien haben einen beträchtlichen Durchmesser, in dorso-ventraler Richtung 0,1920—0,2240 mm, in transversaler 0,2450—0,1600 mm. Der Durchmesser der Zellen in dem sympathischen Ganglion ist $1,15\ \mu$, im Ganglion intervertebrale $2\text{--}2,5\ \mu$. Das Wachsthum der Elemente der sympathischen Ganglien geht in so bedeutendem Maasse vor sich, dass vor und hinter der Stelle des Faseraustausches die zwei Ganglien sich fast berühren (Fig. 7), so kann die Distanz zwischen den zwei Ganglien 0,0160 und 0,0096 mm ausmachen, ja es können sogar, wie die Figur 8 zeigt, die zwei Ganglien vollständig mit einander verschmelzen, und nur die Grössenverschiedenheit der Ganglienzellen und der an der medialen Seite zwischen den zwei Ganglien liegende Gefässdurchschnitt bezeichnet die Grenze. Auf diesem kleinen Raum, welcher dem Faseraustausche zwischen den zwei Ganglien reservirt ist, lassen sich die, die Rami communicantes bildenden Elemente, wie es die Figur 6 zeigt, am schönsten überblicken. Das sympathische Ganglion steht einerseits mit den vordern Wurzeln und den vordern cerebrospinalen Nervenästen in Verbindung, anderseits mit dem Ganglion intervertebrale und dem hinteren cerebrospinalen Aste. Ausserdem fällt auch ein schwächtiges Schleifenbündel auf, welches in Bogenform die Verbindung zwischen den vorderen und hinteren cerebrospinalen Aeste herstellt.

An den auf Hals und Lungen bezüglichen Querschnitten eines neuntägigen Huhnes finden wir die im vorigen skizzirten Verhältnisse noch viel plastischer ausgedrückt. Die zwei Ganglien gehen stellenweise im Gebiete der Lungen ohne Scheidewand in einander über; auf dem zwischen den zwei Ganglien befindlichen Raume lassen sich die Faserverbindungen am schönsten überblicken; die

sich vermehrenden Ganglienelemente füllen jeden Winkel aus, so auch denjenigen zwischen dem vorderen und hinteren cerebrospinalen Nervenaste. Oft begegnen wir Bildern, wo die zwei Ganglien nur ein haarfeiner weisser Saum von einander trennt. Am Halse sitzen die zwar mächtigen, sympathischen Ganglien nur an der medialen Seite des Nervenstammes unmittelbar unter den vorderen Wurzeln, und in dieser ihrer Lage verräth sich am auffallendsten die Verbindung, welche zwischen dem dorsalen cerebrospinalen Nervenaste und dem sympathischen Ganglion besteht.

In der Einleitung sind die Ansichten jener Autoren erwähnt, welche das sympathische Nervensystem als mesodermales Gebilde betrachteten und unter ihnen hat His, der sich in seiner citirten Arbeit mit den sympathischen Ganglien des Huhnes befasst, seine frühere Ansicht zurückgezogen, ohne dass er jedoch neuerdings zur Frage gesprochen hätte, und so ist es einzig die Arbeit Schenk's und Birdsall's, welche sich mit den sympathischen Ganglien des Huhnes aus dem von uns eingenommenen Standpunkte beschäftigt. Beide leiten die sympathischen Ganglien von den intervertebralen Ganglien ab, obgleich sie diesen Vorgang nicht beobachten konnten und man an Embryonen des fünften Brüttagcs nur einem bereits vorgerückteren Stadium, d. h. der Bildung des sympathischen Grenzstranges begegnen kann. Ihre veröffentlichten Zeichnungen, Beschreibungen und wenigen Beobachtungen vermögen weder die Frage der Abstammung der sympathischen Ganglien zu entscheiden noch auch ihrer aufgestellten Behauptung weitere Verbreitung zu sichern. Hierüber hat sich übrigens Braun (Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institute in Würzburg, Bd. V, Heft I. 1879) auch in ähnlichem Sinne geäußert. Wir unsererseits wollen unsere auf das Huhn bezüglichen Untersuchungsergebnisse auf Grundlage der bei Fischen gefundenen Thatsachen erklären und zusammenfassen, weil beim Huhne die complicirten Verhältnisse der ersten Entwicklungsstufen die Vergleichung nothwendig machen, ja dieselbe sogar eine nothwendige Basis der gleichförmigen Entwicklungsweise der sympathischen Ganglien bildet. Unsere an Hühnerembryonen vorgenommenen Untersuchungen haben uns zwar die Ueberzeugung geliefert, dass auch hier die sympathischen Ganglien Derivate der intervertebralen Ganglien sind, sie gewährten uns jedoch kein genaues Bild von den Details der allerersten Entwicklungsmomente. Bei den

Urfischen erleichtert der langsame Entwicklungsgang und die einfachere Entwicklung der Uorgane in bedeutendem Maasse die Beobachtung und die Klarlegung der feinsten Verhältnisse; bei Hühnerembryonen hingegen erheischt der raschere Fortgang der Entwicklung, neben den complicirteren Verhältnissen der Keimblätterproducte, zur, wenn auch nur theilweisen Lösung der schwierigen Fragen, ausser einer grossen Anzahl von Serienschnitten noch die Vergleichung. Es ist unleugbar, dass das bei Fischen Schritt auf Schritt verfolgbare segmentartige Auftreten der sympathischen Ganglien und deren Loslösung von den Intervertebralganglien sich an Hühnerembryonen den Segmenten entsprechend nicht so genau beobachten lässt und dass bei Hühnern blos der sympathische Grenzstrang und dessen fernere Entwicklung zur genauen Beobachtung gelangt. Nichts desto weniger wollen wir auf Grund der uns zur Verfügung stehenden einzelnen Beobachtungen und der bei Fischen beobachteten Thatsachen es versuchen, auch beim Huhne auf die allerersten Entwicklungsmomente der sympathischen Ganglien einiges Licht zu werfen.

Im Vorgehenden haben wir es berührt, dass wir uns stellenweise an dem distalen Theile des Ganglion intervertebrale von der begonnenen Zellenproliferation überzeugen konnten, deren Produkt in unregelmässiger Form zu seinem späteren Orte hinzog; wir haben erwähnt, dass an mehreren Stellen, wo dieser sehr frühzeitige Process schon abgelaufen ist, wir unmittelbar unter dem vorderen Wurzelstrange das sympathische Ganglion gefunden haben, manchmal auch durch Vermittlung von Ganglienzellen noch mit dem Ganglion intervertebrale im Zusammenhange stehend. Es taucht nun die Frage auf, auf welche Weise die sympathischen Ganglien beim Huhne entstehen? Nachdem wir die Ganglia intervertebralia von ihrem Erscheinen am dorsalen Theile des Medullarrohrs ganz bis zu ihrer rasch erfolgenden Selbstständigkeit verfolgt haben, beginnen die Verhältnisse am dritten Tage mit dem Auftreten der vorderen Wurzeln sich zu verwickeln, der distale Theil des Ganglion intervertebrale beginnt zu verschwimmen, die Mesodermalelemente umgeben ihn dicht, und die wenigen feinen vorderen Wurzelfäden bestreben sich, den distalen Theil des Ganglion intervertebrale zu erreichen. In diesem Stadium nun geht die Entstehung der sympathischen Ganglien vor sich, welche erst am vierten Tage einige prägnante Bilder zeigt, die für die

bei Fischen erkannte Entwicklungsweise sprechen. Wir geben unserer Ueberzeugung dahin Ausdruck, dass auf diesem kleinen Raume, wo das untere Ende des Ganglion intervertebrale seine scharfe Grenzlinie verliert, das heisst in dem dort begonnenen Zellenproliferationsprocesse, welcher, mit den bei Fischen gefundenen verglichen, viel schwächer ist, auch den sich entwickelnden vorderen Wurzeln eine Rolle zukömmt. Mit dem Auftreten der Wurzeln gleichzeitig zeigt sich auch die Verschwommenheit des unteren Theiles des Ganglion intervertebrale, das schwache Produkt der Zellenproliferation tritt nur hie und da schärfer hervor und zwar unmittelbar unter den vorderen Wurzeln. Dass von Seite des Ganglion intervertebrale Ganglienzellen zwischen die Elemente des Mesoderma gelangen können zeigt der erwähnte Fall, wo das Ganglion intervertebrale sich abnormal an der ventralen Seite der Muskelplatte in die Urwirbelplatte versenkte und mit deren Elemente ganz zusammenfloss. Die sympathischen Ganglien, so wie sie besser hervortreten, finden wir unter dem verwischten Ende des Spinalganglion und unter den vorderen Wurzeln, häufig durch Ganglienzellen in Verbindung mit dem Ganglion intervertebrale. Wir geben der Ansicht Ausdruck, dass bei Hühnern ebenso wie bei Fischen die sympathischen Ganglien Produkte der distalen Zellenproliferation der Intervertebralganglien sind, welcher Vorgang am ganzen Rumpfe im allgemeinen schwach, stellenweise jedoch kräftiger zur Erscheinung gelangt; und obgleich wir keine unmittelbare Beobachtung dafür haben, dass die vorderen Wurzeln, indem sie sich in den distalen Theil des Ganglion intervertebrale versenken, den Zellenproliferations- und den Abschnürungsprocess einleiten, welcher das sympathische Ganglion zum Resultate haben würde, so macht es doch die Beobachtung der einzelnen abnormalen Entwicklungsverhältnisse sehr wahrscheinlich, ganz abgesehen von dem engen Verhältnisse, welches im entwickelten Thiere zwischen den sympathischen Ganglien und den vorderen Wurzeln besteht — dass zwischen dem sympathischen Ganglion und den vorderen Wurzeln ein Zusammenhang vorhanden ist.

Jene abnormalen Entwicklungsfälle, welche ich inmitten der Untersuchung über die Entwicklung der Spinalganglien und der Nervenwurzeln beobachtet habe, besitzen ein besonderes Interesse, indem sie die abnormale Verbindung der vorderen Wurzeln mit dem Ganglion intervertebrale und dieser Art das Hineingelangen

von Ganglienzellen in die Bahn der vorderen Wurzeln erklären. So trat auf einzelnen Querschnitten eines 5 Tage und 18 Stunden bebrüteten Hühnerembryo's bei ganz normalem Verlaufe der vorderen und hinteren Wurzeln, nahe an jener Stelle, wo die vorderen Wurzeln gewöhnlich ihren Austritt nehmen, ein 0,0128 mm starkes, aus feinen Fasern zusammengesetztes Wurzelbündel von dem vorderen seitlichen Theile der Medulla spinalis hervor. Dieses Bündel halte ich, seiner Lage und seinem Verlaufe nach, für ein abnormales vorderes Wurzelbündel. Auf einem folgenden Schnitte verläuft dieses abnormale vordere Wurzelbündel im Ganglion intervertebrale in transversaler Richtung und bin ich zu der Ansicht geneigt, dass es einen Theil der motorischen Elemente des dorsalen Nervenzweiges bilde. Dort wo dieses abnormale vordere Wurzelbündel mit dem Ganglion intervertebrale in Verbindung tritt (Fig. 4) ist die Kleinheit der intervertebralen Ganglienelemente auffallend, das heisst, dass sie, in ihrer Entwicklung zurückbleibend, den Charakter der embryonalen sympathischen Ganglienzellen angenommen haben. Viel schöner und in grösserer Ausdehnung ist dieses auffallende Formverhältniss auf einzelnen Querschnitten eines ebenfalls 5 Tage und 18 Stunden bebrüteten Hühnerembryo's zu beobachten. Aus der seitlichen ventralen Wand der Medulla spinalis trat auf der einen Seite ein 0,0480 mm dickes, normales vorderes Wurzelbündel hervor und trat alsbald in abnormer Weise mit dem Ganglion intervertebrale in Verbindung. An der Verbindungsstelle, auf einem Raume von ungefähr 0,1120 mm an der medialen Seite des Ganglion intervertebrale, hatten die Ganglienzellen einen sympathischen Charakter und besaßen abweichend von den benachbarten intervertebralen Ganglienzellen einen Durchmesser von 1—1,5 μ . Das Ganglion intervertebrale erstreckte sich noch auf 0,0480 mm weiter unter dem vorderen Wurzelstrange hin und die zum Nervenstamme strebenden Fasern des letzteren umgaben an der medialen Seite jene bezeichneten Zellen sympathischen Charakters, während sie an der lateralen Seite von den normalen grösseren intervertebralen Ganglienzellen umfasst wurden (Fig. 5).

Bei einem 20 mm langen Meerschweinchen hat bei normalem Verlauf der hinteren Wurzeln an einzelnen Schnitten die 0,0416 mm dicke vordere Wurzel das distale Ende des Ganglion intervertebrale abgeschnürt. In Folge dessen lag das distale Ende des

Ganglion intervertebrale an der lateralen Seite der vorderen Wurzel, an ihrer medialen Seite der abgeschnürte Ganglienabschnitt (dorso-ventraler Durchmesser 0,0704 mm, transversaler Durchmesser 0,2240 mm). Die Ganglienzellen haben 0,0064—0,0096 mm im Durchmesser (Fig. 10). Die vorgebrachten Befunde dokumentiren auf eine, jeden Zweifel ausschliessende Weise, dass in die Bahn der vorderen Wurzeln Ganglienzellen mittelst Abschnürung gelangen können; für unsere vorliegende Frage gestatten sie jedoch einen Rückschluss auf jenen frühen Zustand, in welchem die Entwicklung der vorderen Wurzeln und des sympathischen Ganglion vor sich geht. Und wir nehmen keinen Anstand, dieses abnormale Formverhältniss als eine Wiederholung des in einem früheren Stadium der Entwicklung vor sich gehenden Processes zu betrachten und auf diese Weise darin einen Beweis für die innige Beziehung der Entwicklungsmomente der vorderen Wurzeln und des sympathischen Ganglion zu erblicken. Diese unsere Anschauung bekräftigt ausser den oben Angeführten besonders der Umstand, dass dort, wo die vorderen Wurzeln auf abnormale Weise mit dem Ganglion intervertebrale in Verbindung treten, die Ganglienelemente des entsprechenden Abschnittes an Grösse zurückbleiben, das heisst sympathischen Charakter annehmen. Laut dem Vorgehenden sind auch beim Huhne die sympathischen Ganglienproducte der Zellenproliferation am distalen Theile der Ganglia intervertebralia, welche alsbald, am 5ten Tage der Bebrütung den sympathischen Grenzstrang als eine continuirliche, bilaterale Ganglienkette construiren.

Dem Aufbaue des sympathischen Grenzstranges auf der Spur folgt die Entwicklung der Ganglien und Geflechte der Visceralhöhle, welche, wie auch Schenk und Birdsall beobachteten, die Derivate des Ganglienzellen-Materials des Grenzstranges sind. Als Folge des in ventraler Richtung vorwärts strebenden Zellenproliferationsprocesses finden wir die sympathischen Grenzganglien mit geringer Ausdehnung und entfernter von ihrem Abstammungsorte und erst nachdem die Fundamente der Ganglienzellengeflechte der Visceralhöhle vollständig angelegt sind, wird der Herd der Zellenproliferation auf die sympathischen Grenzganglien übertragen, welche nun so grosse Dimensionen annimmt, dass mit Ausnahme des kleinen Raumes für die Rami communicantes und den Faseraustausch, die sympathischen und die spinalen Ganglien fast mit einander verschmelzen. Ueberraschend ist

dieser Wechsel des Zellenproliferationsprocesses, der consequent zweckmässige Aufbau des sympathischen Nervensystems. Schon im ersten Stadium der Abstammung ist die Gelegenheit zur Verbindung der vorderen Wurzeln mit den sympathischen Ganglienelementen gegeben und während der mediale und ventrale Theil des aus den selbständig gewordenen, sympathischen Ganglien constituirten sympathischen Grenzstranges die Ganglienzellenhaufen der Visceralhöhle producirt, beginnen sich die Rami communicantes, wie auch die Faserbahnen und peripheren Zweige des sympathischen Grenzstranges zu entwickeln und erst, wenn zu den sympathischen Geflechten der Visceralhöhle der Grund vollständig gelegt ist, erst dann ergänzt sich das sympathische Grenzganglion mit überraschender Schnelligkeit. Dieses sind die Momente, welche einander ablösen und theilweise auch gleichzeitig auftreten, und welche dem Blicke des aufmerksamen Beobachters nicht entgehen können.

Was endlich die übrigen peripheren Ganglienelemente und jenen Zellenstrang betrifft, welcher im Mesenterium enthalten ist und welchen Remak Darmnerv genannt hat, so werden wir im letzten Abschnitte davon sprechen. Remak hat die späteren Verhältnisse dieses Darmnerven wie auch der Geflechte der Visceralhöhle in einer hierauf bezüglichen Arbeit sehr ausführlich besprochen; wir unsererseits können, da die späteren und makroskopischen Verhältnisse nicht Gegenstand unserer Untersuchung bildeten, zu dieser Frage nichts Neues bieten.

IV. Säugethiere.

Die uns zur Verfügung gestellten Säugethierembryonen haben ihrem Alter entsprechend, uns über die ersten Entwicklungsstadien des sympathischen Nervensystems keinen Aufschluss geben können, haben uns aber nichts desto weniger mit sehr interessanten Formenverhältnissen bekannt gemacht, welche nur mit der bisher erörterten Entwicklungsweise in Zusammenhang zu bringen sind, und so wird dieselbe auch durch diese späteren Stadien bekräftigt.

An den Sagittalschnitten eines 10 mm langen Kaninchenembryos haben wir den sympathischen Grenzstrang als zusammen-

hängende Ganglienzellenkette beobachten können, welche, wie es die Fig. 11 zeigt, mit den charakteristischen Einschnürungen schon versehen ist; der dorsoventrale Durchmesser dieser eingeschnürten Abschnitte beträgt ungefähr 0,0470 mm und in denselben kommen schon in ansehnlicher Zahl die Nervenfasern zum Vorschein. Auffallend schön repräsentirt sich der ihrer Abstammung entsprechende Abschnitt oder die sympathischen Grenzganglien mit einem Durchmesser von 0,1480 mm, den Intervertebralganglien entsprechend, mit einer verlängerten, schwächtigen dorsalen Spitze. An demselben Embryo begegnen wir vor der ventralen Wand des ventralen Hauptgefäßes, wie es die Fig. 12 zeigt, fast segmentartig geordneten Ganglienzellengruppen, deren Dicke zwischen 0,0256 und 0,0640 mm schwankt, und welche, als Derivate des sympathischen Grenzstranges, schon die selbständige Entwicklungsbasis der sympathischen Ganglien und Geflechte der Visceralhöhle bilden.

Ein interessantes Formverhältniss zeigte sich auf einzelnen Querschnitten aus dem Gebiete der Genitaldrüsen eines ebenfalls 10 mm langen Kaninchenembryos. Das nahe der dorsalen Wand des ventralen Hauptgefäßes liegende, 0,0640 mm im Durchmesser haltende sympathische Ganglion verbindet nämlich ein 0,0128 mm dicker Ramus communicans mit dem Nervenstamme, an der Vereinigungsstelle befindet sich theils im Nervenstamme, theils am Anfangsstücke des Ramus communicans eine Ganglienzellengruppe in einer der vorigen ähnlichen Ausdehnung. Diese an beiden Seiten vorkommende Ganglienzellengruppe können wir als ein aus dem frühern Entwicklungsstadium der sympathischen Ganglien zurückgebliebenes und seine Abstammung dokumentirendes Formverhältniss ansehen (Fig. 13.) Andere Serienschnitte von 10, 14 und 16 mm langen Kaninchenembryonen haben nichts bemerkenswerthes geliefert. Auf den Sagittalschnitten eines 20 mm langen Kaninchens finden wir den sympathischen Grenzstrang mit seinen normalen Einschnürungen und seinen der Längsrichtung folgenden Faserbahnen. An dem gegen den Schwanz hinliegenden Theile bilden auch die eingeschnürten Grenzstrangabschnitte ein mit den sympathischen Grenzganglien zusammenfliessendes Ganglienzellenbündel, in den mehr proximalen Theilen hingegen verbindet die sympathischen Ganglien in den faserigen Grenzstrangabschnitten ein 0,0160 mm dicker Ganglienzellenstreif miteinander. Einzelne Querschnitte eines 20 mm langen Meerschweinchens gewähren uns

einen sehr hübschen Einblick in die Entstehung der sympathischen Gangliengeflechte der Visceralhöhle, wie das die Fig. 15 versinnlicht. Nur an manchen der durch die Bauchhöhle geführten Querschnitte haben wir gefunden, dass der am ventralen Theile des sympathischen Grenzganglions eingeleitete Zellenproliferationsprocess ein langes (dorsoventraler Durchmesser 0,3040 mm) schwach gebogenes Ganglienzellenbündel producirt, dessen Grenzstrangabschnitt 0,0800 mm, mittler Theil 0,0320 mm, ventraler Theil 0,0640 mm im Durchmesser hatte.

Die Bildung der Gangliengeflechte der Visceralhöhle ist auch hier das Product desselben Vorganges und erfolgt auf dieselbe Weise, wie wir es bei den Fischen und beim Huhn gefunden haben. An den Querschnitten eines ebenfalls 20 mm langen Meeresschweinchens ist der lebhafte Zellenproliferations- und Fortwachstumsprocess der vom sympathischen Grenzstrange schon abgesonderten sympathischen Ganglienelemente, welcher an beiden Wänden des Sinus urogenitalis in einer 0,3520 mm langen dorsoventralen Linie vor sich geht und die Basis des entsprechenden sympathischen Plexus bildet (Fig. 14) deutlich zu sehen.

Auf den Querschnitten der uns zur Verfügung gestandenen 18, 30, 32, 42 und 52 mm langen Menschenembryonen finden wir den sympathischen Grenzstrang in seiner Continuität mit den Rami communicantes und peripheren Geflechten entwickelt. Im Nachstehenden wollen wir von unseren Beobachtungen nur solche interessantere Formverhältnisse notiren, welche mit den oben bekannt gegebenen Entwicklungsmomenten in vollständigen Einklang gebracht werden und gleichzeitig die beim entwickelten Individuum zu beobachtenden Formanomalien erklären können. Auf den Serienquerschnitten unseres jüngsten 18 mm langen Menschenembryo finden wir schon vorgerücktere Zustände; der beiderseitig vollständig aufgebaute sympathische Grenzstrang enthält die in demselben in auf- und absteigender Richtung verlaufenden Faserbahnen schon in beträchtlichen Bündeln. Die beiderseitigen Grenzstränge weichen in Hinsicht der faserigen Commissuren und sympathischen Grenzganglien von einander sehr ab, so dass wir auf den Querschnitten das Auftreten sowohl der Fasern als auch der Ganglienzellen in der grössten Unregelmässigkeit finden. Schenk und Birdsall haben in ihrer angeführten Arbeit auf den Querschnitten eines 22 mm laugen menschlichen Embryo eine vollständige Ver-

bindung und zwar eine zellige zwischen dem Ganglion intervertebrale und dem Ganglion sympathicum beobachtet. Die veröffentlichte Figur (Taf. XVIII, Fig. 1) lässt den Zusammenhang nicht gehörig erkennen; die Beobachtung eines so überaus wichtigen Formverhältnisses würden wir gerne mit entsprechender Deutlichkeit veranschaulicht gesehen haben. In der Zeichnung sind allerlei überflüssige Details dargestellt und das Wesentliche ist in so verschwommener Weise und kleiner Vergrößerung dargestellt, dass es die aus der Zeichnung zu schöpfende Ueberzeugung kaum erwecken kann. Wir zweifeln nicht an dem Vorhandensein eines solchen Zusammenhanges, welcher dem bisher Erörterten zufolge evident ist und embryologisch sich auch bestätigen lässt; allein dieses Formverhältniss können wir bloß als seltene Varietät betrachten, da bei einem so vorgeschrittenen Embryo von der Beobachtung der ersten Entwicklungsmomente nicht mehr die Rede sein kann, sondern nur von zurückgebliebenen, regelwidrigen Verhältnissen, welche sich aus der Abstammung erklären lassen. Der von uns beobachtete 18 mm lange Menschenembryo liess bereits die angeführten, sehr vorgeschrittenen Verhältnisse erkennen, wie dieses auch Fig. 2 auf Taf. XIX von Schenk und Birdsall zeigt bei ihrem älteren Embryo, wo wir den Ganglien der Bauchhöhle begegnen.

Bei den von uns untersuchten Menschenembryonen haben wir nur diejenigen Formverhältnisse gesucht und notirt, welche so wie die Schenk'schen für die Thatsache der Abstammung der sympathischen Ganglien sprechen, als Varietäten, die in der Entwicklung zurückgeblieben sind und sich von früheren Stadien herleiten lassen. So spitzt sich an einem 30 mm langen Menschenembryo, wie Fig. 20 zeigt, das sympathische Ganglion (dorsoventraler Durchmesser 0,2560 mm, transversalobliquer Durchmesser 0,3840) gegen den distalen Theil des Ganglion intervertebrale zu und reicht ganz bis zur abgrenzenden Knorpelsubstanz. Die Distanz zwischen den zwei Ganglien ist ungefähr 0,2880 mm. Die Zellen des sympathischen Ganglion variiren zwischen 0,0032—0,0048 und 0,0064 mm. Auf der anderen Seite ist der Grenzstrang um vieles kleiner und wird von einem schon peripheren ganglienzelligen Nervenbündel bloß durch ein kleines Gefäss getrennt. Die Fig. 21 zeigt einen Theil der Querschnitte eines ebenso langen Menschenembryo. Die zwei sympathischen Grenzganglien liegen unter dem

Wirbelkörper bei den Gefässen; auf der einen Seite finden wir jedoch eine ziemlich grosse Ganglienmasse in seiner Entfernung von 0,0640 mm vom Nervenstamme. Die Ganglienzellengruppe, welche den während der Entwicklung nahe an einer Ursprungsstelle zurückgebliebenen Theil des sympathischen Ganglion repräsentirt, besitzt einen transversalen Durchmesser von 0,2240 mm und einen dorsoventralen Durchmesser von 0,1280 mm. Zwischen den zwei Ganglien befindet sich noch eine kleine intermediäre Ganglienzellengruppe, welche 0,0190 mm im Durchmesser hat. Auf einem anderen Schnitte desselben Embryo finden wir auf ungefähr 0,2240 mm Entfernung vom Ganglion intervertebrale eine Gruppe von Ganglienzellen (dorsoventraler Durchm. 0,0480 mm, transversalobliquer Durchm. 0,0960 mm). Diese Ganglienzellengruppen sind später sämmtlich in der Bahn der Rami communicantes enthalten. Auf den Querschnitten 30, 31 und 43 mm langer Menschenembryonen finden wir in auffallender Ausdehnung um den Darm, ferner um den Sinus urogenitalis die sympathischen Ganglienzellengruppen, welche die ansehnlichen embryonalen Vorläufer der im voll entwickelten Individuum bekannten Geflechte sind. Auf einzelnen Querschnitten eines 52 mm langen Menschenembryo zeigen die Rami communicantes interessante Formverhältnisse. Wie die Figuren 16, 17, 18 zeigen, sind in den Rami communicantes an verschiedenen Stellen Ganglienzellengruppen eingelagert, so dass, wenn wir sie zu einem Bilde vereinigen würden, wir in der Form des Ramus communicans eine das Ganglion intervertebrale mit dem Ganglion sympathicum verbindende vollständige Ganglienzellenkette bekämen. Die Fig. 16 kennzeichnet die Nähe der zwei Ganglien und am ventralen Theile des Ganglion intervertebrale denjenigen Abschnitt, welcher in unmittelbarer Nähe des Ganglion gleichsam als abgesonderte Zellengruppe zum Vorschein kommt. In Fig. 19 liegt die zurückgebliebene Ganglienzellengruppe näher zum Ganglion intervertebrale, in Fig. 17 entfernter von demselben und schliesslich auf Fig. 18 begegnen wir zwei zurückgebliebenen selbständigen Ganglien.

Im Folgenden will ich einige, auf menschliche Embryonen bezügliche makroskopische Befunde berühren. Bei einem 4 cm langen menschlichen Embryo fand ich das Ganglion cervicale schon abgesondert, ziemlich entfernt von der Ganglienreihe des Thorax. Diese letztere besteht zu beiden Seiten aus dicht auf einander

sitzenden, kleinen Ganglien, aus welchen ich, mit einigen Zweigen hervorgehend, den Nervus splanchnicus schon entwickelt gefunden habe und welchen ich bis unter die Nebenniere in ein Ganglion hinein verfolgen konnte. Zwischen dem thoracischen und oberem Lumbaltheile bestand wieder ein Verbindungsfaden, der Lumbaltheil bildet übrigens eine Ganglienkette. Die Sacralganglien, besonders auf der rechten Seite, habe ich schon abgesondert gefunden mit Verbindungsfäden. Bei einem 10 cm langen menschlichen Embryo hat sich das Ganglion cervicale superius schon sehr entfernt von der Ganglienreihe des Thorax, ist spindelförmig, 4 mm lang; am oberen Theile des Halses, im unteren Theile des dünnen Grenzfadens, nahe zum ersten Ganglion thoracicum, ist ein kleines Ganglion eingeschaltet, welches ich für die Spur des Ganglion cervicale inferius halte. Der Brusttheil bildet eine zusammenhängende, 1 mm breite Ganglienreihe, welche in ihrem unteren Theile Einschnürungen zeigt, ja die zwei letzten Brustganglien besitzen bestimmte Verbindungsfäden. Der Nervus splanchnicus entsteht zu beiden Seiten in der Höhe der 7ten Rippe, abwärts zahlreiche Fäden aufnehmend. Links in der Mitte des oberen ersten und zweiten Fadens ist je ein winziges Ganglion splanchnicum. Zwischen dem letzten Brust- und ersten Lumbalganglion ist der Verbindungsfaden auf der linken Seite 5 mm, auf der rechten Seiten 3 mm lang. Das oberste Ganglion des Lumbaltheiles ist schon differencirt, die übrigen sind noch zusammengeflossen.

Zwischen dem letzten Theile der lumbalen Reihe und dem ersten Sacralganglion ist ein 5 mm langer Verbindungsfaden. Die Ganglien des Sacraltheiles repräsentiren sich schon gut abgesondert mit Ausnahme des ersten, welches auf der rechten Seite die Vereinigung zweier Ganglien zeigt (Fig. 22). Bei einem 17 mm langen Menschenembryo ist das Ganglion cervicale linkerseits 1 cm; rechterseits 6 mm lang. Aus dem unteren Theile des Ganglion geht ein zum Herzen führender Zweig hervor. Das erste Ganglion thoracicum ist stark entwickelt, 5 mm lang. Die Ganglia thoracica sind schon abgesondert. Die dem 7. und 8. Intercoostalraume entsprechenden Ganglien sind auf der linken Seite zu einem breiteren Ganglion verschmolzen geblieben. Aus diesem Ganglion entspringt der Nervus splanchnicus, welcher von dem folgenden thoracischen Ganglion, wie auch von dem die zwei letzten verbindenden Bündel Verstärkungsfäden erhält. Nahe seinem Ursprunge aus diesem ver-

einigen Ganglion ist er mit einem kleinen, länglichen Ganglion, dem Ganglion nervi splanchnici versehen. Der Zusammensetzung des vereinigten Ganglion entsprechend, sendet er zwei Verbindungszweige zum 7. und 8. Intercostalnerve, an letzteren kommt auch ein kleines Ganglion vor, unmittelbar am Intercostalnerve. Aus dem unteren Theile dieses Ganglion geht auch ein Ramus communicans für den 9. Intercostalnerve hervor, ist in der Mitte mit einem kleinen Ganglion versehen, und ausserdem noch mit einem grösseren an jener Stelle, wo sich in den Intercostalnerv auch der vom folgenden Brustganglion entspringende Verbindungszweig versenkt. An den Verbindungszweigen dieses letzteren und der folgenden Brustganglien wiederholt sich dasselbe Verhältniss mit dem Unterschiede, dass die Ganglienknötchen etwas grösser sind. Der Lumbaltheil bildet noch immer eine zusammenhängende Ganglienreihe, welche jedoch sich auf den oberen Lumbaltheil des Grenzstranges beschränkt, an seinem unteren Theile finden wir nur den dünnen Verbindungsfaden für das erste Sacralganglion (Fig. 23). Bei einem neugeborenen Kinde erwähne ich die ausser den gewöhnlichen Formverhältnissen beobachteten, auf die Rami communicantes bezughabenden Verhältnisse. Das Ganglion Nervi splanchnici mangelt auf der linken Seite, auf der rechten Seite hingegen liegt es an der Vereinigungsstelle der oberen zwei Ursprungszweige des Nervus splanchnicus an der vorderen Oberfläche der Wirbelsäule. In dem oberen Theile des Lumbalabschnittes sind zu beiden Seiten drei Ganglien in noch nicht differenzirtem Zustande geblieben. Diese Ganglienmasse verbindet ein langer, dünner Faden mit dem ersten Sacralganglion. Dieser Faden hängt in seiner Mitte, linkerseits mit einem spindelförmigen Ganglion zusammen, welches aber nicht mehr in den Grenzstrang fällt, sondern im Ramus communicans gelegen ist, als Kennzeichnung eines zurückgebliebenen frühen Entwicklungszustandes. Der untere Theil des Ganglion hängt mit zwei Rami communicantes zusammen. Das erste Sacralganglion ist mit dem zweiten auf derselben Seite zusammengefloßen; der Ramus communicans des ersten Ganglion ist jedoch mit einem 3 mm langen Ganglion versehen, welches mit dem vorigen hinsichtlich seiner Bedeutung übereinstimmt und gleichfalls mit zwei Rami communicantes zusammenhängt (Fig. 24).

Die angeführten Fälle sind alle solche, welche mit der geschilderten Entwicklungsweise des sympathischen Nervensystems

in vollkommenen Einklang gebracht werden resp. aus derselben erklärt werden können. So begreifen wir durch dieselben ausserdem auch die einzelnen Anomalien, welche beim Erwachsenen beobachtet worden sind. Real¹⁾ hat beobachtet, dass der Grenzstrang am Capitulum der 7. Rippe mit einem grossen spindelförmigen Ganglion aufhörte, und vom 7. Costalnerven mit zwei Wurzeln wieder entsprang, auf der 8. Rippe war kein Ganglion vorhanden, an der 9. und 10. ein kleines, dann wurde er wieder unterbrochen und setzte sich dann von dem 12. Costalnerven mit zwei Wurzeln neuerdings entspringend fort. Wenn wir uns die erkannte Thatsache vor Augen halten, dass die sympathischen Ganglien von den Intervertebralganglien abstammen, und dass die separirten sympathischen Ganglien durch ihr Gegeneinanderwachsen secundär den sympathischen Grenzstrang erzeugen, so können wir uns die bezeichneten Anomalien des sympathischen Grenzstranges vollkommen erklären. Uebrigens haben wir im Capitel „Fische“ diese unsere Beobachtung erwähnt, welche sich auf das stellenweise Ausbleiben der Bildung des sympathischen Grenzstranges bezieht. Cruveilhier beschreibt einen Fall, wo das letzte Dorsal mit dem ersten Lumbalganglion zusammenfliesst und in der Länge zweier Wirbel mittelst eines Fadens mit einer grossen Ganglienmasse zusammenhängt, welche die vier Lumbalganglien repräsentirt. Wie wir gesehen haben, tritt die Einschnürung des sympathischen Grenzstranges, die segmentartige Differenzirung der Ganglien zu allererst am Cervicaltheile, dann am Sacralabschnitte, erst später am Brusttheile und zuletzt am Lumbalabschnitte auf. Die Separirung ist jedoch oft, wie wir gesehen haben, nicht vollständig, mehrere Ganglien bleiben in ihrem originalen Zustande und erscheinen beim Erwachsenen als ein von der Norm abweichendes morphologisches Verhältniss.

V. Schluss.

Wenn wir auf unsere, auf das periphere Nervensystem bezügliche Untersuchungen einen resümirenden Rückblick werfen, glauben wir ein übersichtliches klares Bild gewonnen zu haben,

1) Henle, Nervenlehre. 1879. S. 66, 70.

von den auf einem gewissen Gebiete in der Entwicklung der peripheren Nerven und Ganglien auftauchenden Vorgängen und deren Variationen. Doch um wie viel sich die Frage klärte in Bezug auf die Entwicklung der intervertebralen Ganglien und Wurzeln, des sympathischen Grenzstranges und der sympathischen Geflechte der Visceralhöhle, um eben so viel complicirter und dunkler blieb die Entwicklungsgeschichte der in die Organe eingelagerten Nerven und Ganglienzellen. Laut dem Bisherigen, haben wir die in einzelnen Phasen der Entwicklung von Schritt auf Schritt verfolgbare Abstammung des Ganglion intervertebrale aus dem Medullarrohre gesehen, desgleichen auch diejenigen der Nervenwurzeln, ferner die Entstehung der sympathischen Grenzganglien aus dem Ganglion intervertebrale und aus diesen die Bildung der sympathischen Geflechte der Visceralhöhle, mit einem Worte, wir konnten uns überzeugen, dass die genannten Abschnitte des peripheren Nervensystems thatsächlich directe Derivate der Intervertebralganglien, und mittelst dieser letzteren indirect diejenigen des Medullarrohres sind. Die Bildung der Organe und der mehr peripheren Nerven- und Ganglienelemente gelangte nicht zu unserer Beobachtung, die Entwicklung der sympathischen Ganglien und Geflechte geht in so später Periode vor sich, wo die Organe sich schon histologisch zu sondern beginnen und konnten wir auch nicht die Spur des Hineinwachsens der Zellenstränge der Visceralhöhle in die Substanz der Organe beobachten. Bei den Urfischen streben die medial liegenden Elemente der am Ende des Ganglion intervertebrale begonnenen Zellenproliferation zum Unterleibsgefäße hin und gehen ganz auf in den Elementen des Mesoderma. Dass auf diesem Wege Ganglienzellen in das Mesenterium und später in das Intestinum gelangen können, ist schliesslich nicht unmöglich, aber davon war auch nicht die geringste Spur zu beobachten. Beim Huhne tritt der beträchtliche Zellenstrang an der dorsalen Wand des Rectum, im distalen Theile des Rumpfes, auch der Remak'sche Intestinalnerv in so früher Zeit auf, wo noch die Entwicklung der sympathischen Ganglien der Visceralhöhle aus dem sympathischen Grenzstrange ihren Anfang nimmt und finden wir ihn besonders am distalen Theile mächtiger als proximalwärts. Die Zellenstränge der Visceralhöhle in directe Verbindung mit dem Remak'schen Nerven zu bringen, gelang nicht, übrigens scheint auch seine Form und die Stelle seines

ersten Auftretens für eine selbständige Entwicklung zu sprechen. Es scheint, dass die Entwicklung der Ganglienelemente der Organe zur Entstehung des sympathischen Grenzstranges und der Ganglien der Visceralhöhle in schroffem Contraste bleiben, als hätten wir es mit ektodermalen einerseits und mesodermalen Gebilden andererseits zu thun. Die wichtige Frage der Abstammung der in der Substanz des Herzens befindlichen Ganglien, ferner der in die Scheiden der peripheren Nerven eingestreuten Zellen wird den Gegenstand unserer nächsten Untersuchung bilden; und obgleich es schon dem Bisherigen zufolge sehr wahrscheinlich ist, dass diese mehr peripher liegenden Ganglienzellen mesodermalen Ursprunges sind, so lässt sich doch die Möglichkeit nicht vollends ausschliessen, dass die Gangliengeflechte der Visceralhöhle, indem sie die zu den Eingeweiden ziehenden Gefässe umgeben, gleichzeitig der Gefässverästelung entsprechend den Ausgangspunkt der Entwicklung der in der Substanz der Eingeweide findbaren Ganglienzellen bilden. Diesem Gegenstande widmen wir eine besondere Studie. Für diesmal fassen wir jetzt nur kurz die Resultate, zu welchen unsere bisherigen Untersuchungen in Bezug auf das periphere Nervensystem geführt haben, zusammen:

1) Die Ganglia intervertebralia sind bei Fischen und Eidechsen in der ganzen Länge des Embryo, beim Huhne blos im Gebiete der Urwirbel unmittelbare Produkte des am dorsalen Abschnitte des Medullarrohres beginnenden Zellenproliferationsprocesses; beim Huhne stammen sie im Gebiete des Kopfes von der Zellenproliferation des in das Gehirnrohr umbiegenden Abschnittes der Ektoderma ab, ebenso von einer Loslösung von Zellen des nahe der Umbiegungsstelle liegenden Abschnittes der Ektoderma.

2) Sowohl die vorderen, als die hinteren Wurzeln erscheinen in Form feiner, aus dem Medullarrohre hervorstwachsender Fasern, und zwar kommen die vorderen in der Reihenfolge ihres Auftretens den hinteren zuvor. Die Zellen des verschmälerten dorsalen Theiles des Intervertebralganglion, an den Enden der sich entwickelnden hinteren Wurzeln verbleibend, bilden die Grundlage der in ihrer Bahn findbaren Ganglia aberrantia. Abnormal können zum spinalen Dorsalast einzelne hintere Wurzelfasern ziehen, ohne das Ganglion intervertebrale zu tangiren, ebenso können seitens der vorderen Wurzeln durch das Ganglion intervertebrale hindurch für den Dorsalast bestimmte motorische Fasern dringen.

3) Es kann abnormal eine Ganglienzellengruppe zurückbleiben, der Stelle der unparigen Ganglienleiste entsprechend, oberhalb des Medullarrohres. Die vorderen Wurzeln können von dem Ganglion intervertebrale grössere oder kleinere Theile abschnüren und in ihre Bahn einschliessen. Die Ganglienzellen bleiben an der Stelle der abnormalen Verbindung des Ganglion intervertebrale mit den vorderen Wurzeln in ihrer Entwicklung zurück, d. h., sie nehmen einen embryonalen sympathischen Charakter an.

4) Die sympathischen Ganglien sind unmittelbare Produkte des am ventralen Ende der Ganglia intervertebralia vor sich gehenden segmentartigen Zellenproliferationsprocesses; nach ihrer Abschnürung erscheinen sie als separirte Ganglien.

5) Der sympathische Grenzstrang ist ein secundäres Produkt, und verdankt den in der Richtung gegeneinander wachsenden, separirten sympathischen Ganglien sein Entstehen.

6) Die sympathischen Ganglien und Geflechte der Visceralhöhle sind directe Derivate des sympathischen Grenzstranges.

7) Jedes sympathische Ganglion steht in Verbindung mit dem Intervertebralganglion, mit der vorderen Wurzel, mit den vorderen und hinteren spinalen Nervenästen.

8) Die von der Medulla spinalis kommenden Nervenfasern verlaufen (beim Pferde nachweisbar) nach einem bestimmten Systeme in dem sympathischen Grenzstrange, im oberen Theile des Thorax steigt die grössere Zahl der Bündel aufwärts, ein kleiner Theil hingegen abwärts, von da abwärts im Brust- und Lendentheile nimmt der grössere Theil der Bündel eine ab- und der kleinere Theil eine aufsteigende Richtung. Die spinalen Faserbündel gehen vom sympathischen Grenzstrange als periphere sympathische Zweige ab, indem sie noch die aus dem Grenzstrange von oben und unten zu ihnen gelangenden Fasern aufnehmen.

9) Beim Huhne ist die, fast bis zur Confluenz gehende Nähe der intervertebralen und sympathischen Ganglien ein in einem späteren Entwicklungsstadium erfolgendes secundäres Formverhältniss.

10) Die in den Eingeweiden eingelagerten Ganglienzellengruppen entwickeln sich wahrscheinlich separat.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII—XXVII.

Tafel XXIII.

- Fig. 1. Querdurchschnitt eines 80 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vgr. Winkel S_8O_2 . Sp g Spinalganglion. Sg Sympathicusganglion im Entstehen begriffen. Ch Chorda. M Medulla. W Wurzelbündel.
- Fig. 2. Querdurchschnitt eines 5 Tage alten Hühnchens. Vgr. Winkel S_4O_2 . Sp g Spinalganglion. N Nervenstamm. Sg Sympathicusganglion. x hervorwachsendes Ganglienzellenbündel.
- Fig. 3. Querdurchschnitt einer sechs Tage alten Ente. Vgr. Winkel S_4O_2 . Ch Chorda. V Unterleibsgefäß. M Mesenterium. G g g sympathische Ganglienzone.
- Fig. 4, 5. Querdurchschnitte eines 5 Tage und 18 Stunden alten Hühnchens. Vgr. Winkel S_7O_2 . Sp Ganglion spinale. M Medullarrohr. Ra Vordere Wurzel. x Ganglienzellen mit sympathischem Charakter. y normale Ganglienzellen des Spinalganglions.

Tafel XXIV.

- Fig. 6. Querdurchschnitt eines 8 Tage alten Hühnchens. Vgr. Hartnack S_3O_2 . R Rückenmark. cc Canalis centralis. gs graue Substanz. ws weisse Substanz. hw hintere Wurzel. vw vordere Wurzel. Spg Spinalganglion. Sg Sympathicusganglion. p Sg peripheres Ganglion des Sympathicus. Wk Wirbelkörper. va, da ventraler, dorsaler Ast. x, Verbindung zwischen vorderer Wurzel und Sympathicusganglion. x,, Verbindung zwischen dorsalem Ast und Sympathicusganglion. x,,, Schleifenbündel. hwf hintere Wurzelfasern, Verbindung zwischen beiden Ganglien.
- Fig. 7, 8. Querdurchschnitte eines 8 Tage alten Hühnchens. Vgr. Hartnack S_4O_2 . Sp g Ganglion spinale. Sg Ganglion sympathicum. x peripheres sympathisches Ganglion. M Medullarrohr. Ch Chorda dorsalis.
- Fig. 9. Querdurchschnitt einer 6 Tage und 19 Stunden alten Ente. Vgr. Hartnack S_4O_2 . J Darm. N paariger Darmnerv. M Mesenterium.

Tafel XXV.

- Fig. 10. Querdurchschnitt eines 20 mm langen Meerschweinchens. Vgr. Hartnack S_4O_2 . Sp Spinalganglion. rp hintere Wurzel. ra vordere Wurzel. M Medullarrohr. V Wirbelkörper. x abgeschnürter Ganglientheil.
- Fig. 11. Sagittalschnitt eines 10 mm langen Kaninchens. Vgr. Hartnack

S_4O_2 . S Sympathischer Grenzstrang. V Wirbelsäule. M Medullarrohr.

- Fig. 12. Sagittalschnitt eines 10 mm langen Kaninchens. Vgr. Hartnack S_4O_2 . V Unterleibsgefäß. Gg vom Grenzstrange abgesonderte isolierte sympathische Ganglienzellengruppen, als Bildungsstätte der sympathischen Geflechte der Visceralhöhle.
- Fig. 13. Querdurchschnitt eines 10 mm langen Kaninchenembryo. Vgr. S_4O_2 . Sp Spinalganglien. M Medullarrohr. cm ramus communicans. S Ganglion sympathicum. x sympathische Ganglienzellengruppe. N Nervenstamm.
- Fig. 14. Querschnitt eines 20 mm langen Meerschweinchens. Vgt. S_4O_2 . Ch Chorda. Su Sinus urogenitalis. i Darm. Sg sympathische Grenzganglien. Gg periphere Ganglienzellengruppen.

Tafel XXVI.

- Fig. 15. Querdurchschnitt eines 20 mm langen Meerschweinchens. Vgr. Hartnack S_4O_2 . S Grenzstrangganglion des Sympathicus. x sich entwickelnder Ganglienzellenstrang. i Darm. V Wirbelkörper.
- Figg. 16, 17, 18. Querdurchschnitte eines 52 mm langen Menschenembryo. Vgr. Hartnack S_4O_2 . M Medullarrohr. Sp Spinalganglion. cm ramus communicans. s sympathisches Ganglion. x Ganglienzellengruppe. W Wirbelkörper.

Tafel XXVII.

- Fig. 19. Querdurchschnitt eines 52 mm langen Menschenembryo. Vgr. Hartnack S_4O_2 . Bez. wie Fig. 18.
- Figg. 20, 21. Querdurchschnitte eines 30 mm langen Menschenembryo. Vgr. Hartnack S_4O_2 . Sp Spinalganglion. S Sympathisches Ganglion. x Ganglienzellengruppe. Vv Gefäße. V Wirbelkörper.
- Fig. 22. Sympathischer Grenzstrang eines 10 cm langen menschlichen Embryo. 1. Ganglion cervicale sup. 2. Ganglion cervicale inf. 3. Ganglia thoracica. 4. Ganglia n. splanchnici. 5. Nervus splanchnicus. 6. Ganglia lumbalia. 7. Ganglia sacralia.
- Fig. 23. Sympathischer Grenzstrang eines 17 cm langen menschlichen Embryo. 1. Ggl. cervic. sup. 2. Ggl. thorac. prim. 3. Zusammengesetztes Ganglion. 4. Ggl. splanchnicum. 5. Nerv. splanchnicus. 6. 7. 8. Ganglien der Rami communicantes. 9. Ganglia lumbalia. 10. Ggl. sac. prim. 11. R. cardiacus.
- Fig. 24. Abschnitt des sympathischen Grenzstranges eines Neugeborenen. 1. Verschmolzene sympathische Lumbalganglien. 2. 3. Ganglien der Rami communicantes. 4. 5. Verschmolzene sympathische Sacralganglien.