

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

Von W. Waldeyer.

(Fortsetzung aus No. 46.)

Die hervorgehobenen Thatsachen werden nun auch durch mehrere neuere hervorragende Arbeiten auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie gestützt. Es ist unmöglich, hier auf alle einschlägigen Arbeiten einzugehen, doch möchte ich einige derselben nicht unerwähnt lassen: es sind die Untersuchungen von Béla Haller¹⁾, Fridtjof Nansen²⁾, Romeo Fnsari³⁾ und von G. Retzius, dessen schöne Monographie: *Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen*, Biologische Untersuchungen von G. Retzius, Neue Folge, Bd. I p. 1, Stockholm 1890, vor kurzem erschienen ist. Letzteres Werk enthält auch eine ergiebige und, soweit mir bekannt ist, vollständige Besprechung der einschlägigen Litteratur.

Béla Haller's Ergebnisse stimmen in manchem mit denen Golgi's überein. Er nimmt, wie dieser, einen zweifachen Ursprung der Nervenfasern an, einmal direkt aus den Nervenfortsätzen der Ganglienzellen (motorische Fasern), dann aber auch, und zwar für die sensiblen Wurzeln, aus einem Netzwerk anastomosirender fein verzweigter Fortsätze der sämtlichen Ganglienzellen, und drittens Verbindungsfortsätze, welche eine Ganglienzelle direkt mit einer anderen verknüpfen. — Von diesen letzteren ist seltsamer Weise in allen übrigen Arbeiten kaum mehr die Rede, obgleich sie, auch bei höheren Wirbelthieren, sicher festgestellt sind (vergleiche die unter Kollmann's Leitung angeführte Untersuchung von J. Carrière: *Ueber Anastomosen der Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarkes*. Arch. f. mikr. Anat. XIV p. 125, 1877). Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch Eisig in seiner Monographie über die Capitelliden (Fanna und Flora des Golfes von Neapel, 16te Monographie, Berlin 1887), während Nansen's und Retzius' Befunde denen von S. Ramón y Cajal und Kölliker entsprechen. Nansen, welcher ebensoviel mit dem Mikroskope, wie mit dem Alpenstock und mit Schneeschuhen umzugehen weiss, hat schon seit 1885—1887 bei Myxine und bei verschiedenen Evertrebraten die Theilung der in das Mark eintretenden hinteren Wurzelfasern gesehen, auch erwähnt er der den Collateralen Ramón's entsprechenden Seitenäste. Bezüglich der Protoplasmafortsätze stimmt er Golgi's Auffassung zu und beschreibt auch Zellen von Golgi's zweitem Typus mit frei endigenden Verästelungen. Gegen Golgi nimmt er nirgends Anastomosen zwischen der Verästelung der Nervenfasern und den Ganglienzellenfortsätzen an; doch weicht er in einem wesentlichen Punkte bezüglich der functionellen Deutung von allen übrigen Autoren ab, insofern er die Ganglienzellen nur als ernährende Apparate ansieht und die Uebertragung der Leitungen bei Reflexen sowohl wie bei den psychomotorischen und psychosensorischen Vorgängen in dem von His sogen. Nervenfilz direkt von Faser zu Faser geschehen lässt, ohne dass die Zellen dabei in Mitthätigkeit oder Mitleidenschaft gezogen werden.

Fnsari's Angaben stimmen bezüglich des Ursprungs und des Verlaufes der Nervenfortsätze mit denen Nansen's überein.

Ähnliches ergeben für die meisten Punkte die eingehenden Untersuchungen von G. Retzius: Fast alle Ganglienzellen der untersuchten Crustaceen (Astacids und Palaemon) haben nur einen einzigen Fortsatz — Stammfortsatz, Retzius — sind also monopolar. Diese Stammfortsätze gehen in Nervenfasern über, entweder in longitudinal innerhalb des Centralnervensystems weiterverlaufende oder in peripher anstretende. Nur am proximalen Ende der Banchstrangganglien findet man in der Regel eine mittelgrosse bi- oder multipolare Zelle, welche einen Stammfortsatz distal in die Längscommissur schickt, während die anderen Fortsätze, die theils vom Ganglienkörper selbst, theils vom Stammfortsatz abgehen, sich in der sogenannten Leydig'schen Punktsnbstanz ansbreiten und entweder dort in feiner Verästelung frei enden, oder ebenso fein verzweigt an der Hülle des Banchstranges sich festsetzen.

Allem Anschein nach gehen von den Stammfortsätzen sämt-

licher Ganglienzellen Seitenzweige zur Punktsnbstanz ab, um dort fein verästelt frei zu endigen (Nebenfortsätze, Retzius).

Diese Nebenfortsätze müssen nach Retzius als nervös angesehen werden, da sonst gar keine Verbindung zwischen den verschiedenen Nervenfasern denkbar wäre. Irgendwelche Anastomosen zwischen den Verzweigungen der Nebenfortsätze sah aber Retzius ebenso wenig wie Nansen; auch längnet er bestimmt, dass irgend eine Nervenfasern aus einem Netzwerk sich entwickle; alle kommen von Stammfortsätzen in direktem Anslauf; dabei aber dürfte es nach Retzius jedoch keinen Stammfortsatz geben, der nicht Nebenfortsätze zur Punktsnbstanz sendete. Zellen vom zweiten Typus Golgi's konnten nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden. Ich frene mich, dass Retzius hier der schönen Untersuchungen meines leider so früh verstorbenen Freundes Reinhold Buchholz¹⁾ gedenkt, der, wenn auch in unvollkommener Weise, damals schon derartige Verhältnisse bei den Mollusken nachwies. Auch benutze ich diese Gelegenheit, um einen Irrthum, in welchen ich²⁾ bei meinen gleichzeitig angestellten Untersuchungen über den Ursprung der Nervenfasern gerathen war, dass ich nämlich keinen direkten Ursprung eines Axencylinders von einer Ganglienzelle gelten lassen wollte, zurückzunehmen.

Den von Retzius gezogenen Vergleichen a) der Crustaceen-Ganglienzellen mit denjenigen Ganglienzellen der Wirbelthiere, welche einen Nervenfortsatz haben — Stammfortsatz = Nervenfortsatz — ferner b) der Nebenfortsätze der longitudinal verlaufenden Nervenfasern der Krebse mit der Collateralen S. Ramón's, stimme ich gern zu. Die Ähnlichkeit der centrifugalen Fasern in ihren Verhältnissen liegt ebenfalls klar vor. Die Punktsnbstanz kann mit der granen Substanz verglichen werden. Schwieriger ist die Frage nach den Protoplasmafortsätzen, die in derselben Art wie bei den Wirbelthieren, d. h. vom Zellkörper, entspringen, bei den Krebsen aber jedenfalls sehr selten sind. Ob man die von den Stammfortsätzen entspringenden Nebenfortsätze auch mit den Protoplasmafortsätzen der Wirbelthiere vergleichen darf, wie Retzius es thut (siehe z. B. Alinea a) p. 49 l. c.), bleibt mir zweifelhaft. Ich würde eher annehmen, dass den Krebsen bis auf sehr wenige Fälle (s. die erwähnten vereinzelt Zellen am proximalen Ende der Banchganglien) die Protoplasmafortsätze ganz abgehen. Auch die Hirndineen scheinen sich den Angaben Rohde's³⁾ zufolge in gleicher Weise zu verhalten. Alle centralen Ganglienzellen bei ihnen sind monopolar, nur einzelne grosse periphere polypolar.

Bei Krebsen müssen die sensiblen Fasern genau so entspringen und enden wie die motorischen. Wie wir vorher sahen, ist das ja bei den sensiblen Fasern der Wirbelthiere auch der Fall; nur schickt hier die Ursprungszelle (im Spinalganglion) nach zwei Seiten hin eine frei anslaufende Nervenfasern aus. Denn wir haben ja auch bei den peripheren Enden dieser letzteren häufig die frei anslaufenden Endbäumchen, z. B. in den sensiblen Nerven der Cornea, des Kehlkopfes, der Sehnen, der Genitalnervenkörperchen, wo sie vor kurzem noch G. Retzius⁴⁾ nachwies, während an anderen Stellen, Tast-scheiben der Grandry'schen Körperchen und Endknöpfchen in den Vater'schen Körperchen — hier sieht man jedoch öfters auch eine Verästelung, ich fand vor kurzem noch sieben Zweige einer einzigen in ein Vater'sches Körperchen eingetretenen Nervenfasern — ein zwar etwas abweichendes, immerhin jedoch freies Ende vorhanden ist. Mir ist jedenfalls, gegenüber den zahlreichen neueren gegentheiligen Erfahrungen, die Angabe von Longworth und mir über die Endigung der Endkolbennerven in Zellen zweifelhaft geworden. Die centralen sensiblen Fasern laufen mit ihren Collateralen ja alle in freie Endbäumchen aus.

Ich füge noch hinzu, dass auch die eingehenden Untersuchungen Rohde's⁵⁾ bei Wirbellosen auch auf einen freien, unabhängigen Verlauf der Nervenfasern geführt haben, während B. Rawitz⁶⁾ mit Entschiedenheit für eine netzförmige Verbindung eintritt.

¹⁾ Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems bei den Süsswassermollusken. Archiv für Anat. und Physiologie und wissenschaftl. Medicin 1863.

²⁾ Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren, sowie über dessen Endigung in den quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. rationelle Med. 3. Reihe, Bd. 20, 1863.

³⁾ Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beiträge, herausgegeben von Schneider, Breslau 1887 — ferner: Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirndineen. Ebenda Bd. III, Heft 1, 1891.

⁴⁾ Ueber die Endigungsweise in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchens. Internationale Monatsschr. f. Anat. und Physiologie 1890, Bd. 7, Heft 8.

⁵⁾ Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beiträge, herausgegeben von Schneider, Breslau 1887 — ferner: Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirndineen. Ebenda Bd. III, Heft 1, 1891.

⁶⁾ Rawitz, B., Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 20.

¹⁾ 1) Untersuchungen über marine Rhipidoglossen II. Morphologisches Jahrbuch Bd. 11, 1885. 2) Ueber die sogenannte Punktsnbstanz im Centralnervensystem. Ebend. Bd. 12, 1886. 3) Beiträge zur Kenntniss der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zoologischen Institute zu Wien Bd. 8. 4) Ueber das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthogoriscus mola. Morphol. Jahrb. Bd. 17, 1891.

²⁾ 1) Bidrag till Myzostomernes Anatomi og Histologi. 2) Foreløbig Meddelelse om Undersøgelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa. Bergens Museums Aarsberetning 1885. 3) The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Ebend. 1886/1887. 4) Anatomie und Histologie des Nervensystems der Myzostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 21, 1887 p. 267. 5) Die Nervelemente, ihre Structur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anzeiger 1888 p. 157.

³⁾ Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internationale Monatsschrift für Anatomie u. Physiologie 1887 Bd. 4 p. 275.

Als ich bereits diesen Aufsatz druckfertig hergestellt hatte, erschien die unmittelbar zu den Retzius'schen Untersuchungen zu stellende Arbeit Biedermann's¹⁾. Es wurden mit der Ehrlich'schen Methylenblaumethode zwei Crustaceespecies (*Astacus fluvi.* und *Oniscus murar.*) und zwei Anneliden (*Hirudo medic.* und *Nereis pelagica*) behandelt. Die Ergebnisse stimmen mit denen von Retzius in wesentlichen Punkten überein. Die grosse Mehrzahl der Zellen erwies sich nach dem ersten Golgi'schen Typus gebaut mit nur einem Nervenfortsatz und ohne Protoplasmafortsätze, also monopolar. Der Nervenfortsatz trat entweder als Nervenwurzelfaser aus oder lief, Collateralen abgebend, in der Längscommissur weiter. Nur eine einzige Zelle wurde bei *Hirudo* gefunden, welche drei Fortsätze besass, über deren Verlauf jedoch nichts genaueres herausgebracht wurde. Die Zellen des zweiten Golgi'schen Typus, welche mit ihren Verzweigungen noch innerhalb des Centralnervensystems aufgehen und keine Faser aus dem Bereiche desselben herausenden, waren bei *Astacus* zahlreich, bei den Würmern selten. Dass die gröberen Verzweigungen der Nervenfortsätze nirgends anastomosirten, stellte Biedermann, wie seine Vorgänger fest; ob aber nicht zwischen den feineren netzförmigen Anastomosen vorkommen, will er nicht entscheiden, lässt diese wichtige Frage also offen.

Des weiteren können die Verhältnisse bei den höheren Sinnesnerven zur Stütze der Auffassungen von Golgi (z. Th.), P. und S. Ramón²⁾³⁾ und Kölliker herangezogen werden. Pedro und S. Ramón, ferner Dogiel⁴⁾, van Gehuchten⁵⁾ und B. Grassi und Castranovo⁶⁾ haben den unmittelbaren Zusammenhang von Olfactoriusfasern mit den Max Schultze'schen Riechzellen dargethan. Neuerdings hat v. Brunn,⁷⁾ dessen schöne Präparate ich einzusehen Gelegenheit hatte, dasselbe vom Menschen über allen Zweifel gestellt. Am klarsten sind in dieser Beziehung die Bilder S. Ramón's und v. Brunn's. Von den epithelialen Riechzellen laufen nun diese Nervenfasern zu den Glomeruli olfactorii (Golgi, S. Ramón), um hier frei mit Endbäumchen aufzuhören. Die schönen Untersuchungen von His⁸⁾ ergänzen diesen Befund, indem sie ergeben, dass die Olfactoriusfasern vom Riechepithel aus zum Gehirn hin sich entwickeln. Weiterhin enden nun in den Glomeruli auch mit freien Reiseren die Ausläufer von Zellen gangliöser Art, die wiederum Fasern zum Tractus senden, welche in diesem zum Gehirn verlaufen.

In der Netzhaut, dem Tractus und Lobus opticus der Vögel fand S. Ramón⁹⁾ folgende Verhältnisse: die Stäbchen- und Zapfenfasern hängen nicht continuirlich mit irgend einem anderen Retinalelement zusammen; ihre zur inneren Körnerschicht gewendeten Enden laufen dort verästelt und frei aus; ebensolche freie Ausläufer haben dort die bipolaren Ganglienzellen der inneren Körnerschicht, und zeigen auch solche in der Molecularschicht, wo sich auch freie Ausläufer der Opticusganglienzellen finden, von denen ein Theil der Opticusfasern entspringen, um zum Hirn zu verlaufen; dort enden sie frei mit Endbäumchen. Dies wäre die centripetale Bahn und in dieser die Leitung nur durch Contiguität gesichert. Nirgends (gegenüber Tartuferi) fand S. Ramón Anastomosen. Wie beim Olfactorius, wo ich vorhin dieser Gebilde nicht erwähnte, so giebt es auch in der Netzhaut Fasern, die centrifugal zur Retina laufen, um dort mit freien Enden in der inneren Körnerschicht aufzuhören. Die Bedeutung dieser centrifugalen Zellen ist sowohl für den Olfactorius, wie für den Opticus noch unklar. Immerhin liegen aber die Verhältnisse hier sonst ähnlich, wie beim Centralnervensystem.

Wenn wir noch einen raschen Blick auf die histogenetische Entwicklung der Centralorgane werfen, so werden wir auch bei dieser manches finden, was die entwickelten Ansichten zu stützen geeignet erscheint. Ich darf mich wohl, ohne anderen verdienten

Forschern zu nahe zu treten, in dieser übersichtlichen Darstellung auf die Angaben von Vignal¹⁾, W. His — Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente. Arch. f. Anatomie und Physiologie, anat. Abtheilung 1891 Supplementband (Zusammenstellung der in einer Reihe eingehender Abhandlungen²⁾ niedergelegten Resultate) — und auf die Mittheilungen von S. Ramón y Cajal³⁾ und M. v. Lenhossek⁴⁾ beschränken.

Aus diesen Arbeiten genügt es, für die hier besprochenen Dinge folgendes hervorzuheben, worin die genannten Forscher übereinstimmen: 1) die sämtlichen Elemente des Centralnervensystems entstehen zunächst aus einer einheitlichen ectodermalen Anlage; aus dieser gehen auch die Spinalganglien hervor. 2) Man kann alsbald in dieser Anlage zweierlei Zellen unterscheiden, die Spongioblasten und die Keimzellen (His).

Erstere, die Spongioblasten, liefern das zunächst auftretende Gerüst und erstrecken sich während der Entwicklung des Markes durch dessen ganze Dicke vom Ventrikel bis zur äusseren Oberfläche (Golgi). Nach der Meinung einiger Autoren (Lenhossek, Ramón y Cajal) sollen auch alle sonstigen Neurogliazellen, selbst diejenigen, welche man später in der Mitte des Markes zwischen den langen Ependymzellen (Epithelzellen des Ventrikels) findet, von den letzteren ausgehen, nach anderen (His, Lachi) käme später ein grösserer Antheil mesodermalen Bindegewebes hinzu und bildete einen Theil der eigenthümlichen sternförmigen Zellen. So wären z. B. nach His die Deiters'schen Pinselzellen bindegewebiger Natur.

Die weissen Nervenfasern wachsen von den Keimzellen aus und erscheinen zuerst als kegelförmige Verlängerungen derselben; diese wachsen bis zu ihrem Bestimmungsorte einfach vorwärts und tragen an ihrem freien vorwachsenden Ende eine Verdickung, von der man kleine Fortsätze ausgehen sieht (Wachstumskegel S. Ramón.) Dieser Wachstumskegel bildet dann später die Endbäumchen.

Die sensiblen Fasern wachsen ebenso, aber nach zwei Richtungen hin, von einer spinalen Ganglienzelle aus, so dass die Spinalganglienzellen bei sämtlichen Geschöpfen anfangs bipolar erscheinen (His, Ramón, Lenhossek). Beide Fortsätze wachsen mit Wachstumskegeln, der centrale zum Rückenmark, der andere zur Peripherie; an dem Ursprunge aus der Spinalganglienzelle vereinigen sie sich später (His), so dass auf diese Weise die bekannten T-Fasern Ranvier's entstehen (s. z. B. Fig. 3 B. 6, 1, 2, 3). Die Protoplasmafortsätze der Ganglienzellen (Dendriten, His) erscheinen erst weit später als die Nervenfortsätze. Vignal weist nach, dass die Entwicklung der Nervenzellen und ihrer Dendriten in der Grosshirnhemisphäre weit später vor sich geht, als im Rückenmark. S. Ramón sieht die Ganglienzellen anfangs alle bis an die Ventrikelhöhle reichen, und erst später sich davon entfernen.

Bei der Entwicklung der Sinnesorgane sieht man sowohl Nervenfasern vom Sinnesepithel zum Centrum, als auch in umgekehrter Richtung wachsen; für das System der Sehnerven haben wenigstens His und Ramón Befunde mitgeteilt, die dafür sprechen; vom Riechorgan zeigten His und A. Dohrn, dass von einem Ganglion, dem His'schen Riechganglion aus, sich Fasern entwickeln, die cerebralwärts wachsen und den in umgekehrter Richtung vom Hirn aus gebildeten Riechbulbus erreichen.

Ich erinnere auch an die von Froiep und Beard gefundene Thatsache, dass gewisse gangliöse Aulagen des Kopfes, die man für branchiale rudimentäre Sinnesorgane hält, von der Ganglienanlage aus sich entwickeln, dann aber vorübergehend mit dem Ectoderm in Verbindung treten, so dass auch von zwei Seiten her Elemente in diese Anlagen hineingelangen könnten.

Die mitgetheilten Ergebnisse der Histogenese hatten His bereits vor den Arbeiten Ramón's zu der Ansicht geführt, dass die An-

¹⁾ Developpement des éléments du système nerveux cérébro-spinal etc. Paris, 1889 (Masson).

²⁾ 1) Ueber embryonale Ganglienzellen. Ber. über die Verhandl. d. K. Sächs. Ges. der Wissensch. III, IV. 1887 p. 290. — 2) Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhandl. der math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XIII, p. 479. 1886. — 4) Ueber die embryonale Entwicklung der Nervenbahnen. Anat. Anz. III. 1888 p. 499. — 4) Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1887 p. 368. — 5) Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripheren Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandl. der math.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 14. 1888. — 6) Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Ebend. Bd. 15. 1889 p. 311 — s. a. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abth. 1889, p. 249. — 7) Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns vom Ende des 1. bis zum Beginn des 3. Monats. I. verlängertes Mark. Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wiss. Bd. 18. 1890.

³⁾ A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anzeiger 1890 No. 21 u. 22.

⁴⁾ Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und der Nervenfasern bei dem Vogelembryo. Mittheilungen aus dem anatom. Institut im Vesaliuum. Basel 1890.

¹⁾ Biedermann, Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften 1891 Bd. 25 p. 429.

²⁾ Pedro Ramón y Cajal, Notas preventivas sobre la estructura de los centros nerviosos; II: Estructura del bulbo olfactorio de las aves. Gaceta sanit. de Barcelona, 10. Setiembre 1890.

³⁾ S. Ramón y Cajal, Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi, Terminaciones del nervio olfactorio. Setiembre 1889, Barcelona. — Origen y terminación de las fibras nerviosas olfactorias. Gaceta med. Catalana, 15. Diciembre 1890.

⁴⁾ Archiv f. mikrosk. Anatomie 29. Bd. 1887.

⁵⁾ van Gehuchten, A., Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. „La Cellule“, T. VI. 1891.

⁶⁾ Archiv f. mikrosk. Anatomie 34. Bd. 1889 Dec.

⁷⁾ v. Brunn, Nervenendigung im Riechepithel. Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft in Rostock vom 30. Juli 1891 — s. Rostocker Zeitung 1891, August.

⁸⁾ Ueber die Entwicklung des Riechlappens und des Riechganglions und über diejenige des verlängerten Markes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Berlin, 10.—12. October 1889. Jena, Fischer, p. 63—66. S. a. Anat. Anzeiger 1889.

⁹⁾ Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anzeiger 1889 No. 4.

nahme eines anastomotischen Nervennetzes nicht haltbar sei. Zur selben Anschauung gelangte Forel. Wir sehen, dass sich in diesen Punkte die Anatomie und Histogenese gegenseitig stützen.

(Fortsetzung folgt.)