

- Fig. 5. Subepitheliales Endbäumchen aus der Wand der Harnblase des Frosches bei starker Vergrößerung (Zeiss, Comp. Oc. 6. Obj. 8,0).
- Fig. 6. Intramuskuläre Endapparate aus der Wand der Harnblase des Hundes. Methylenblauinject. Zeiss, Ocul. IV, Obj. D.
- Fig. 7. Katze. Blasenepithelzellen mit pericellulären Apparaten. Methylenblauinjection. Zeiss, Homog. Imm. Oc. 8. Tubusl. 16.

---

(Aus der histologischen Anstalt des Carolinischen Institutes  
in Stockholm.)

## Studien über Neuroglia.

Von

**Erik Müller.**

---

Hierzu Tafel II—V und 1 Textfigur.

Das in physiologischer und pathologischer Hinsicht gleich wichtige Gewebe, welches von Rudolf Virchow 1846 im centralen Nervensystem entdeckt und von ihm später Neuroglia genannt wurde, hat eine umfassende Geschichte aufzuweisen, ohne dass wir deshalb zu einer annähernd abgeschlossenen Kenntniss desselben gelangt sind. Dieses hat ohne Zweifel seinen Grund in den Schwierigkeiten, die die Darstellung der Neuroglia in technischer Hinsicht darbietet, Schwierigkeiten, welche sie mit ihrer Schwester, dem eigentlichen Nervengewebe, in hohem Grade theilt. Die Geschichte der Neuroglia lässt sich darum in verschiedene Perioden eintheilen, die in der nächsten Beziehung zu der Entwicklung der histologischen Technik stehen. Unsere gegenwärtige Kenntniss der Neuroglia verdanken wir vor allem der Anwendung zweier ganz verschiedener Methoden, die man nach ihren Erfindern als die Golgi'sche und die Weigert'sche bezeichnet. Der grosse Fortschritt, der diese beiden Lehren von der Neuroglia, die diesen Methoden ihr Entstehen verdanken, gegenüber den früheren Lehren charakterisirt, besteht vor allem

in dem von ihnen gelieferten bestimmten Nachweise, dass die Neuroglia von Zellen oder Zellerivaten gebildet wird, und dass man dadurch von den unbestimmten, mystischen Beschreibungen der Neuroglia als eine homogene, körnige oder schwammigporöse Molekularsubstanz abgekommen ist.

Unter sich zeigen aber diese beiden modernen Lehren von der Neuroglia nicht nur in den Einzelheiten, sondern auch in den Principfragen wichtige Differenzen, welche den Ausgangspunkt für die nachherigen Untersuchungen bilden müssen. Eine kurze Darstellung der betreffenden Lehren scheint darum hier berechtigt zu sein, obgleich dieselben dem Leser dieses Archivs schon wohl bekannt sein dürften.

Die Lehre von der Neuroglia, die wir der Golgi'schen Silbermethode verdanken und zu deren Entwicklung nicht nur der berühmte Entdecker dieser Methode, sondern auch mehrere bedeutende Vertreter der anatomischen Wissenschaft (Kölliker, Ramon y Cajal, Retzius, Lenhossék u. a.) beigetragen haben, schliesst sich sehr nahe den älteren Ansichten an, zu denen Frommann, Deiters und besonders Golgi mit Hilfe älterer Methoden, Zerzupfung und Karninfärbung, gelangt waren. Mittels dem Silberverfahren treten nämlich die schon von den genannten Autoren gefundenen Gliazellen mit einer vorher nicht geahnten Schärfe und Deutlichkeit hervor. Diese sog. Spongio-cyten oder Astrocyten bilden den einzigen Bestandtheil der Neuroglia und sind verzweigte Zellen von charakteristischem Gepräge. Von dem kleinen Zellkörper strömt eine Menge feiner, starrer Ausläufer aus, die sich zwischen den nervösen Elementen ausbreiten. Das nähere Studium dieser Zellelemente mit Hinsicht auf ihre Form und ihr Vorkommen wurde also eine der Hauptaufgaben für die Golgi'sche Methode. — Aber auch hinsichtlich der Entwicklung der Gliaelemente und, im Zusammenhang damit, hinsichtlich der Stellung, die diese Elemente in der Gewebelehre einnehmen, gab die Golgi'sche Methode wichtige Aufschlüsse. Sie lehrte nämlich, dass in der ontogenetischen Entwicklung ursprünglich das Stützgerüst des Centralnervensystems von rein epithelialen Zellen, den Ependymzellen, gebildet wird, die sich als cylindrische Elemente von dem Centrankanal bis zur Peripherie des Organes hin erstrecken. Aus diesen Zellen gehen später die Astrocyten hervor, und es ist also die entwickelte Neuroglia

von den Ependymzellen und den Astrocyten gebildet. Jene begrenzen den Centralkanal und senden ihre Ausläufer eine kürzere oder längere Strecke in die Wand des Centralnervensystems hinein, bei den niederen Formen oft bis an die Peripherie hinan, während die eigentliche Glia, die Astrocyten, ein dichtes Gefilze um die nervösen Elemente bilden. Die Neuroglia ist also ein nur von Zellen aufgebautes, rein ectodermales Gewebe.

Weigert<sup>1)</sup> kommt das grosse Verdienst zu, eine besondere Methode, welche die Neuroglia in ihrer Gesamtheit mit einer specifischen Färbbarkeit hervortreten lässt, gefunden und mit bewundernswerther Ausdauer weiter ausgebildet zu haben. Die allgemeine Ansicht über die Neuroglia, zu der er in Folge dieser seiner Untersuchungen gekommen ist, stimmt in der Hauptsache mit der von Ranvier schon vor vielen Jahren ausgesprochenen überein, nämlich dass die Neuroglia aus fortsatzlosen Zellen und von diesen sowohl in chemischer wie in morphologischer Hinsicht differenzirten und auch selbständigen Fasern besteht. Diese Fasern kreuzen einander in verschiedenen Richtungen, und an den Kreuzungspunkten liegen die Zellen, wodurch die Golgi'schen Zell-Silhouetten entstehen, die also keine wirklichen Zellen, sondern nur zellenähnliche Bildungen sind. Die Fasern sind in der ganzen Anordnung so überwiegend, dass man sie als den wesentlichen Bestandtheil der Neuroglia ansehen muss. Die Neuroglia ist also sowohl vom morphologischen, wie vom physiologischen Standpunkte gesehen, eine Binde substanz.

Die genannte Structurfrage ist selbstverständlich für die richtige Auffassung der Neuroglia von grosser Bedeutung. Denn von der richtigen Lösung dieser Frage hängt die Auffassung von der Glia als Gewebe ab.

Seit 1895, dem Jahre, in welchem theils Weigert's grosses Werk erschienen ist, theils die mit der Golgi'schen Methode ausgeführten Arbeiten einen gewissen Abschluss erhalten haben, sind verschiedene die Frage von der Structur der Glia behandelnde Werke veröffentlicht worden. Diese Untersucher nehmen zu den Anschauungen Weigert's eine verschiedene Stellung ein. Eine Einigung in der wichtigen Principfrage ist also nicht zu konstatiren. Ich werde im Folgenden auf diese Arbeiten näher eingehen.

---

1) Abhandlungen, herausgegeben von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. 19, H. 2. 1895.

Es ist aber nicht allein der structurelle Gesichtspunkt, von dem aus die Neuroglia von Interesse ist. Auch andere Fragen von Gewicht bieten sich dem Erforscher der Neuroglia dar. Vor allem ist hier das Studium der Abhandlung von Weigert sehr belehrend. Man muss mit Weigert zugestehen, dass die Vertheilung und Anordnung der Neuroglia eine Frage von ebenso grosser Bedeutung wie die eben genannte ist. Zur Beantwortung dieser Frage reicht die Golgi'sche Methode nicht aus, was ja auch von den Vertretern derselben anerkannt worden ist. Es ist aber auch hervorzuheben, dass die Golgi'sche Methode in dieser Beziehung zu fehlerhaften Vorstellungen Anlass geben kann. Wie bekannt ist, ist der grosse Vorzug, den diese Methode vor andern für die Nervenhistologie hat, gerade der, dass nur einzelne Zellenindividuen imprägnirt werden. Dasselbe gilt auch in Betreff der Neuroglia. Wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, erscheinen mir diese Bilder vom cellulären Gesichtspunkte aus völlig richtig. Die Golgi-Methode entspricht nach meinem Dafürhalten einer idealen Isolationsmethode für die Gliaelemente. Man kann aber durch die Golgi-Bilder leicht irre geführt werden. Es liegt nämlich sehr nahe, den Versuch zu machen, sich auf Grund der mit der Golgi'schen Methode erhaltenen Bilder eine Gesamtvorstellung von der Neuroglia zu gründen, dadurch, dass man versucht, das Bild in der Phantasie durch Einsetzen in bestimmten Abständen von einander von Zellenelementen zu ergänzen, die in ihrem Aussehen der mit der Golgi'schen Methode gewonnenen gleichen. Thatsächlich findet man in der Literatur solche Abbildungen. Nach meiner Erfahrung sind diese Bilder unrichtig. Durch die Golgi-Bilder allein kann man sich niemals eine allgemeine Vorstellung von der Vertheilung der Neuroglia bilden. Dazu ist, wie auch Weigert erklärt hat, eine Methode erforderlich, welche die Neuroglia quantitativ hervortreten lässt.

Mit der jetzt behandelten Frage von der Structur, der Vertheilung und Anordnung der Neuroglia im Centralnervensystem hängt innig eine andere Frage zusammen, die in der letzten Zeit ebenfalls sehr lebhaft erörtert worden ist, nämlich die Frage von der Function der Neuroglia. Ich meine, dass diese beiden Fragen, wenn man zu einem richtigen Schlusse kommen will, in Zusammenhang mit einander behandelt werden müssen. Will man hier Schlüsse nur von dem cellulären Gesichtspunkte aus ziehen,

so kann dieses leicht zu Irrungen führen. Die Anatomie der Neuroglia, d. h. ihre Ausbreitung und Vertheilung im Ganzen, muss der Functionshypothese zu Grunde liegen.

Von den Gesichtspunkten aus, die im Vorstehenden hervorgehoben worden sind, hat die Glia des menschlichen Centralnervensystems eine grundlegende Bearbeitung von Weigert erhalten. Die vorzügliche Methode, mittelst deren Weigert seine schönen Resultate erhalten hat, ist sonderbarer Weise nur für das Studium der Neuroglia des Menschen geeignet. Für die thierischen Gewebe versagt sie nach den bestimmten Aussprüchen des Autors. Dies ist natürlich in Hinsicht auf die grossen Vortheile, die man in jedem Kapitel der Anatomie von einer vergleichenden Beurtheilung erwarten kann und die hier ja schon a priori zu erwarten wären, zu beklagen.

Das Problem der Neuroglia ist von jeher vor allem ein technisches gewesen. Das, was sich von den oben angegebenen Gesichtspunkten aus für ein erfolgreiches Studium der Neuroglia als nothwendig erwiesen hat, ist vor allem eine Methode, die die Neuroglia distinct und scharf vor den übrigen Bestandtheilen des Nervensystems hervortreten lässt.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in dem Folgenden mitzutheilen beabsichtige, datiren ihren Ursprung von einigen histologisch-technischen Versuchen, die ich im Sommer 1897 auf der zoologischen Station Christineberg mit dem Centralnervensystem verschiedener Vertebraten ausgeführt habe. Durch meine Untersuchungen<sup>1)</sup> über die Anfänge der Ausführungsgänge der Drüsen hatte ich mich davon überzeugt, dass die schönen Resultate, welche die Golgi'sche Methode in dieser Hinsicht giebt, durch die Untersuchung der specifisch gefärbten Zellstrukturen, die man erhält, wenn man mit der bei der Golgi-Methode angewandten Fixirung eine Eisenhämatoxylinfärbung, und zwar nach den vorzüglichen Vorschriften von M. Heidenhain, verbindet, nicht nur bestätigt, sondern auch in vielen Hinsichten erweitert werden. Meine Absicht war es also, zu untersuchen, wie das Nervengewebe gegen ein solches Verfahren reagirt. Das erste Resultat, das ich durch dieses Verfahren erhielt, war eine intensive Fär-

---

1) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 45 und Zeitschrift f. wissensch. Zoologie 1898.

hung eines Fasergewirres in dem Rückenmark von Myxine, die sich nur so deuten liess, dass hier eine ganz spezifische und vollständige Färbung der Stützgewebe des Rückenmarkes, der Neuroglia, vorlag, alles andere aber, nach richtiger Differenzirung, ungefärbt war. Die Ausdehnung der Methode auf Amphioxus gab auch hier gelungene Resultate.

Diese Ergebnisse liessen mich glauben, eine Methode erhalten zu haben, die mich in kurzer Zeit in den Stand setzen würde, die Bauverhältnisse dieses eigenthümlichen Gewebes bei den verschiedenen Vertebraten in ihrem ganzen Umfange studiren zu können. In dieser Hoffnung wurde ich aber getäuscht. Es ging mir hier ganz wie Weigert. Schon bei den Cyclostomen, noch mehr aber, wenn ich die Untersuchungen auf die höher stehenden Vertebraten ausdehnte, misslangen die Versuche, so dass ich das eine Mal eine sehr schöne Färbung erhielt, das andere Mal bei ganz derselben Behandlung aber nicht eine Spur von dem gewünschten Bilde zu entdecken war.

Was übrigens die von mir angewandte Methode betrifft, so kann sie nicht als eine ganz exacte im Sinne von Weigert betrachtet werden. Dieser grosse Meister der Technik fordert nämlich, dass eine Methode, wenn sie befriedigen soll, mit absolut mathematischer Sicherheit arbeiten muss. Dies thut, wie soeben hervorgehoben wurde, die von mir angewandte nicht. Dazu zeigt sich bei ihrer Anwendung noch eine Ungelegenheit, nämlich die, dass in gewissen Fällen auch ein Theil der nervösen Substanz mitgefärbt wird. Dass ich trotzdem nicht zögere, die folgenden, mit ihr erhaltenen Resultate mitzutheilen, beruht darauf, dass man in den meisten Fällen bei den von mir untersuchten Thieren nach vorsichtiger Differenzirung eine tadelfreie Färbung der Neuroglia erhält, die sowohl quantitativ, wie qualitativ nichts zu wünschen übrig lässt. Dies gilt besonders von Myxine. Uebrigens war es auch nicht meine Absicht, für die Neurogliafärbung eine neue Methode zu begründen, sondern ich wollte hauptsächlich nur die structurellen Eigenthümlichkeiten erforschen. Dass ich im Stande bin, in dieser Hinsicht etwas Neues mitzutheilen, hoffe ich im Folgenden zu zeigen. Eine mathematische Exactheit in einer Glia-Methode erhalten zu können, betrachte ich zur Zeit für ganz unmöglich, da wir nicht die Factoren in der Hand haben, die dabei eine Rolle spielen.

Ich habe das Rückenmark von Amphioxus, Myxine, verschiedenen Selachiern, Knochenfischen, Reptilien, Amphibien und Säugethieren untersucht. Die besten Ergebnisse habe ich in jeder Hinsicht bei den niederen Vertebraten erhalten. Namentlich erwies sich das Rückenmark von Myxine als ein für die Darstellung der Neuroglia sehr günstiges Objekt. Die glücklichen Erfolge bei diesem Objecte stehen ohne Zweifel mit der Abwesenheit des Nervenmarkes in Zusammenhang.

Bei Amphioxus und Myxine verfare ich so, dass ich das Rückenmark in einer Mischung von Bichr. Kal. 3%, 1 Th., und käufl. Formol, 4 Th., 24 Stunden lang fixire, dann die Stückchen für 3 Tage in Bichr. Kal. 3% lege, sie hierauf in rinnendes Wasser bringe, in dem sie einige Stunden liegen bleiben, und hiernach in Spiritus von 70% härte. Sodann färbe ich sie in Eisen-Hämatoxylin nach den vorzüglichen Vorschriften von M. Heidenhain, wobei besondere Aufmerksamkeit auf ein gründliches Auswaschen in fließendem Wasser nach der Beizung zu richten ist. Wenn die Färbung gelungen ist, wird differenzirt, bis die Nervenlemente eine sehr charakteristische, braungelbe Farbe erhalten haben.

Bei den übrigen Vertebraten ist die Methode viel schwieriger. Wirkliche Totalbilder der Neuroglia habe ich hier nur bei den Haien und den Knochenfischen erhalten. Bei den übrigen Thieren habe ich nur stellenweise gelungene Färbungen erzielt. Die oben genannte Fixirung ist hier nicht anwendbar, weil die Markscheiden eine sehr störende Mitfärbung erleiden. Bei dem Ausprobiren verschiedener Fixirungsflüssigkeiten habe ich bis jetzt als die sich hier am besten eignenden saure Alkoholmischungen: Eisessig und abs. Alkohol oder Carnoys-Mischung (abs. Alkohol, Chloroform, Eisessig) gefunden. Die weitere Behandlung und die Färbung geschehen auch in diesen Fällen nach den gewöhnlichen Regeln. Viel Zeit habe ich darauf verwandt, bei den höheren Vertebraten durch besondere Modificationen der Fixirungs- und Färbungsverfahren bessere Ergebnisse zu erzielen, jedoch ohne grösseren Erfolg.

Eine beachtenswerthe Aehnlichkeit, welche die von mir benutzte Methode mit der Weigert'schen zeigt, will ich hier nicht unberücksichtigt lassen. Weigert theilt nämlich mit, dass man seine Methode u. a. auch zur Darstellung der Gallenkapillaren,

der cuticularen Substanzen der Nierenepithelien und sonstigen Epithelzellen und der doppeltlichtbrechenden Substanz der quergestreiften Muskeln benutzen könne, alles Dinge, die sich auch vorzüglich mittels Eisen-Hämatoxylin färben lassen.

Von einer vollständigen historischen Uebersicht der Neuroglia-Frage sehe ich hier ab, da eine solche in vorzüglicher Weise in den Arbeiten von Weigert, Lenhossék u. a. gegeben worden ist. Hier will ich an den betreffenden Stellen von der Geschichte der Neuroglia-Frage nur so viel hervorheben, als für einen Vergleich meiner Befunde mit denjenigen anderer Forscher erforderlich ist. Mein Thema werde ich übrigens so behandeln, dass ich erst eine specielle Beschreibung meiner Beobachtungen bei den verschiedenen Thierspecies gebe und dann in einem allgemeinen Theil die Betrachtungen darlege, zu denen diese Beobachtungen Anlass geben.

### Specielle Beschreibungen.

#### A m p h i o x u s.

Ich fange aus leicht einzusehenden Gründen den Bericht über meine Untersuchungen mit dem Stützgewebe des Amphioxus an. Gleichwie in anderen Fällen von schwer zu lösenden morphologischen Fragen, so bieten auch in der Frage von der Natur der Neuroglia die Verhältnisse bei diesem niederen Vertebraten dem Forscher viel Erklärendes dar.

Das Rückenmark des Amphioxus hat, wie bekannt, eine sehr charakteristische, in dem Querschnitt dreieckige Gestalt, mit der Basis ventral- und der abgerundeten Spitze dorsalwärts gerichtet und enthält einen spaltförmigen, nach unten erweiterten Centralkanal, der ringsum von den kleinen Ependymzellen begrenzt wird und die dorsalen  $\frac{2}{3}$  des Querschnittes einnimmt. Der Centralkanal ist von der grauen Substanz umgeben, die sich ihrerseits von der weissen umlagert zeigt.

Das Stützgewebe des Rückenmarkes des Amphioxus ist vor allem von Fr. Nansen<sup>1)</sup> und Rohde<sup>2)</sup> untersucht worden. Die von ihnen angewandten Methoden waren hauptsächlich gewöhnliche Fixirungs- und Färbungsmethoden. Das ganze Stützgewebe

1) *Bergens's Museums Aarsberetning*, 1886.

2) *Schneider's Zoolog. Beitr.* Bd. 2, Breslau 1888.

wird von den Ependymzellen gebildet. Dieselben sind kleine, kegelförmige Elemente, die in einer einfachen Schicht den spaltförmigen Centralkanal bekleiden und an ihren äusseren Enden sich in Fasern verlängern, von denen die einen, unverästelt zu Bündeln zusammentretend, das Rückenmark bis an die Peripherie durchziehen, während die anderen ein feines Flechtwerk bilden, das die nervösen Elemente umhüllt. Eigentliche Gliazellen giebt es hier nicht.

Wenn man einen Schnitt des Rückenmarkes nach den von mir (S. 17) angegebenen Regeln behandelt, so erhält man ein ausserordentlich hübsches histologisches Bild (s. Fig. 1 u. 2). Auf hellem Grunde treten hier eine Menge von feinen, distinkten, intensiv blau, resp. schwarz gefärbten Fäden von eigenthümlicher starrer Form und charakteristischer Anordnung hervor, die mit dem allgemeinen Namen Stützfasern bezeichnet werden können. Die Färbung ist eine ganz spezifische, denn wenn man die Schnitte genügend differencirt, ist, mit Ausnahme der genannten Fäden und der Kernkörperchen in den Schnitten, alles ungefärbt. Die Fäden lassen sich in zwei Kategorien scheiden. Einestheils sind sie nämlich von größerem Kaliber und bilden gut markirte Bündel von regelmässigem Verlauf, die, in der grauen Substanz an dem Centralkanal ihren Ursprung nehmend, die weisse Substanz durchziehen. Ich werde diese Fasern Bündelfasern nennen. Anderentheils bilden die spezifisch gefärbten Fäden ein diffuses Flechtwerk, sowohl um die Nervenzellen der grauen Substanz, wie auch in der weissen Substanz sich vertheilend. Ich werde diese Fasern Geflechtfasern nennen.

Die erstgenannten Balken sind, was man besonders an den Frontalschnitten sehr schön studiren kann, regelmässig angeordnet. Die Fasern nehmen ihren Anfang am Centralkanal, konvergiren von hier und laufen zu einem kompakten Bündel zusammen, um sich dann, wieder divergirend, an der Grenze des Markes mit kleinen, ungefärbten kegelförmigen Füßen zu befestigen. Um über die Vertheilung dieser Balken, die nach der gewöhnlichen Terminologie Ependymbalken genannt werden können, Klarheit zu gewinnen, muss man sorgfältig sowohl Quer- wie Frontalschnitte durchmustern. Man findet dann, dass sich die Bündel in einem gewissen Abstand von einander befinden, aber

nicht alle regellos durch das Mark ziehen, sondern zum Theil in gewissen verticalen Ebenen liegen, wodurch regelmässige Ependymsepta von bestimmter Zahl gebildet werden. Diese Septa lassen sich am besten in den Frontalschnitten überblicken, wo man sie natürlich im Flächenbild zu sehen bekommt (Fig. 1). Die Ependymsepta lassen sich in laterale und ventrale scheiden. Jene — vier an jeder Seite — gehen direkt, oder es ziehen die am meisten ventral belegenden in sanftem, ventralwärts konkavem Bogen lateralwärts und inseriren sich an den lateralen Seiten des Markes. Diese gehen bogenförmig ventralwärts, um an der unteren Seite zu endigen. — Diese gesetzmässige Anordnung der Ependymbalken ist sehr wichtig. Sie findet sich, wie wir in dem Folgenden sehen werden, regelmässig bei den niederen Vertebraten.

Die Geflechtfasern, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe, entspringen ebenfalls aus der grauen Substanz. Sie durchziehen in reichlicher Anzahl die graue und weisse Substanz, in jener die Nervenzellen mit lockerem Geflechtswerke umspinnend, in dieser in horizontaler, schräger oder longitudinaler Richtung zwischen den Nervenfasern verlaufend. Einige biegen an der Grenze gegen die weisse Substanz regelmässig dorsal resp. ventralwärts um, dadurch eine mächtige Schicht von sagittal verlaufenden Fasern bildend, von der sich sowohl gröbere Bündel abzweigen, wie einzelne Fasern in die weisse Substanz ausbiegen, um dort theils einen horizontalen oder schrägen Verlauf nach der Peripherie des Markes einzuschlagen, theils nach oben oder unten umzubiegen und in dieser Weise die gleichmässig über die weisse Substanz vertheilten, längsverlaufenden Fasern zu bilden, die nach längerem oder kürzerem Verlauf wieder rechtwinkelig oder schräg nach aussen ziehen, um, wie die übrigen, an der Peripherie des Markes zu endigen. Der Verlauf dieser Fasern ist also sehr complicirt.

So viel über die Vertheilung der Stützfasern des Amphioxus-Markes. Die Frage, die uns natürlich ganz besonders interessirt, ist die von der Natur dieser Fasern, eine Frage, welche vor allem in folgender Weise formulirt werden muss: sind diese Fasern selbständige Bildungen oder stehen sie mit etwaigen cellulären Elementen des Markes in Verbindung? Eine nähere Untersuchung lehrt, dass das letztere der Fall ist. Alle die genannten

Fasern sind Ausläufer der am Centralkanal belegenen kleinen, kegelförmigen, ungefärbten Ependymzellkörper. Dies gilt sowohl von den Bündelfasern, wie den diffus in der weissen Substanz vertheilten. Die Ependymzellen, die bei Amphioxus in grosser Menge den spaltförmigen Centralkanal begrenzen und durch ihre kleinen Zellkörper charakterisirt sind, gehen in die gefärbten Ausläufer über. Hierbei ist besonders das Verhältniss zwischen dem kleinen, ungefärbten Zellkörper und dem gefärbten Ausläufer zu beachten. Dieses Verhältniss ist entweder das, dass der gefärbte Ausläufer sich direkt in den ungefärbten Zellkörper fortsetzt, oder dass er sich in zwei, drei oder mehrere Fibrillen theilt, die sich an der Peripherie des Zellkörpers fortsetzen (s. Fig. 3). Oft sieht man den Ausläufer, durch seine starke Färbung gekennzeichnet, an der Seite der Zelle bis zum Centralkanal verlaufen, um hier, etwas erweitert, zu endigen. In diesem Falle hängt der kleine ungefärbte Zellkörper dem obersten Theil der Ependymfaser sehr innig an. Aus ganz natürlichen Ursachen lassen sich nicht alle Glieder des oben beschriebenen Faser-Flechtwerkes, was man ja auf Grund ihres Verlaufes sehr leicht verstehen kann, bis zu ihren Ursprungszellen verfolgen; in jedem Schnitte sind aber solche Verbindungen und in so grosser Zahl zu sehen, dass sich der obige Satz von dem Zusammenhang zwischen den Zellen und den Ausläufern postuliren lässt.

Die jetzt mitgetheilten Befunde, die sich an meinen Präparaten machen liessen, stimmen in vielen und wichtigen Punkten mit den grundlegenden Untersuchungen von Rohde und Nansen überein. Ein Punkt mag jedoch besonders hervorgehoben werden, nämlich theils die Möglichkeit, mit meiner Methode ganz specifisch gefärbte Stützfasern im Amphioxus-Rückenmarke darstellen zu können, theils der charakteristische Zusammenhang, der zwischen diesen Ausläufern und den ungefärbten Zellkörpern besteht. Hierin begegnen wir einem Verhältniss, das für die ganze Neuroglia-Frage von grosser Bedeutung ist.

Der Frage, ob die Stützfasern des Rückenmarks des Amphioxus sich theilen oder bis an ihre Endigung ungetheilt verlaufen, habe ich grosse Aufmerksamkeit gewidmet, und ich bin

zu dem Schlusse gekommen, dass das letzte Alternativ das richtige ist. Bilder, wie die von Rohde in Fig. 25 seiner Arbeit mitgetheilten, wo man eine Menge von kleinen, kegelförmigen Zellen sieht, deren Ausläufer verästelt in die weisse Substanz ausstrahlt, habe ich nie gesehen. — Man könnte gegen den obigen Schluss einwenden, dass der Reichthum der Fasern des Markes — zusammengestellt mit dem Umstande, dass die Zellen nur an dem Centralkanal belegen sind — nur durch eine Theilung der Fasern erklärt werden kann. Diese Einwendung wird aber durch die Facta widerlegt, dass einestheils die kleinen Zellen in so grosser Anzahl vorhanden sind und anderentheils die Fasern eine grosse Länge und einen complicirten Verlauf zeigen.

Von Nansen und auch von Rohde wird angegeben, dass die Stützfasern des Rückenmarks des Amphioxus bis in die dorsalen Nervenstämme verlaufen. Mit meiner Methode werden auch eine grosse Menge feine, blaue Fäden sichtbar, die von dem Marke in den Nervenstamm ausstrahlen. Nach meinen Präparaten zu urtheilen, kommen bei Amphioxus diese Fasern aber nicht von den am Centralkanal gelegenen Zellen. Sie entspringen vielmehr von einer Gruppe sehr kleiner, verzweigter Zellen, die an dem Ursprung des Nerves liegen und ihre gefärbten Ausläufer von den ungefärbten Zellkörpern sowohl in das Mark, wie in den Nervenstamm senden. Nach meiner Ansicht handelt es sich hier um typische Gliazellen (Fig. 4).

Am Anfange dieser Abhandlung habe ich näher angegeben, wie die Forscher, die mit der Golgi-Methode gearbeitet, die Ependym- und Gliabegriffe genauer bestimmt haben, indem sie das Ependym die einfache, ontogenetisch zuerst hervortretende Stützform des Centralnervensystems darstellen lassen, aus der sich die mehr complicirten Gliazellen entwickeln. Die Ependymzellen ziehen einfach radiär zwischen dem Centralkanal und der Peripherie des Markes hin. Die eigentlichen Gliazellen treten aber zu den nervösen Elementen in innige Beziehung, indem sie einen das Neuropilem durchziehenden Gliafilz bilden. — In der neueren Literatur findet man nun beständig den Satz ausgesprochen, dass das Rückenmark des Amphioxus, was das Stützgewebe betrifft, ein sehr primitives Verhältniss darbiete, indem dieses Gewebe nur durch die Ependymzellen repräsentirt sei,

während eine eigentliche Glia in dem oben angegebenen Sinne fehle. Ich citire z. B. Lenhossék<sup>1)</sup>: „Hochinteressant ist das Verhalten des Stützsystems im Rückenmark des Amphioxus. Wie zuerst Nansen und Rohde nachgewiesen haben, und wie ich es kürzlich mit der Golgi'schen Methode, wenn auch in fragmentarischer Weise, bestätigen konnte, wird das gesammte Stützgerüst durch die Ependymfasern, die sich radiär vom Centralkanal gegen die Oberfläche ausbreiten, dargestellt. Ich finde die Ependymfasern ziemlich derb und ungetheilt. Bei dem Mangel an eigentlichen Gliazellen sehen wir also bei Amphioxus den Zustand, der bei den Vertebraten die allerfrüheste Phase der Entwicklung darstellt, als dauernde Einrichtung realisirt. Auch v. Kölliker hat unlängst von den Stützzellen des Amphioxusrückenmarkes eine ähnliche Darstellung gegeben.“

Eine solche Auffassung scheint mir nicht ganz richtig zu sein, denn sie richtet die Aufmerksamkeit nur auf die zierlichen Bündelfasern, lässt aber die quantitativ und qualitativ gleich wichtigen Geflechtfasern, die sowohl die Nervenzellen umspinnen, wie die weisse Substanz in verschiedener und oft sehr complicirter Weise in grosser Menge durchziehen, ganz unberücksichtigt. Die Eigenthümlichkeit des Stützgewebes des Amphioxusrückenmarkes besteht daher nicht in dem alleinigen Vorhandensein von radiär verlaufenden Ependymzellen, sondern darin, dass die überwiegende Mehrzahl der Stützzellen ihre Zellkörper an dem Centralkanal haben; die von hier ausgehenden Ausläufer spielen eine doppelte Rolle, indem sie sich theils wie die Ependymzellen der höheren Vertebraten verhalten, theils die Rolle der „Glia“ dieser Thiere spielen, insofern sie sich nämlich intim mit den nervösen Elementen der weissen und grauen Substanz vermischen.

#### Cyclostomen.

Bei diesen Thieren habe ich das Rückenmark von *Myxine glutinosa* untersucht. Die Stützsubstanz des Rückenmarks dieses Thieres hat eine gründliche Bearbeitung von Nansen<sup>2)</sup> und

---

1) Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung. Berlin, 1895.

2) l. c.

Retzius<sup>1)</sup> erfahren und zwar vermittels der Golgi'schen Methode. Nansen findet um den Centralkanal Epithelzellen, deren Ausläufer sich sowohl ventral, wie dorsal zur Peripherie des Markes begeben. Auch die lateralen Ependymzellen senden Fortsätze in die graue Substanz hinein, wo er ihr Schicksal nicht eruiren konnte. Ausserhalb dieser den Centralkanal am nächsten begrenzenden Elemente giebt es andere Ependymzellen, die eines-theils Ausläufer central zwischen die eben genannten Elemente hineinsenden, anderentheils nach der Peripherie schicken. Die graue Substanz enthält ausser diesen Ependymzellen auch eine Menge Gliazellen von typischem Aussehen. Von dem kleinen Zellkörper derselben entspringen zahlreiche Ausläufer, die überall von der grauen Substanz sowohl ventral, wie dorsal durch die weisse Substanz ausstrahlen, um in der peripheren Schicht des Markes zu endigen. Nansen betont besonders die Uebereinstimmung im Aussehen der Neuroglia und des Ependyms, die für den ectodermalen Ursprung der ersteren spricht.

Retzius bestätigt im Allgemeinen die Befunde Nansen's in Betreff des Stützgewebes von Myxine. Er liefert schöne Abbildungen von Gliazellen, deren kleiner Zellkörper in der grauen Substanz belegen ist, während die eigenthümlichen, straffen Ausläufer divergirend die weisse Substanz durchlaufen.

Mit der von mir angewandten Methode lässt sich das Stützgewebe des Rückenmarkes von Myxine ausserordentlich schön darstellen. Die Hauptbedingung hierfür ist eine genau ausgeführte Differenzirung, wo man dann Präparate erhält, die die Neuroglia-gewebe als intensiv blau, resp. schwarz gefärbte Züge hervortreten lassen, während die nervöse Substanz, mit Ausnahme einer sehr schwachen Kernfärbung, ganz hell erscheint. Man kann also hier im vollen Sinne des Wortes von einer Elektivfärbung der Neuroglia sprechen. Durch die jetzt berichteten Verhältnisse und den relativ einfachen Bau des Markes ist es nicht nur möglich, eine genaue Darstellung des rein histologischen Verhaltens der Neuroglia zu erhalten, sondern auch ihre Menge und topographische Vertheilung gründlich kennen zu lernen. In diesen beiden Hinsichten leistet die oben genannte Methode, wie ich unten näher darlegen werde, viel mehr als die Golgi'sche.

Um die folgenden Erörterungen unseres Themas verständ-

---

1) Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. 2.

lich machen zu können, muss ich erst an die allgemeinen Bauverhältnisse dieses Organs erinnern (s. Fig. 5). Das Rückenmark hat bekanntlich eine ausgesprochen platte oder bandartige Form und wird durch eine ventral einschneidende, längslaufende Furche in zwei symmetrische Seitenhälften getheilt. Dorsal entspricht eine schwache Erhebung der genannten ventralen Furche. Die centrale graue Masse hat im Ganzen dieselbe platte Form wie das Rückenmark und ist ringsum von weisser Substanz umschlossen. In der Mitte befindet sich ein Centralkanal mit regelmässig rundem Lumen, welcher Kanal dorsal unmittelbar an ein längsverlaufendes Gefäss grenzt.

Betrachtet man ein nach den oben angegebenen Regeln dargestelltes, gelungenes Präparat von einem Querschnitt des Rückenmarkes, so bemerkt man sofort eine ungeheure Menge von feinen, stark gefärbten Fasern von sehr charakteristischem Aussehen, die sowohl die weisse, wie die graue Substanz in verschiedenen Richtungen durchziehen (Fig. 5).

Das charakteristische Aussehen dieser Fasern rührt theils von ihrer eigenthümlichen starren Form, anderentheils von ihrer ganz spezifischen Färbbarkeit her. Wenn man nämlich ein Präparat nach gut gelungener Färbung genügend differenzirt, erhält man nur die genannten Fasern nebst etwaigen Chromatinballen der Kerne gefärbt. Die Nervenzellen sowohl wie die Nervenfasern sind, wie oben schon genannt worden ist, ganz ungefärbt. Sie lassen sich jedoch in Folge ihrer guten Fixirung leicht als helle Bildungen verfolgen.

Auf Grund der genannten Merkmale zögere ich nicht, dieses Fasergewirr als typische Gliafasern aufzufassen. Das dichteste Gewirr der Fasern findet sich in der grauen Substanz. Dichte Züge von den eigenthümlichen Fasern umspinnen die Nervenzellen und ihre Ausläufer. Von der grauen strahlen die Gliafasern in die weisse Substanz hinein. Besonders die Gegend um den Centralkanal — die graue wie die weisse Substanz — zeichnet sich durch eine mächtige Gliaansammlung aus. Das Kaliber der Fasern wechselt sehr: die grössten finden sich unter den in die weisse Substanz ausstrahlenden, die feinsten an gewissen Stellen der grauen Substanz, wie unten näher beschrieben werden wird.

Ein genaues Studium des oben in seinen allgemeinen Zügen

skizzirten Gewebes lehrt, dass wir in ihm zwei verschiedene Elemente unterscheiden können, nämlich einestheils Ependymzellen, anderentheils Gliazellen, die zwar, wie ich hier näher beschreiben werde, eine prinzipielle Uebereinstimmung in der Struktur zeigen, aber sowohl durch ihre Form, wie durch ihre Lage deutlich von einander unterschieden werden können. Ich wende mich zuerst der Beschreibung des Ependyms zu.

In der Mitte des Markes von Myxine findet man in der Regel zwei von einander getrennte Lumina. Das ventrale Lumen von runder Form ist der Centralkanal, dessen Wand von den Ependymzellen gebildet wird. Das dorsale, etwas abgeplattete, ist von einer dünnen Wand begrenzt und muss als ein längsverlaufendes Gefäss — ob Blut- oder Lymphgefäss kann ich nicht sagen — betrachtet werden. Oft findet man auf beiden Seiten dieses Lumens zwei kleinere Lumina, die stellenweise mit ihm kommunizieren. Die Ependymzellen sind nicht gleichmässig um den Centralkanal geordnet. Sie sind vielmehr, wie die Fig. 9, 10 zeigt, bilateral symmetrisch geordnet, indem sowohl die dorsalen, wie die ventralen cylindrischen Zellen, statt in der Richtung der Radia, direkt lateralwärts verlaufen. Zwischen den nach rechts und links abweichenden dorsalen Zellen buchtet das obengenannte längsverlaufende Gefäss herein. Es scheint also, als ob die Ependymanordnung von der Abplattung des Markes in ihrer Stellung und Lage beeinflusst wird. Das Ependym wird von zwei Zellformen aufgebaut. Dem Lumen am nächsten befinden sich cylindrische Zellkörper, deren Kerne, die von ovaler Form sind, in derselben Höhe liegen. Der cylindrische Körper spitzt sich nach aussen zu und geht hier in einen Fortsatz über. Ausserhalb der jetzt beschriebenen Zellkörperreihe liegen andere Zellen mit runden Kernen und birnförmigen Körpern, welche Zellen zwischen den Cylinderzellen einen runden Fortsatz nach innen, zum Lumen des Centralkanales, senden, wo dieser Fortsatz in einer Platte endigt und dadurch an der Begrenzung des Lumens des Centralkanales Theil nimmt. Beide Arten von Ependymzellen verlängern sich und gehen in Ausläufer von charakteristischem Aussehen über. Diese Ausläufer zeichnen sich nämlich durch ihre starke Färbbarkeit aus, wodurch es möglich ist, sie lange Strecken, oft bis zu ihrer Endigung, zu verfolgen. Sie heben sich hierdurch sehr deutlich von dem ungefärbten Zell-

körper ab. Am Uebergang zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper hört entweder die Färbbarkeit in einem bestimmten Abstand vom Zellkörper scharf auf, oder es setzt sich der Ausläufer in zwei, drei oder mehrere, stark gefärbte Fibrillen fort, die in der Peripherie der Zelle verlaufen, um dann blind zu endigen (Fig. 10). Die Endigung der Ependymfasern geschieht dadurch, dass die Faser sich in einen Endkegel fortsetzt, der, ganz wie der Zellkörper, ungefärbt ist.

Um die Vertheilung der Ependymfasern verfolgen zu können, muss man sorgfältig in verschiedener Richtung durch das Mark gelegte Schnitte untersuchen. Man findet dann, dass diese Ausläufer das Mark nicht, wie man im Allgemeinen nach den Golgi-Bildern annehmen muss, diffus durchziehen, sondern zu Bündeln zusammentreten, die einen regelmässigen Verlauf und eine regelmässige Anordnung innerhalb des Markes zeigen. Nach ihrem Verlauf kann man ventrale, dorsale und laterale Ependymfasserbündel unterscheiden. Die ventralen Bündel entspringen in paarweiser Anordnung aus dem Ependym und ziehen dann regelmässig symmetrisch in sanftem Bogen nach hinten, um an der hinteren Fläche des Markes, in dem die Fasern, leicht divergirend, in konische Füße übergehen, die, neben einander gestellt, an der Begrenzung des Markes Theil nehmen, zu endigen. Diese Bündel treten natürlich, wie z. B. Fig. 9 zeigt, am besten in Durchschnitten des Markes hervor.

Die lateralen Bündel entstehen, wie die ventralen, dadurch, dass aus einem gewissen Gebiet des Ependyms die Ausläufer der Zellen zu einem dichten Bündel zusammenlaufen, das dann in der Mitte des Markes ein Stück lateralwärts zieht. Von diesen Fasern erreicht wenigstens die Mehrzahl nicht die Peripherie des Markes. Zwar kann man beobachten, wie einige nach kurzem Verlaufe beinahe rechtwinkelig umbiegen, durch die weisse Substanz ziehen und die Oberfläche erreichen. Die meisten divergiren aber fächerförmig innerhalb der grauen Substanz und befestigen sich mit verbreiterten Füßen an einigen längsverlaufenden Gefässen, die nicht weit vom Centralkanal belegen sind. Die lateralen Bündel sind in Fig. 6 u. 7 im Längsdurchschnitt und in Fig. 8 im Querschnitt des Rückenmarkes dargestellt.

Die dorsalen Ependymfasern sind am schwersten zu verfolgen. Man muss zu diesem Zwecke sorgfältige Querschnitte

und Sagittalschnitte durchmustern. Es zeigt sich da, dass die Ependymfasern, die dorsal verlaufen, im Allgemeinen aus den ventralen Zellen entspringen und dann in sanftem Bogen dorsal ziehen, um einzeln in die weisse Substanz auszustrahlen. Die meisten verlaufen aber concentrisch um das dorsale Gefäss bis zum medianen und dorsalen Gliaseptum, wo sie einander durchkreuzen, um an der hinteren Peripherie zu endigen. Die Lage und das Aussehen der longitudinalen Bündel ist aus Fig. 7 ersichtlich. Wie diese Fasern endigen, ist nicht leicht zu erforschen. Das Einzige, was ich darüber mittheilen kann, ist das, dass einige Fasern rechtwinklig umbiegen und in die weisse und die graue Substanz ausstrahlen, um entweder an der Oberfläche, oder an den Gefässen des Markes zu endigen.

Die hier in ihren Einzelheiten beschriebenen Ependymfaserbündel zeigen eine typische Anordnung, in dem sie als paarweise, symmetrische oder alternirende Bildungen hervortreten. Die gewöhnlichste Reihenfolge, in der man sie bei genauer Durchmusterung der Schnittserien findet, ist die, dass erst die lateralen, dann die ventralen, hernach die dorsalen so wieder die lateralen Bündel u. s. w. kommen. Diese Anordnung ist die gewöhnliche, aber doch nicht die immer vorkommende, denn an anderen Stellen folgen auf die lateralen Bündel die ventralen, dann die dorsalen, hierauf die lateralen u. s. w. Wo in dieser Reihenfolge die longitudinalen Bündel eingeordnet werden sollen, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Weiter muss hervorgehoben werden, dass sich zwar die meisten, aber doch nicht alle Ependymfasern in dieses Schema einordnen lassen. Einige Fasern strahlen nämlich einzeln in die graue Substanz hinein, um sich bald an einem nahe gelegenen Gefäss zu befestigen.

Die Ependymzellen von *Myxine* zeigen also mit denjenigen von *Amphioxus* nicht nur in struktureller Beziehung, sondern auch in Betreff ihrer Anordnung und Vertheilung eine Uebereinstimmung insofern, als sie das Mark nicht diffus durchziehen, sondern in typische Bündel mit regelmässigem Verlaufe und in gleichförmigen vertikalen Ebenen angeordnet sind. Das Aussehen des Centralkanales, seine Umgebung und die Vertheilung der Ependymfasern sind in der Literatur nicht richtig dargestellt. Nansen zeichnet den Centralkanal als aus zwei mit einander zusammenhängenden Lumina,

einem dorsalen und einem ventralen, bestehend. Beide Lumina sind nach ihm ringsum von Ependymzellen umgeben. Man sieht demnach auf seinen Abbildungen nicht nur ventrale und laterale Ependymfasern, sondern auch eine grosse Menge dorsale, die ihre Ausläufer als ein mächtiges dorsales Septum nach der hinteren Peripherie senden. Wie aus dem hier Angeführten hervorgeht, stimmen meine Präparate nicht mit diesen Bildern überein. Das hintere der beiden Lumina in den Nansen'schen Bildern entspricht in meinen Präparaten einem quergetroffenen Gefäss mit selbständiger Wand, das parallel mit dem Centralkanal verläuft. In Zusammenhang hiermit will ich erwähnen, dass ich niemals die von Nansen dorsal von diesem Gefäss gezeichneten Ependymzellenkörper gesehen habe. Das obengenannte Gefäss ist freilich dorsal von einem dichten Ring von Neuroglia umrahmt, von dem ein schmales Septum von Gliafäden gebildet wird, das sich median und dorsal bis an die Peripherie des Markes erstreckt und in dem die dorsal ausstrahlenden Ependymfasern verlaufen, während die Zellkörper dieser Ependymzellen um den ventralen Theil des Centralkanals herum liegen.

Diese Verhältnisse des Ependyms kann man nur durch genaue Durchmusterung gelungener Präparate eruiren. Aber eine grössere Sorgfalt ist bei der Durchmusterung der Präparate erforderlich, wenn man von der eigentlichen Neuroglia ein richtiges Verständnis erhalten will. Dies gilt sowohl von den histologischen Verhältnissen, wie auch von der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia. Ich fange mit den structurellen Verhältnissen an.

Beim ersten Anblicke tritt die Neuroglia als ein dichter Filz von feinen, stark gefärbten Fasern hervor. Der erste Eindruck, den man von ihr erhält, ist also ohne Zweifel der von ganz selbstständigen und freien Fasern. Dies ist namentlich nach starken Differenzirungen der Fall, wo sich die Fasern als ganz selbstständige, intensiv schwarze Gebilde von dem hellen Grunde abheben. Eine nähere Untersuchung lehrt aber bald, dass die Verhältnisse nicht so einfach sind. Es bedarf freilich keiner grossen Mühe, um sich davon zu überzeugen, dass ausser den Nervenzellen auch andere Zellen vorhanden sind, die zum Stützgewebe gehören. Diese Zellen zeichnen sich durch kleinere, stärker gefärbte Kerne von runder, ovaler oder eckiger Form aus, die von einem ungefärbten Zellkörper umgeben sind. Sie

liegen, dicht aneinander gedrängt, durch die ganze graue Substanz vertheilt. Bei sorgfältiger Untersuchung zeigt es sich, dass die gefärbten Fasern in ganz demselben Verhältniss zu den ungefärbten Neurogliazellenkörpern, wie die Ependymfasern zu den Ependymzellen stehen, d. h. dass sie entweder in einen kleinen, ungefärbten kegelförmigen Fortsatz auslaufen, der direkt in den Zellkörper übergeht, oder sich in feine Fibrillen auflösen, die in der Peripherie der Zellen, sich oft bogenförmig in einen der nächstliegenden Ausläufer fortsetzend, verlaufen. Am leichtesten lassen sich diese Beobachtungen an den Zellen machen, die sich in der Peripherie der grauen Substanz befinden. Aus natürlichen Gründen ist es unmöglich, jede Neurogliafaser in dieser Weise bis zu ihrer Zelle verfolgen zu können. Die grosse Menge, in der diese Fasern auftreten, der dichte Filz, den sie bilden, und die beträchtliche Länge, die sie haben, legen hierfür unüberwindliche Hindernisse in den Weg. Die jetzt im Allgemeinen beschriebenen Verhältnisse lassen sich am besten in den grauen Körnern des Markes verfolgen. Diese bestehen nämlich überwiegend aus Gliazellen. Die Zellen liegen hier dicht an einander gepresst, und die Verhältnisse, in denen die Zellkörper zu einander und zu den Ausläufern stehen, lassen sich hier in guten Präparaten und bei bedeutenden Vergrösserungen genau verfolgen. Es zeigt sich da, dass die Zellkörper sehr unregelmässig geformt sind. Neben kleineren von mehr rundlicher Form, die im allgemeinen in der Peripherie des Markes liegen, findet man grosse von unregelmässiger Form (Fig. 11). Diese Zellen sind, da sie sich merkwürdigerweise mit Methylenblau färben, in einzelnen Exemplaren schon von Retzius gefunden worden. Die Neurogliazellen sind sehr eckig und mit groben Stacheln und Firsten versehen. Mit diesen greifen die Nachbarzellen in einander. Dieses ist nicht zu vergessen, denn theils entspringen die gefärbten Ausläufer in charakteristischer Weise von diesen Ecken und Firsten, theils schmiegen die Ausläufer der Nachbarzellen dicht an den Thälern zwischen diesen Firsten hin, welche Verhältnisse leicht missgedeutet werden können, da es so aussieht, als ob die stark gefärbten Fasern den Leib der Zellen durchsetzten. Die Neurogliazellen liegen so dicht an einander, dass man hier sehr gut von einer epithelialen Anordnung sprechen kann.

Dass die Verhältnisse in den lockeren Gliafilzen so vorliegen, wie sie jetzt beschrieben worden sind, davon kann man sich verhältnissmässig leicht überzeugen.

In den dichteren Gliaanhäufungen lässt sich dieses nicht so leicht eruiren. Ein genaues Studium lehrt aber, dass es sich überall um dieselben principiellen und strukturellen Verhältnisse handelt; nur in den Einzelheiten können Verschiedenheiten herrschen. Die longitudinalen Bündel in der Nähe des Centralkanales werden nebst den Ependymfasern von langgezogenen Gliazellen aufgebaut, von deren Polen die gefärbten Ausläufer ausgehen. Hier begegnet man Zellen, deren Ausläufer sich auch an dem Zellkörper in Fibrillen auflöst, die in der Peripherie verlaufen. Von diesen kann die eine Fibrille die anderen an Mächtigkeit übertreffen und dann oft als ein von dem anderen Pole ausgehender Ausläufer weiter verlaufen. Dadurch kann es den Anschein gewinnen, als ob der ungefärbte Zellkörper an einer gefärbten Faser hänge.

Ausserhalb dieser longitudinalen Züge liegen symmetrisch auf beiden Seiten des Centralkanales eigenthümliche nur Glia enthaltende Gebiete, deren Gewebe sich durch helle, regelmässige Lücken auszeichnet. Bei schwacher Vergrösserung sieht es aus, als beständen die Balken zwischen diesen hellen Lücken durch und durch aus selbstständigen Fasern und freien Kernen. Wenn man aber bei stärkerer Vergrösserung untersucht, so findet man, dass es sich hier, ganz wie in den übrigen Fällen, um ungefärbte Zellkörper und gefärbte Ausläufer handelt. Die Sache ist aber hiermit nicht abgemacht. Es zeigen sich auch Strukturverhältnisse, die nicht stillschweigend übergangen werden können. In den dichteren Gliaanhäufungen sieht man nämlich grosse Gliazellen, in deren Peripherie sich schwarze Punkte finden. Es sind diese Punkte natürlicherweise quergetroffene Gliafasern. In vielen Fällen erhält man Bilder, die sich beim ersten Anblick kaum anders deuten lassen, als dass diese quergetroffenen Fasern in dem Innern der Zellen belegen sind. Man findet nämlich solche Bildungen in unmittelbarer Nähe des Kerns. Es würde sich also hier um Fasern handeln, die, quer durch den Zellkörper, von dem einen Ausläufer zu dem anderen verlaufen. Die wirkliche Natur dieser Bildungen zu erklären hat mir viel Mühe gekostet. Ich bin jedoch bei ihrer Beurtheilung zu einer ganz be-

stimmten Auffassung gelangt. Um zu der richtigen Deutung kommen zu können, muss man Präparate untersuchen, wo die Zellkörper deutlich hervortreten. In den stark differenzierten Präparaten, wo die Gliafasern auf hellem Grunde am schönsten hervortreten, lässt sich dies nicht thun. Die Zellkörper sind nämlich hier ungefärbt und deshalb ganz hell und kaum sichtbar. Ich habe nun versucht, die Zellkörper in solchen Präparaten mit verschiedenen Protoplasmafärbungsmitteln — Eosin, Rubin, Orange — in distinkter Weise gefärbt zu erhalten, aber nicht mit dem gewünschten Erfolg. Die nervösen Bestandtheile der Schnitte nehmen oft so viel Farbe auf, dass die Strukturverhältnisse, die uns besonders interessiren, verwischt werden und nicht mit der genügenden Deutlichkeit hervortreten. Das beste Verfahren, um die Zellkörper in hervortretender Weise gefärbt zu bekommen, besteht daher darin, dass man die Differenzirung frühzeitig abbricht. Bei diesem Verfahren erhält man die Gliafasern sehr stark gefärbt und die Zellkörper so hervortretend, dass man ihre Umrisse hinreichend genau erkennen kann. Wenn man solche Bilder näher untersucht, sieht man deutlich, dass die Schlüsse, nach denen die Fasern innerhalb des Zelleibes liegen, falsch sind und auf Trugbildern beruhen. Sobald die Zellengrenzen deutlich hervortreten, kann man, namentlich wenn man auf die oben besprochenen eigenthümlichen Formenverhältnisse der Gliazellen genügend Rücksicht nimmt, feststellen, dass die genannten Querschnitte der Fasern ausserhalb der Zellkörper belegen sind und Ausläufer der Nachbarzellen repräsentiren, die sich in den Thälern zwischen den Zellfirsten dicht an die Peripherie der Zellen anschmiegen und, solchergestalt quer durchschnitten, den Anschein wecken, als ob sie in den Zellen selbst belegen wären.

So viel über den Anfang der Neurogliafasern. Was die Endigung derselben betrifft, so kann man, wenn man die starren Ausläufer verfolgt, die wahre Endigung vieler dieser Fasern finden. Am leichtesten ist dieses bei den durch die weisse Substanz ausstrahlenden. Sie endigen, ganz wie die Ependymfasern, an der Peripherie des Markes mit kleinen, ungefärbten Füßen, die, dicht an einandergestellt, eine geschlossene Grenzschicht gegen die Pia bilden. Solche Endigungen findet man auch in dem Innern des Markes, indem die kleinen Füßchen der Gliafasern sich an den hier vorhandenen Gefässen befestigen. Aus diesen sich regel-

mässig zeigenden Bildern der Endigungsweise einer Menge in jedem Schnitte verfolgbarer Gliafasern kann man wohl mit Recht schliessen, dass alle Gliafasern in der gleichen Weise mit ungefärbten kegelförmigen Füßen an der Peripherie oder an den Gefässen endigen. Die jetzt behandelte Frage von der Endigungsweise der Neurogliafasern ist von grosser principieller Bedeutung, besonders in Hinsicht auf die Funktion der Glia. Die allgemein angenommene Ansicht ist ja die, dass die Gliafasern mit freien Spitzen endigen. Natürlicherweise finde ich in meinen Präparaten auch eine ungeheure Menge solcher freien Spitzen, welche ich aber als abgeschnittene Fasern betrachte, daher ich aus dem obengenannten Satz schliesse, dass alle Fasern mit ungefärbten kegelförmigen Füßen aufhören. Es ist natürlich unmöglich, eine solche Annahme striete zu beweisen. Ich sehe aber vorläufig gar keine Veranlassung, zwei Arten von Zellausläufern anzunehmen, von denen die einen in der jetzt genannten Weise, die anderen spitzig endigen.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia. Hierbei ist erstens zu bemerken, dass eine gelungene Färbung der Neuroglia bei Myxine, nach der obengenannten Verfahrungsweise erhalten, auch eine vollständige ist. Dieses lässt sich theils aus den ganz gleichmässigen Bildern, die man bei den speciellen Versuchen regelmässig erhält, theils aus der grossen Menge von Gliafasern schliessen, die die Präparate enthalten.

Was die Vertheilung der Neuroglia bei Myxine im Allgemeinen betrifft, so kann ich ganz in das einstimmen, was Weigert von seinen Gliapräparaten auf S. 145 seines Werkes sagt. Einestheils wirken die Präparate durch ihre Schönheit auf den Beobachter sehr anziehend, anderentheils ist es unmöglich, eine ganz zutreffende und eingehende Beschreibung des sehr verwickelten Baues der Neuroglia zu geben. Vielleicht wird es jedoch dem Leser gelingen, mit Hülfe der Zeichnungen eine, wenn auch nur unvollständige, Vorstellung von unserem Thema zu gewinnen.

Wenden wir uns bei unserer Beschreibung der weissen Substanz zu, so ist zuerst zu betonen, dass die zahlreichen Gliafasern, die diese Substanz durchziehen, einer zweifachen Quelle entstammen, indem der grösste Theil derselben von der grauen Substanz ausstrahlt, ein Theil aber Ausläufer selbständiger,

in der weissen Substanz belegener Zellen ist. Wenn man nämlich vollständige Sagittalschnittserien durchmustert, findet man in der weissen Substanz kleine Inseln von dicht an einander liegenden Gliazellen, die in struktureller Hinsicht ganz mit den Gliazellen der grauen Substanz übereinstimmen. Von diesen Zellen entspringen hauptsächlich longitudinal verlaufende Gliafasern.

Die Vertheilung der Gliafasern in der weissen Substanz ist keine gleichmässige. In grösserer Menge als in dem übrigen Theil der weissen Substanz treten die Gliafasern theils in dem Septum mediale dorsale, theils in der Gegend ventral von dem Centralkanal auf. Unter dem Namen Septum mediale dorsale verstehe ich eine schmale, aber dichte Anhäufung von Gliafasern, die sich in der Mitte des Markes in der Sagittalebene befindet und sich sowohl in Quer-, wie in Frontalschnitten sehr deutlich von der Umgebung unterscheidet und in dem äusseren Relief der dorsalen Längsfläche entspricht. Die eigentliche Natur dieses Septums tritt aber erst in genau gelegten Sagittalschnitten hervor, weil man in diesen ein Flächenbild von ihm erhält. In einem solchen Bilde sieht man, dass es aus zwei Bestandtheilen zusammengesetzt ist, nämlich theils aus den schon beschriebenen dorsalen Ependymfasern, die sich hier in der Sagittalebene regelmässig kreuzen, und theils aus feinen Gliafasern, von denen sich die Ependymfasern durch ihr gröberes Kaliber deutlich unterscheiden. Die Gliafasern gehen zum grössten Theil als sanft ausbiegende Fasern von den später zu beschreibenden, in der grauen Substanz belegenen Longitudinalbündeln aus.

Besondere Beachtung verdient, wie schon gesagt worden ist, das hinter dem Centralkanal zwischen den Ependymsepta belegene Gebiet. Schon in dem Querschnitte zieht dieses Gebiet durch einen dichteren Filz von Gliafasern die Aufmerksamkeit auf sich. Von der grauen Substanz auf den beiden Seiten des Centralkanals entspringend, ziehen mächtige horizontale Züge nach hinten und medianwärts, um an der genannten Stelle eine sehr innige Durchkreuzung durchzumachen. Man kann also hier von einem Spongiopilem sprechen. Die Eigenthümlichkeiten dieses Spongiopilems treten aber noch deutlicher in gelungenen Frontalschnitten hervor. Man sieht nämlich in solchen, dass diese Stelle auch der Platz einer reichlichen Nervenausbreitung

ist. Von den Fasern der naheliegenden weissen Substanz gehen nämlich Abzweigungen aus, die sich einerseits in diesem Gebiet kreuzen, um an die andere Seite hinüber zu gehen, wo sie wieder einen longitudinalen Verlauf einschlagen, anderentheils sich in einen sehr dichten Filz von feinen Nervenfasern zersplittern, die überall durch das Neurogliagerüst von einander getrennt sind. Das dichte Spongipilem nimmt also in seinen Maschen ein Neuropilem auf.

Die Anordnung der Neurogliafasern in dem übrigen Theil der weissen Substanz, wo die Verhältnisse einheitlicher sind, ist aus Fig. 14, die einen Sagittalschnitt darstellt, deutlich ersichtlich. Man kann hier horizontale, schräge und vertikal verlaufende Fasern unterscheiden. Die zweifache Ursprungsquelle dieser Fasern theils aus der grauen Substanz, theils aus den in der weissen Substanz gelegenen Gliazellen habe ich schon besprochen. Was die Endigungsweise derselben betrifft, so ist leicht festzustellen, dass die queren und schrägen Fasern mit ihren farblosen kegelförmigen Füßen in bereits beschriebener Weise an der Peripherie des Markes endigen. Schwieriger ist es, das Schicksal der longitudinalen Fasern zu eruiren. Bei aufmerksamer Untersuchung kann man jedoch in jedem Schnitt theils unter rechtem, theils unter schrägem Winkel umbiegende longitudinale Fasern sehen, die horizontal oder schräg verlaufen und sich an der Peripherie des Markes befestigen.

Für die Architektur des Markes sind ohne Zweifel die horizontalen Fasern von der grössten Bedeutung. Bei genau gelegten, gut gefärbten Frontal- und Sagittalschnitten durch den peripherischen Teil der weissen Substanz erhält man nämlich ein sehr zierliches Bild. Zwischen den longitudinalen Nervenfasern finden sich regelmässige Septa von dicht an einander geordneten, querdurchschnittenen Gliafasern.

In der grauen Substanz ist der Filz der Gliafasern sehr mächtig. Diese Fasern sind hier vor allem in zwei Richtungen angeordnet, nämlich vertikal und horizontalfrontal. Die in vertikaler Richtung angeordneten sind mächtig um die Centralbildungen entwickelt, indem man hier querdurchschnittene, in einem halbringförmigen Gebiet rund um das dorsale Längsgefäss antrifft (Fig. 9). Noch deutlicher treten sie in Sagittalschnitten hervor (Fig. 14), wo man findet, dass sie die ihnen zugehörenden Fasern

von in ihnen liegenden Neurogliazellen erhalten. Weiter sieht man in der ganzen Ausdehnung des Markes die longitudinalen Fasern umbiegen, um als mächtige, transversale Züge sowohl ventralwärts, wie dorsalwärts zu verlaufen. Diese Züge finden wir mit der grössten Leichtigkeit in dem Querschnitt wieder, wo sie die Centralbildungen ringförmig umgeben und von uns schon berücksichtigt worden sind. Die Fasern der dorsalen Züge nehmen an der Bildung des dorsalen medialen Septums Theil, während die ventralen in die hintere Kreuzungszone übergehen.

Es ist aber nicht nur das Centrum der grauen Substanz, wo sich die longitudinalen Gliabündel befinden. Man findet sie nämlich durch die ganze graue Substanz zerstreut, und sie treten besonders deutlich in den Sagittalschnitten hervor. Hier sieht man auch regelmässige Umbiegungen der dann in die weisse Substanz austrahlenden Fasern.

Die transversalen Gliafasern der grauen Substanz befinden sich vor allem in der Peripherie derselben, an der Grenze gegen die weisse Substanz. Sie treten am deutlichsten in den Frontalschnitten hervor (Fig. 12). Ausser diesen regelmässigen longitudinalen und horizontalen Zügen von Gliafasern giebt es hier auch solche Züge von mehr unregelmässigem Verlaufe, die, wie Fig. 13 es zeigt, die Nervenzellenkörper umspinnen, um dann, den Dendriten folgend, in die graue und weisse Substanz auszustrahlen.

In dem Vorhergehenden habe ich die Verhältnisse der Gliafasern im Rückenmark von Myxine in ihren allgemeinen Zügen skizzirt. Dieselben scheinen mir auch von allgemeinerem Gesichtspunkte nicht ohne Interesse zu sein. Einerseits erstaunt man über die kolossale Menge dieses Stützgewebes, andererseits liegen aber die Verhältnisse so rein und klar da, dass man sowohl über seine Struktur, wie über seine Anordnung beachtenswerthe Aufschlüsse erhalten kann. In jener Hinsicht liegt ein rein celluläres Gewebe vor, dessen Zellen durch die Färbbarkeit ihrer langen Ausläufer charakterisirt sind und an gewissen Stellen — ich erinnere hier an die Spitzen der grauen Substanz und die in der weissen Substanz liegenden kleinen Inseln von Neurogliazellen — eine deutliche epitheliale Anordnung zeigen. Die Ependymzellen und die Gliafasern sind prinzipiell ganz gleichartig.

Nur durch die Form der Zellen und die Zahl der Ausläufer unterscheiden sich diese Zellen von einander. Auch in Hinsicht auf die Form finden sich, da in der Nähe des Centralkanales bipolare Stützzellen gefunden werden, deren beide Ausläufer sich ganz wie diejenigen der Ependymzellen verhalten, Uebergänge zwischen den Ependym- und den Gliazellen.

Die hier dargelegten Befunde in Betreff der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia sind kein Erzeugniss der Phantasie. Sie gehen, wie die Figuren deutlich zeigen, aus einem genauen Studium der Präparate hervor.

Je eingehender man die Präparate studirt, desto mehr fühlt man sich davon überzeugt, dass sich in der Anordnung eine immer wiederkehrende Regelmässigkeit kund gibt. Welche Faktoren für das Zustandekommen dieser gesetzmässigen Anordnung bestimmend sind, lässt sich natürlich nicht so leicht aus den fertigen anatomischen Verhältnissen herleiten. Um einen tieferen Einblick erhalten zu können, ist für das erste ein sorgfältiges Studium der ontogenetischen Entwicklung des Stützgerüsts des Rückenmarks erforderlich, welches Studium aber bei Myxine aus leicht begreiflichen Gründen leider unmöglich ist. Ich kann gleichwohl dieses Kapitel nicht verlassen, ohne auf ein Verhältniss hinzuweisen, das nicht ohne Interesse ist. Dieses ist die überraschende Uebereinstimmung in der Anordnung, die sich zwischen den Gliaelementen und den nervösen Elementen kund giebt. Hierbei muss ich an die allgemeine Anordnung der Nervenlemente erinnern, wobei ich der Darstellung von Retzius<sup>1)</sup> folge. Aus seiner Beschreibung von Methylenblau-Präparaten, die in Distinktheit und Schönheit nichts zu wünschen übrig lassen, geht hervor, dass die Nervenlemente in dem platten Organe eine ziemlich regelmässige Anordnung darbieten. Die Ganglienzellen sind meistens oval oder spindelförmig oder bipolar und transversal gestellt und senden den einen Fortsatz medianwärts, den anderen nach dem äusseren Rande des Markes hin. Hierdurch entsteht im Ganzen eine transversale Anordnung der Ganglienzellen. Ein Theil der Ausläufer ziehen divergirend durch die weisse Substanz nach aussen. Auch giebt es Zellen, deren horizontaler

---

1) Biologische Untersuchungen Bd. 2. 1891.

Ausläufer umbiegt und einen longitudinalen Verlauf einschlägt, um dann wieder umzubiegen und horizontal nach aussen zu ziehen. In dem Text habe ich in Fig. I die Fig. 1 und 2 der Taf. XVI des Retzius'schen Werkes wiedergegeben. Die-

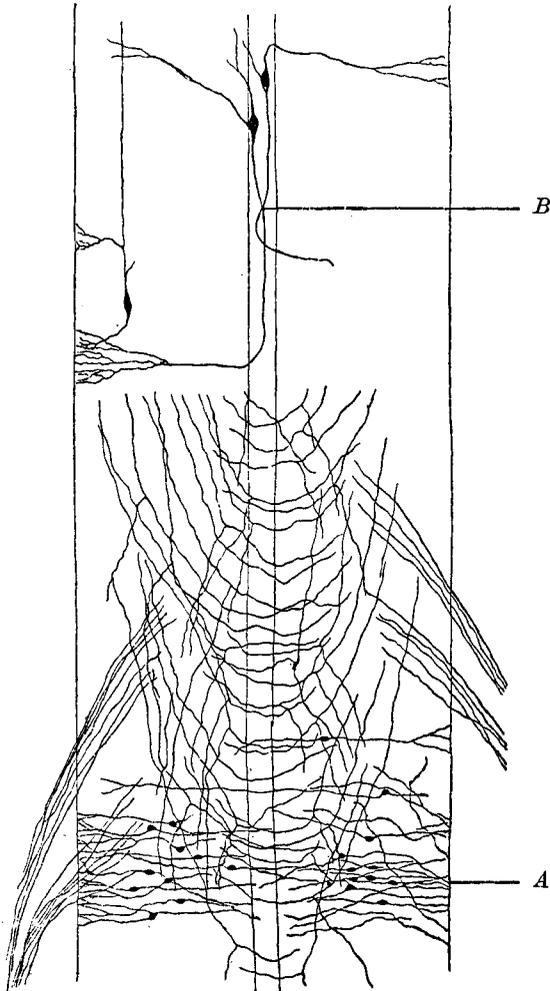


Fig. I.

Anordnung B in der Textfigur entspricht. Die Durchflechtung der Nervenfasern in der hinteren Querkommissur entspricht der Querdurchkreuzung der Gliafasern, wie ein Vergleich zwischen meiner Figur 9 und der Textfigur deutlich zeigt. Weiter sieht

selben zeigen bei A die transversale Anordnung der Ganglienzellen, bei B die longitudinalen Nervenfortsätze, die in die horizontalen umbiegen. Schliesslich zeigt die Fig. die Durchkreuzung der Nervenfasern in der hinteren Commissur des Markes.

Wenn man diese Anordnung der Nerven-elemente mit derjenigen der Gliaelemente, wie sie aus meinen Figuren hervorgeht, vergleicht, so findet man, dass die longitudinalen Gliabündel, die horizontal in die weisse Substanz umbiegen (Figur 14), den Nerven-elementen A und die transversale Anordnung der Glia in Fig. 12 völlig der transversalen

man ja deutlich, dass die Protoplasmafortsätze, die in der weissen Substanz divergiren, immer von vielen Gliafasern begleitet sind und von ihnen umhüllt werden. Diese Uebereinstimmung in dem Verlaufe der Nervenfasern und der Gliafasern tritt besonders in den Sagittalschnitten deutlich hervor. Hier kann man nämlich in den äusseren Hörnern der grauen Substanz inmitten den hier hauptsächlich transversal verlaufenden Nervenfasern resp. Gliafasern kleine Bündel von longitudinalen Fasern erhalten, welche von einigen ungefärbten Nervenfasern begleitet sind.

#### Selachier.

Ueber die Neuroglia der Selachier finde ich in der Literatur nur wenige Angaben.

Lenhossék<sup>1)</sup> untersuchte mit der Golgi'schen Methode das Rückenmark bei *Acanthias*, *Scyllium* und *Raja*. Bei *Acanthias* fand er in der grauen Substanz Astrocyten von eigenthümlichem Habitus. Von den kleinen Körpern gehen lange, starre, allseitig ausstrahlende Aeste aus, die nicht ganz bis zur Oberfläche hinausdringen, sondern schon in deren Nähe, unterhalb des hier mächtig entwickelten Dendritengeflechtes, ihr Ende finden. Bei *Pristurus*embryonen fand er auch solche Zellen, deren Ausläufer sich aber bis an die Oberfläche erstreckten, wo sie mit einer kolbigen Verdickung endigten.

Vollständigere Angaben findet man bei Retzius<sup>2)</sup>, der mittels des Golgi'schen Verfahrens das Rückenmark bei Embryonen und Fötus von *Acanthias* untersucht hat. Beim 3 cm langen Embryo fand er Ependymzellen, die in typischer Weise den ganzen Rückenmarksquerschnitt durchziehen und dasselbe Aussehen wie bei den Reptilien und Vögeln zeigen. Bei Fötus von 25 cm Länge fand er das bemerkenswerthe Factum, dass die Ependymzellen, wie beim Menschen und bei den Säugethieren, in einem reducirten Zustande vorhanden sind. „Einzelne Ependymzellen lassen sich zwar vom Centralkanal weit durch die graue und die weisse Substanz hinaus verfolgen. Die meisten sind aber knotig und winklig umgebogen und endigen, oft mit umgebogenem Ende, hier und da in der grauen Substanz. Nur diejenigen, welche in das sog. hintere Septum, und diejenigen,

1) Das Nervensystem im Lichte neuester Forschungen. Berlin, 1895.

2) Biologische Untersuchungen Bd. V. 1895.

welche gegen die vordere Fissur hinziehen, sind gestreckt und lassen sich bis an die Oberfläche gut verfolgen.“ Weiter findet er Uebergangsformen zwischen den Ependymzellen und den eigentlichen Gliazellen. Diese Uebergangsformen sind denselben Bildungen bei den höheren Thieren ähnlich. — Beim *Acanthias*fötus von 25 cm hat er auch die typischen Gliazellen gefunden. Zwei Formen dieser Zellen finden sich von ihm beschrieben, nämlich typische Langstrahler, mit dem kleinen Zellkörper in der grauen und den langen, unverzweigten Ausläufern in allen Richtungen in der weissen Substanz ausstrahlend, und Zellen, die in der Peripherie der grauen Substanz liegen und ihre Ausläufer einseitig in die weisse Substanz hineinsenden, um hier nach wiederholter Theilung an der Oberfläche des Markes zu endigen.

Von den Selachiern habe ich mit meinem Verfahren das Rückenmark von *Acanthias vulgaris* untersucht. Diese Untersuchung war eine der ersten der von mir im Sommer 1897 ausgeführten. Da ich damals die Methode noch nicht näher geprüft hatte, habe ich das Material von Embryonen von 3, 5 und 25 cm Länge nebst dem Rückenmark des ausgewachsenen Thieres in verschiedene Fixirungsflüssigkeiten gelegt. Von allem diesem Material ist es mir nur gelungen, von dem Rückenmark des 25 cm langen Fötus befriedigende Bilder zu erhalten. Trotz diesem geringen Material, das natürlicherweise noch lange nicht genügt, um eine eingehende und genaue Darstellung der Neuroglia des Rückenmarkes der Selachier liefern zu können, zögere ich nicht, hier die Ergebnisse meiner Untersuchung darzulegen, da sie, namentlich in histologischer Hinsicht, nicht ohne Interesse sind.

Wenn man einen gut gelungenen Querschnitt des Selachier-Rückenmarkes vor sich hat, zeigen sich die Verhältnisse, wie aus Fig. 15 ersichtlich ist, bei 265-maliger Vergrößerung in folgender Weise. Der Centralkanal ist von einer Schicht cylindrischer Zellen umgeben, die sich mehreren Reihen von kleinen ovalen oder runden Zellen dicht anschliessen. Solche Zellen finden sich in reicher Menge auch in der grauen und, ungefähr gleichmässig vertheilt, in der weissen Substanz. Ausser diesen findet man auch andere von größerem Kaliber und geringerer Färbbarkeit, die den nervösen Elementen angehören. Was aber das Auge besonders fesselt, das ist eine ungeheure Menge feiner,

blauer Fäden von gleichförmigem Kaliber, die in der grauen Substanz einen dichten, mehr unregelmässig Filz bilden, in der weissen aber mehr regelmässig radienförmig verlaufen, um an der Peripherie des Markes zu endigen.

Die das Lumen des Centralkanales begrenzenden Ependymzellen ermangeln der für Amphioxus und Myxine so charakteristischen Ausläufer. Wenigstens habe ich bei den Selachiern solche Ausläufer weder in den Quer-, noch in den Längsschnitten gefunden, was mich, wenn ich bedenke, wie deutlich und leicht die Ependymfasern bei den übrigen von mir untersuchten Vertebraten zu beobachten sind, veranlasst, die obige Ansicht auszusprechen.

In der grauen Substanz findet sich, wie schon angegeben worden ist, ein dichter Filz in verschiedener Richtung verlaufender Gliafasern. Fig. 16 zeigt die graue Substanz bei stärkerer Vergrösserung, und man sieht hier, dass die Fasern gefärbte Ausläufer der ungefärbten Zellkörper sind. Das Verhältniss gestaltet sich dreifach. Entweder erhält (Fig. 16 a, Fig. 20) der Ausläufer erst in einem gewissen Abstand von dem eigentlichen Zellkörper die Färbbarkeit, oder es ist der Ausläufer gerade in der Peripherie des Zellkörpers belegen, um sich als Ausläufer an der anderen Seite der Zelle fortzusetzen (Fig. 19), oder auch löst sich der Zellausläufer in feine Fibrillen auf (Fig. 19), die an der Peripherie der Zelle verlaufend, oft auch in die Nachbarausläufer umbiegen.

Von der grauen Substanz ziehen die Ausläufer in die weisse hinein, wo sie überwiegend horizontal nach der Peripherie des Markes gehen. So kann man in günstigen Fällen eine Faser von ihrem Ursprung an einer Zelle in der grauen Substanz die lange Strecke durch die weisse Substanz bis an die Peripherie verfolgen. Hier endigen die Fasern in charakteristischer Weise, indem sie in kleine Endkegel übergehen, die, dicht aneinandergestellt, eine zusammenhängende Ora limitans als abschliessende Grenzscheide des Rückenmarks bilden. Die Endkegel bleiben bei passender Differenzirung ungefärbt. Die Fasern stehen zu ihnen in ganz demselben Verhältniss wie zu dem Zellkörper, indem entweder die Färbbarkeit scharf aufhört, oder der gefärbte Ausläufer sich in feine Fibrillen auflöst, die an der Peripherie der Kegel verlaufen (Fig. 17). Die Gliafasern verlaufen nicht alle

in horizontaler Richtung durch die weisse Substanz. Längsschnitte lehren nämlich, dass dieses wohl die überwiegende Mehrzahl thut; einige verlaufen aber schräg, und andere zeichnen sich durch einen longitudinalen Verlauf aus. Die durch die weisse Substanz verlaufenden Fasern — die queren sowohl wie die schrägen und die longitudinalen — entspringen nicht alle in der grauen Substanz. Die zahlreichen Kerne in der weissen Substanz gehören nämlich den Gliazellen an, die sich in Betreff der Ausläufer wie die Zellen der grauen Substanz verhalten. Eine grosse Menge von diesen Gliazellen ermangeln aber der Ausläufer gänzlich. Theilungen der Gliafasern, wie Fig. 18 zeigt, kommen in der Nähe von Zellen vor, doch nicht besonders oft. Schliesslich findet man (Fig. 17) in den Querschnitten hakenförmig umgebogene Fasern, mit der Umbiegungsstelle des Hakens theils central-, theils peripheriewärts gerichtet. Wie diese Bilder zu deuten sind, kann ich nicht sagen. Wenn ich das jetzt Mitgetheilte rekapitulire, so habe ich also gefunden, dass das Stützgewebe in diesem Stadium nur aus gut charakterisirten Gliazellen besteht. Dieselben besitzen einen kleinern Zellkörper und ungewöhnlich lange, in Folge ihres starren Aussehens sehr charakteristische Ausläufer.

Das jetzt Mitgetheilte betrifft natürlich nur ein Stadium in der Entwicklung des Stützwerkes des Rückenmarkes der Selachier. Ohne Zweifel sind die Verhältnisse in dem ausgebildeten Rückenmarke noch verwickelter. Dass ich meine Befunde trotz der grossen Unvollständigkeit des Materiales mittheile, hat seinen Grund in der so ausserordentlich schön ausgefallenen Färbung der Neurogliaelemente. Ich glaube auch, dass die Färbung für dieses Stadium eine vollständige gewesen ist.

In histologischer Hinsicht sind die Präparate dieses Selachier-Fötus sehr lehrreich. Denn die Verhältnisse der Gliafasern zu den Zellen treten hier, wie die Figuren zeigen, ausserordentlich schön hervor.

Schliesslich ist zu bemerken, dass die Zellen, die *Lenhossék* und *Retzius* mit der *Golgi'schen* Methode im Rückenmarke der Selachier dargestellt haben, ganz mit den von mir im Vorhergehenden beschriebenen identisch sind. Die Grösse und Form der Zellkörper, die eigenthümlichen starren Ausläufer mit ihrem geraden Verlaufe sind völlig übereinstimmende Kennzeichen. Das Kaliber ist, wie ich durch Vergleichung meiner Präparate mit

den vorzüglichen Golgi-Präparaten, die mir von dem Herrn Professor Retzius gütigst aus seiner Sammlung zur Verfügung gestellt worden sind, gefunden habe, ganz dasselbe.

Ein Punkt in dem mitgetheilten Befunde, der nothwendig einer Erklärung bedarf, ist das Fehlen der bei Amphioxus und Myxine in diesem Stadium der Entwicklung so deutlichen Ependymfasern. In diesem Punkte stimmen meine Erfahrungen mit den von Retzius überein.

#### Teleostier.

Für die Untersuchung des Rückenmarkes der Teleostier ist von den neueren Methoden nur die Golgi'sche angewendet worden.

Die Ependymelemente des Markes junger Lachse sind mittelst dieser Methode sehr schön von Retzius<sup>1)</sup> in der Gestalt von robusten buschigen Zellelementen dargestellt worden, deren Kerne in der Nähe des Markes liegen, während die langen Ausläufer das Mark durchziehen und ein eigenthümliches pelziges Aussehen zeigen, ja sogar mit ausserordentlich zahlreichen feinen Aestchen versehen sind. Wenn man die schönen Abbildungen, welche die Retzius'sche Abhandlung über die Neuroglia illustriren, betrachtet, findet man, dass die genannten Elemente ein Charakteristikum des Teleostier-Rückenmarkes bilden, indem sie sich durch ihre Form von den Ependymzellen der anderen untersuchten Vertebraten unterscheiden.

Eine sehr gründliche Bearbeitung des Stützgewebes des Teleostier-Rückenmarkes mit der Golgi'schen Methode ist von Kolster<sup>2)</sup> geliefert worden. Das Vorhandensein der von Retzius gefundenen Ependymzellen wird bestätigt. Dazu findet er Ependymzellen von einem anderen Aussehen. Statt des Moosbelages, der die Retzius'schen Zellen charakterisirt, gehen von den Ependymfasern feine, glatte Aeste aus, die nach kürzerem oder längerem Verlauf endigen. Namentlich sind die Untersuchungen von Kolster deshalb von Interesse, weil sie auch die Verhältnisse beim ausgewachsenen Thiere berücksichtigen. Die Epen-

---

1) Biologische Untersuchungen Bd. V. 1895.

2) Studien über das centrale Nervensystem. I. Ueber das Rückenmark einiger Teleostier. Berlin 1898.

dymzellen zeigen hier ein anderes Aussehen; sie sind nicht pelzig wie die fötalen Zellen, sondern ganz glatt und ohne Haare oder Höcker. Die Ependymfäden konvergieren aus gleich grossen Gebieten und legen sich zu ventralen, dorsalen und lateralen Bündeln zusammen, die das Mark regelmässig durchziehen. Das Stützgewebe des Rückenmarkes besitzt ausser den Ependymfasern noch andere Stützelemente, nämlich erstens sog. Astroblasten, deren kleine Zellkörper in der grauen Substanz belegen sind, eine birnförmige Gestalt haben und theils kurze Fasern in allen Richtungen aussenden, theils einen langen Fortsatz ausschicken, der sich wie die Ependymfasern verhält, indem er in der weissen Substanz Septa bildet, während die Fasern bis an den Peripherie verlaufen, um hier mit einem kleinen kegelförmigen Fuss zu endigen. Die Bezeichnung Astroblasten wird von Kolster in phylogenetischer Beziehung angewandt; vom ontogenetischen Gesichtspunkte sind die Astroblasten bestehenbleibende Bildungen in dem Rückenmark der Teleostier. Zweitens findet Kolster reichliche Astrocyten von dem typischen Aussehen, d. h. mit winzigem Zellkörper versehene und nach allen Richtungen ausstrahlende feine Fasern. Diese Fasern finden sich sowohl in der grauen wie in der weissen Substanz und zeigen das gewöhnliche, von den höheren Thieren her bekannte Aussehen. Sehr beachtenswerth ist weiter der Befund von „Massen von feinen, kurzen Fasern, die auch trotz noch so sorgfältigen Suchens keine Verbindung mit irgend einer Zelle aufweisen“. Auf Grund dieses Befundes schliesst sich Kolster in Hinsicht auf den allgemeinen Bau der Neuroglia der später näher zu besprechenden Ansicht Reinke's an, nach dem das Stützgerüst des Rückenmarkes sowohl von verzweigten Gliazellen wie auch von diesen isolirten Fasersystemen gebildet wird. K. theilt weiter mit, dass die Weigert'sche Neurogliafärbung bei den Fischen nicht gelinge, wie ihn dieses zahlreiche Versuche lehren.

Jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend will ich erst hervorheben, dass die Neuroglia-Färbung nach meiner Methode hier lange nicht so schöne Bilder liefert, wie bei Amphioxus und Myxine. Vor allem für die gemachten Befunde belästigend ist die Mitfärbung, welche die Nervenlemente oft zeigen. Ich habe mir viel Mühe gegeben, um für das Rückenmark der Teleostier eine solche Fixierungsmethode zu finden, dass

die Färbungsergebnisse hier in Betreff der Neuroglia ebenso spezifisch und rein ausfallen, wie bei Myxine, aber bisher ohne völlig befriedigenden Erfolg. Die von mir angewandte Methode ist in diesem Falle nämlich sehr launenhaft. Indessen kann man mit ihr aber recht schöne Präparate erhalten, welche die Neuroglia ziemlich rein imprägnirt zeigen. Diese Präparate liegen der folgenden Beschreibung zu Grunde. Sie zeigen eine sehr mächtige Entwicklung des Stützgewebes, wohl eben so mächtig, wie bei Myxine, aber nach einem anscheinend ganz anderen Typus angeordnet.

Bei den Teleostiern habe ich das Rückenmark von verschiedenen Arten untersucht. Meine besten Präparate gehören im Allgemeinen dem *Gadus merlangus* und *Pleuronectes platessa* an, und diese Präparate liegen der allgemeinen Beschreibung zu Grunde, die ich im Folgenden von dem Stützgerüst des Rückenmarkes der Teleostier mittheile.

Die Ependymzellen sind von cylindrischer Form und begrenzen in einfacher Schicht das Lumen des Centralkanales. Der Zellkörper — bei gelungener Differenzirung ganz farblos — spitzt sich kegelförmig zu und geht in einen intensiv blau- resp. schwarzgefärbten Ausläufer über. Die Ependymzellen der Teleostier zeigen also in der Struktur eine völlige Uebereinstimmung mit den Ependymzellen von *Amphioxus* und *Myxine*. Entweder findet der Uebergang zwischen dem gefärbten Ausläufer und dem ungefärbten Zellkörper scharf in einer Ebene statt, oder es löst sich der Ausläufer in feine Fibrillen auf, die sich bis an die Peripherie des Zellkörpers fortsetzen.

Aber nicht nur in struktureller Hinsicht, sondern auch bezüglich der Anordnung kehrt bei den Teleostiern das Gesetz wieder, das wir so deutlich schon bei *Amphioxus* und *Myxine* ausgesprochen fanden, nämlich dass die Ependymfasern das Mark nicht diffus durchziehen, sondern, von gewissen Gebieten des Ependyms konvergierend, ein dichtes Bündel bilden (Fig. 22), dessen Fasern dann, wieder divergierend, die Peripherie des Markes erreichen. Diese Bündel liegen in derselben vertikalen Ebene und bilden in dieser Weise die schon bei den niedersten Vertebraten beschriebenen Ependymsepta. Was die Anordnung der Ependymfasern betrifft, bestätigen also meine Präparate im All-

gemeinen den von Kolster mit der Golgi'schen Methode gemachten Befund.

Die Anzahl und der Verlauf dieser Ependymsepta scheinen bei den verschiedenen Species verschieden zu sein. Bei *Pleuronectes platessa* finde ich solchergestalt zwei unpaare Septa, die in der Mittellinie sowohl dorsal-, wie ventralwärts verlaufen, und mindestens drei paarige, nämlich ein Paar in sanftem Bogen ventralwärts ausstrahlende, die in Verlauf und Anordnung sehr mit den Ependymsepta bei *Myxine* und *Amphioxus* übereinstimmen, ein Paar direkt lateralwärts gehende und ein Paar mit geradem Verlaufe nach hinten und lateralwärts in ungefähr 45 gradigem Winkel mit dem Septum posterius hinziehende. Bei anderen Teleostiern finden sich, ganz wie es Kolster beschrieben hat, zwei unpaare, symmetrisch in der Mittellinie belegene und zwei hintere laterale paarige Septa.

Diese Ependymsepta scheinen aber nicht ausschliesslich von den eigentlichen Ependymfasern aufgebaut zu sein. Man findet nämlich in ihnen eine Anzahl von ovalen Kernen mit einem ungefärbten, spindelförmigen Zellkörper, von dessen Pole gefärbte Ausläufer von dem Aussehen der typischen Ependymfasern entspringen. Diese bipolaren Gliazellen bilden einen natürlichen Uebergang zu den wirklichen Gliazellen.

Die Neuroglia der weissen Substanz enthält ausser den Ependymsepta theils horizontale, theils vertikale Fasern. Die horizontalen Fasern bilden theils von der grauen Substanz einstrahlende Bündel, welche die grösste Aehnlichkeit mit den Ependymbündeln zeigen, und rufen das zerklüftete Aussehen hervor, das die weisse Substanz des Teleostier-Markes charakterisirt. Ausserdem kommen mehr vereinzelte horizontale oder schräge Fasern vor. Das am meisten typische der Neuroglia in der weissen Substanz sind jedoch die longitudinalen Gliafasern, die von selbstständigen, in der weissen Substanz belegenen Zellen entspringen. Diese Gliafasern sind, wie namentlich Querschnitte lehren, quantitativ nicht gleichförmig entwickelt. Am meisten entwickelt sind diese Stützelemente in den Ventralsträngen, und dieselben bilden hier, wie Fig. 26 deutlich zeigt, zwischen den Nervenfasern ein zusammenhängendes Fachwerk. Die quergetroffenen Achsencylinder sind ganz ungefärbt und von hellen Ringen, die den Platz der ausgelösten Myelinscheiden einnehmen, umgeben.

Zwischen diesen treten die quergetroffenen schwarzen Gliafasern hervor, die besonders reichlich an den gröberen Knotenpunkten des Fachwerkes angesammelt sind. Dieses Bild wird durch Fig. 27 ergänzt, in der man dieselben Fasern längsgetroffen sieht. Es verdient auch hervorgehoben zu werden, dass das Kaliber der Nervenfasern in den Ventralsträngen am grössten ist. Das Verhältnis der Fasern zu den Zellen ist hier in der weissen Substanz nicht so leicht zu eruiren. Man findet überall kleine runde Kerne mit sehr unbedeutendem Protoplasma. Hin und wieder kann man auch sehen, wie die gefärbten Gliafasern mit diesen Zellkörpern zusammenhängen. Ausserdem finde ich in der weissen Substanz grössere Zellen mit gut entwickeltem körnigen Protoplasma. Diese Zellen haben, was Form und Lagerung betrifft, eine grosse Aehnlichkeit mit den Zellelementen, die v. Kölliker nach ihrem Entdecker die Burkhardt'schen Zellen bei *Protopterus annectens* nennt. Ob diese Elemente Gliazellen oder Nervenzellen darstellen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Ich finde zwar, dass ihre Ausläufer sich oft in intensiv gefärbte Fasern fortsetzen. Ich habe aber schon bemerkt, dass im Rückenmark der Teleostier die Färbung leider keine ganz elektive ist. Oft färben sich hier auch die Nervenfasern. Für die Glianatur der letzterwähnten Zellen könnte vielleicht angeführt werden, dass man hier und da in der Grösse dieser Zellen Uebergänge zu den wirklichen, unzweideutigen Gliazellen findet. Die bestimmte Entscheidung darüber, ob diese Zellen Stützzellen oder Ganglienzellen sind, muss ich aber für künftige Untersuchungen reserviren.

Von noch grösserem Interesse sind die Stützelemente in der grauen Substanz, die von dem Stützgewebe aber nicht gleichmässig durchzogen wird. Um dieses verständlich machen zu können, muss an die allgemeinen Bauverhältnisse im Marke der Teleostier erinnert werden. Die Mitte des Markes wird von grauer Substanz gebildet, die den Centralkanal entweder im Centrum, oder mehr peripherisch belegen enthält. Auf dem Querschnitte präsentirt sich diese centrale graue Masse triangelförmig mit der Basis nach vorne und der Spitze nach hinten, in das Septum posterius auslaufend. Die Basis des Triangels setzt sich an den Seiten in die von den Autoren beschriebenen mächtigen Ventralhörner fort, die, rund angeschwollen, die Mitte der Seitentheile

des Markes einnehmen und in ihrer Peripherie die das Mark der Teleostier besonders charakterisirende Auflösung und Vermischung mit der weissen Substanz zeigen. An den beiden Seiten der Spitze des Triangels markiren in der weissen Substanz zwei kleine, spitzige Auswüchse die von den Autoren beschriebenen Hinterhörner.

Die Vertheilung der Glia ist nun die, dass, während sich in den Ventralhörnern ein spärliches Stützgerüst findet, die centrale graue Substanz nebst den Dorsalhörnern durch einen ausserordentlich dichten Filz von blau-, resp. schwarzgefärbten Fasern charakterisirt ist. In diesem centralen Gliafilz, wie ich dieses Fasergewirr nennen will, findet man zwei Arten von Fasern, nämlich theils gröbere, theils feinere (Fig. 24), deren Unterschied im Kaliber wohl dazu berechtigt, sie von einander getrennt zu halten. Diese Fasern umspinnen einander dicht. Besonders die gröberen haben ein eigenthümlich starres Aussehen und einen geraden oder leicht welligen Verlauf und zeigen spärliche Theilungen von der bei den Selachiern dargestellten Art. In dem Filz sind reichlich kleine, ziemlich gleichmässig runde oder ovale und mit einem kleinen Zellkörper versehene Kerne gleichmässig vertheilt. In jedem Schnitte lassen sich viele von diesen Fasern — sowohl von den groben, wie von den feinen — bis zum Zellkörper verfolgen (Fig. 25). Es ist also ausser Zweifel gestellt, dass die gefärbten Fasern Zellausläufer sind. Im Princip liegt hier also dasselbe Verhältniss zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper wie bei den vorher beschriebenen Vertebraten vor; das grobe Kaliber der Fasern im Verhältniss zu den kleinen Zellkörpern bewirkt aber, dass man ganz eigenthümliche Bilder erhält, die für die Frage von der Neuroglia im Allgemeinen nicht ohne Interesse sind. Man findet nämlich hier wieder, wie Fig. 25 zeigt, ausserordentlich deutlich hervortretend die schon bei *Amphioxus*, *Myxine* und *Acanthius* besprochenen Beziehungen zwischen den Zellkörpern und den Gliafasern. So sieht man, wie der intensiv schwarzgefärbte Ausläufer, sich kegelförmig erweiternd, in den hellen Zellkörper übergeht. Besonders deutlich — sicher in Folge der mehrbesprochenen Kleinheit der Zellkörper — kann man beobachten, wie die Ausläufer in einander umbiegen oder, wie man es auch beschreiben kann, wie ein Ausläufer dicht an der Peri-

pherie der Zelle hinläuft, wobei der kleine, ungefärbte Zellkörper an der Gliafaser hängen bleibt, Bilder, denen wir ja schon bei den niederen Vertebraten begegnet sind, die aber hier so ausserordentlich klar hervortreten. Am deutlichsten zeigen sich die Beziehungen zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper in solchen oft zu findenden Fällen, wo der Ausläufer, am Pole der kleinen Zelle angelangt, sich in zwei oder drei stark gefärbte Streifen zersplittert, die die Zellen korbartig umfassen und sich dann wieder als Ausläufer fortsetzen. Ist also der intime Zusammenhang zwischen den Ausläufern und den Zellkörpern in diesen Fällen sehr ausgesprochen, so sieht man indessen auch Bilder, die für eine grössere Selbständigkeit der Fasern gegenüber dem Zellkörper sprechen. Ich meine Bilder, wo an den gerade verlaufenden, intensiv gefärbten Fasern ein kleiner Kern mit seinem unbedeutenden Zellkörper hängt. Zwar zeigt die charakteristische Weise, in der der Zellkörper sich an den Körper anschmiegt, dass wir es hier nicht mit einer Anlagerung eines fremden, von einer anderen Zelle herstammenden Ausläufers an einen Zellkörper zu thun haben, doch hat der Zellkörper im Vergleich zu dieser mächtigen Faser etwas Rudimentäres an sich.

Was im Vorhergehenden über die groben Fasern gesagt worden ist, gilt auch von den feinen; auch sie zeigen sich als Ausläufer von kleinen Gliazellen, die ungefähr gleichmässig in dem Spongipilem vertheilt sind, und verhalten sich zu den Zellkörpern ganz wie geschildert worden ist.

Was ihre Anordnung betrifft, so habe ich dieselbe bereits in ihren allgemeinen Zügen skizzirt. Hier werde ich nur hinzufügen, dass man symmetrisch auf beiden Seiten des Centralkanales mächtige longitudinale Züge von Gliazellen sowohl von der gröberen, wie von der feineren Art findet. Weiter treten die Neurogliaelemente in nähere Beziehung zu den nervösen Elementen der grauen Substanz. Man findet nämlich die Nervenzellenkörper von einer charakteristischen Hülle umgeben, die in den Schnitten als ein homogener oder feinfaseriger Hof hervortritt, dessen eigentliche Natur zu erforschen ich für eine künftige Untersuchung reservire. In dieser Hülle findet man eine grosse Menge von Gliafasern, die hauptsächlich der feinen Gattung angehören (Fig. 28). Dieselben spinnen sich in ver-

schiedenen Richtungen um den Zellkörper, solchergestalt einen lockeren pericellulären Gliafilz bildend. Auch die dickeren Nervenfasern der grauen Substanz sind von einem Mantel longitudinaler Gliafasern umgeben. Die Gliafasern, die die Ganglienzellkörper umspinnen, lassen sich in vielen Fällen bis zu kleinen Gliazellen verfolgen, die in der nächsten Nähe der Nervenzellen liegen.

Auf das Studium der Neuroglia der Amphibien (*Rana*, *Bombinator*), der Reptilien (*Lacerta*) und der Säugethiere (*Kaninchen*, *Katze*) habe ich viel Zeit und Mühe verwendet, ohne solche Bilder erhalten zu können, wie ich im Vorhergehenden beschrieben habe. Zwar habe ich stellenweise recht hübsche Bilder bekommen. Eine Gesamtdarstellung der Neuroglia habe ich jedoch nicht erhalten. Jedenfalls habe ich mich ganz sicher überzeugt, dass sich die Neuroglia in structureller Hinsicht bei diesen höheren Vertebraten ganz ebenso wie bei den niederen verhält.

#### Allgemeiner Theil.

Die im Vorstehenden dargelegten Beobachtungen über die Verhältnisse der Neuroglia bei den niederen Vertebraten müssen jetzt vom allgemeinen Gesichtspunkte betrachtet werden, wobei vor allem der Blick darauf zu richten ist, ob sich vielleicht etwas von Bedeutung für die allgemeine Lehre von der Neuroglia auskrystallisiren dürfte. Von zwei Gesichtspunkten sind die mitgetheilten Befunde lehrreich, nämlich in Betreff der Struktur der Neuroglia und hinsichtlich ihrer allgemeinen topographischen Vertheilung.

Wenn ich erstens die im Vorhergehenden dargelegten speciellen Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfasse, so habe ich gefunden, dass man im Rückenmark von *Amphioxus*, *Myxine*, *Acanthias* und den *Teleostiern* nach passender Fixirung und Eisenhämatoxylinfärbung ein Gewebe in seiner Gesamtheit ganz specifisch gefärbt erhält, welches Gewebe ich in Uebereinstimmung mit früheren Untersuchungen Neuroglia genannt habe. Dieses Gewebe besteht aus Zellen und Fasern, die jedoch in solcher Beziehung zu einander stehen, dass alle Fasern als Ausläufer der Zellen zu betrachten sind. In topographischer Hinsicht kann man die Elemente dieses Gewebes in zwei Kategorien eintheilen, nämlich in Ependymzellen und eigentliche Gliazellen. Jene sind

cylindrische Elemente, die den Centralkanal begrenzen und peripherwärts einen langen Ausläufer aussenden, welche Ausläufer bei den untersuchten Species bis an die Peripherie verlaufen, jedoch nicht diffus vertheilt sind, sondern zu regelmässigen Bündeln zusammentreten, die sich im Marke in bestimmten vertikalen Ebenen vertheilt zeigen. Die Gliazellen sind verästelte Zellelemente, die in der grauen resp. weissen Substanz belegen sind und ihre Ausläufer in verschiedenen Richtungen aussenden. In struktureller Hinsicht verhalten sich die Ependym- und Gliazellen ganz gleichartig, indem sie einen ungefärbten Zellkörper und gefärbte Ausläufer zeigen, die in sofern in Beziehung zu einander stehen, als die Ausläufer, wenn man sie in der Richtung gegen die Zelle verfolgt, entweder in einem bestimmten Abstand von der Zelle ihre Färbbarkeit verlieren, oder sich in gefärbte Fibrillen fortsetzen, die an der Peripherie der Zelle verlaufen und hier schliesslich endigen. Dieses letzterwähnte charakteristische Verhältniss lässt sich schon in aller Deutlichkeit bei den kleinen kegelförmigen Zellen an dem Centralkanal des Amphioxus demonstrieren, und man findet es dann typisch sowohl bei Myxine, wie bei den Teleostiern wieder.

Ich habe die hier in ihren allgemeinen Zügen beschriebenen Dinge stets ein Gewebe genannt, weil ich es für berechtigt halte, die Neuroglia als ein besonderes Gewebe anzusehen. In dieser Hinsicht weiche ich von vielen Vorgängern ab. Die meisten Autoren wollen nämlich nicht zugeben, dass die Neuroglia eine besondere Gewebeart ist, sondern behaupten, dass ihr Name nur ein Collectivname für eine besondere Gattung von Zellen, die Astrocyten, sei, die sich „in dem centralen Zellen- und Faserfilz“ (Lenhossék) finden. Ich fasse die Neuroglia als ein Gewebe auf und lege, wie ich jetzt näher darthun werde, ein besonderes Gewicht auf diese Auffassung. Meine Gründe hierzu sind folgende: das, was ich Neuroglia genannt habe, entspricht vollständig dem, was man gewöhnlich unter Gewebe versteht. So finden wir bei Oskar Hertwig, Die Zelle und Gewebe, Zweites Buch, folgende Definition des Gewebes: „Indem unsere Untersuchung somit von der Zelle, die im ersten Buch als Elementarorganismus betrachtet wurde, zu den in bestimmte Verbände eingetretenen Elementartheilen fortschreitet, erweitert sich die Zellenlehre zur Gewebelehre, welche den Gegenstand dieses

zweiten Buches bildet. Denn unter einem Gewebe verstehen wir eine Vielheit zu gemeinsamer Funktion zusammengeordneter Zellen.“ — Ich halte es für einen Irrthum, wenn man sich im Anschluss an die Golgibilder vorstellt, dass die Neuroglia nur eine Sammlung von verzweigten Zellen bildet, die hier und da zwischen den Nervenlementen eingesprengt sind. Das, was vielmehr gerade die Neuroglia charakterisirt, ist die Zusammenordnung der einzelnen Elementartheile — der Zellen und der Fasern — zu einem Ganzen mit einer besonderen, von derjenigen des eigentlichen Nervengewebes verschiedenen Funktion. Ich betrachte es also für eine richtige Auffassung besonders geboten, hervorzuheben, dass die Neuroglia ebenso gut wie das Nervengewebe, Muskelgewebe, Bindegewebe u. s. w. ein wirkliches und selbständiges Gewebe ist.

Die von mir untersuchte Neuroglia habe ich als aus Fasern und Zellen bestehend beschrieben. Vielleicht dürfte man die genannte Eintheilung der Elementartheile dieses Gewebes als formell unrichtig bezeichnen wollen, da ich ja ausdrücklich betont habe, dass alle diese Fasern Zellenausläufer und also keine selbständigen Bildungen sind. Gegen eine solche Einwendung muss ich betonen, dass ich das Wort Faser deshalb anwende, weil es mehr sagt als Zellenausläufer, und es angewendet werden muss, um zu bezeichnen, dass die Ausläufer sowohl morphologisch, wie auch physikalisch-chemisch von dem Zellkörper verschieden sind, was man schon aus der Verschiedenheit der Färbbarkeit der Ausläufer und der Zellkörper zu schliessen berechtigt ist.

Ich komme jetzt zur Vergleichung meiner Resultate mit den mit anderen Methoden erhaltenen und will in Zusammenhang damit meine allgemeine Ansicht von der Neuroglia im Verhältniss zu den Ansichten anderer Untersucher der Neuroglia darlegen. Von dem Material, das ich vermittelt meines Verfahrens untersucht habe, haben die Cyclostomen und Teleostier, wie schon hervorgehoben worden ist, eine gründliche Bearbeitung vermittelt der Golgi'schen Methode erfahren. Dieses fordert natürlich besonders dazu auf, meine Resultate mit den vermittelt der Golgi'schen Methode erhaltenen zu vergleichen. Wenn man die Bilder von der Neuroglia des Markes von Myxine, die von Nansen und Retzius geliefert worden sind, mit denjenigen vergleicht, die ich von demselben Gegenstand mittels meiner Methode erhalten habe, so wird man vielleicht beim ersten Anblicke

keine gemeinsamen Vergleichungspunkte finden, vielmehr glauben, dass es sich hier um verschiedene Dinge handele. Eine nähere Untersuchung lehrt aber bald, dass dieses nicht der Fall ist, sondern dass hier im Gegentheil dieselben Elemente vorliegen und der Unterschied nur dadurch hervorgerufen ist, dass in den dicken Golgi-Schnitten ganze Zellen in einzelnen Exemplaren zu sehen sind, während meine Präparate nur Theile von einer Menge Neurogliaelemente darbieten. Auch wird es deutlich, dass die Golgi'sche Methode bei Myxine nur eine gewisse Art der Neurogliaelemente imprägnirt, nämlich die Zellen, deren Zellkörper, in der grauen Substanz belegen, ihre Ausläufer in die weisse Substanz ausstrahlen lassen, und zwar auch nur diejenigen von diesen Zellen, deren Ausläufer sich durch ihr grobes Kaliber auszeichnen, bezeichnet sind. Die Färbung mit der Golgi'schen Methode ist also eine sehr unvollständige, und es wirkt diese Methode, wie ich schon oben betont habe, als eine ideelle Isolationsmethode, als welche sie die Zellelemente vorzüglich darstellt; ihr Fehler liegt darin, dass sie weder alle Zellformen — ich erinnere z. B. an die in der weissen Substanz belegenen Zellen und an die feinfaserige Glia an der Grenze der grauen Substanz — noch die Zellformen in ihrer Anordnung und gegenseitigen Beziehung darzustellen vermag. Aus natürlichen Gründen reicht die Methode nicht aus, um die eigenthümlichen Structurverhältnisse zu demonstrieren, die zwischen den Ausläufern und Zellkörpern bestehen.

Wenn ich zu den Teleostiern übergehe, so finde ich bei einer Vergleichung von Kolster's Befunden mit den meinigen, dass auch hier, wenschon die oben angegebenen Bemerkungen hier ihre Geltung haben, eine principielle Uebereinstimmung zu finden ist. So bin ich überzeugt, dass die zwei verschiedenen Gliaformationen, die ich gefunden und in meinen Präparaten als die feinfaserige und die grobfaserige beschrieben habe, mit Kolster's Astrocyten und Astroblasten übereinstimmen. Die von Kolster mittelst der Golgi-Methode dargestellten feinen Faserwerke, welche ohne Beziehung zu etwaigen Zellkörpern sind, haben mich natürlich ganz besonders dazu aufgefordert, in meinen Präparaten nach ähnlichen Bildern zu forschen. Aber ohne Erfolg. Freilich lässt sich aus natürlichen Gründen nicht jede Faser bis an ihren Zellkörper verfolgen, aber ich finde die

Gliazellkörper so gleichmässig in dem Spongipilem vertheilt und so reichlich mit Ausläufern versehen, dass ich nichts finde, was gegen die Annahme spräche, dass die anscheinend freien Fasern abgeschnittene lange Ausläufer von Zellen sind, die in anderen Ebenen als in der des betreffenden Schnittes liegen.

So viel über die Vergleichung meiner Resultate mit den vermittelt der Golgi'schen Methode gewonnenen. Am Anfange dieser Abhandlung habe ich den Satz ausgesprochen, dass eine Untersuchung der Neuroglia in unserer Zeit von den Ergebnissen auszugehen habe, die man nicht nur mit der Golgi'schen, sondern auch mit der Weigert'schen Methode gewonnen hat. Ich komme also jetzt zur Vergleichung meiner Ergebnisse mit den mittelst der letztgenannten Methode erhaltenen Resultate. Hier begegne ich aber viel grösseren Schwierigkeiten. Denn einerseits ist es bisher nicht gelungen, die Methode von Weigert an anderem Material als an menschlichem zu verwerthen — bestimmte Angaben über einen negativen Erfolg bei dem Rückenmark der Teleostier liegen aus der Feder Kolster's vor — und andererseits bin ich überzeugt, dass die von mir beschriebenen Strukturverhältnisse auch bei den Säugethieren gelten; menschliches Material habe ich jedoch nicht untersucht. Man könnte also gegen eine derartige Vergleichung einwenden, dass sie keinen Sinn habe, da die Vergleichsobjekte nicht dieselben, sondern verschiedene seien. In Anbetracht der principiellen Uebereinstimmung, die sich ja überall im Thierreich auch in Hinsicht auf die Gewebeformationen findet, wage ich aber gleichwohl eine solche Untersuchung vorzunehmen.

In der wichtigen Principfrage von dem Verhältniss zwischen den Gliazellen und den Gliafasern stimme ich, wie ja aus dem Vorhergehenden deutlich hervorgeht, nicht mit Weigert überein, indem ich überall einen Zusammenhang zwischen den Zellen und den Fasern und also keine selbständigen Faser annehme. Es war nicht leicht, in dieser wichtigen Frage eine bestimmte Stellung einzunehmen. Oft, besonders bei der Beurtheilung gewisser Neurogliaformationen in dem Marke von Myxine, umfasste ich lange Zeit die Weigert'sche Ansicht, dass wir es hier nur mit freien Fasern zu thun haben. Eine nähere Untersuchung liess mich aber stets charakteristische Verbindungen in genügender

Zahl finden, um es wagen zu können, einen Zusammenhang zwischen den Zellen und den Fasern im allgemeinen zu postuliren.

Die Bilder, von denen Weigert in seiner Abhandlung spricht, in denen man die Fasern gerade oder in sanftem Bogen an den Zellen vorbeilaufen sieht, habe ich, wie aus der speciellen Beschreibung hervorgeht, sowohl bei Myxine, wie bei den Telostiern oft beobachtet. Ja, schon bei Amphioxus lagen ja die Verhältnisse principiell ähnlich vor, indem die gefärbten Ausläufer an der Peripherie der kleinen kegelförmigen Zellen blind auslaufen. Aber gerade an diesem Objekt ging ja eben deutlich hervor, dass die Fasern in sehr naher Beziehung zu den Zellkörpern stehen und dass man daher nicht von selbständigen Fasern in der Meinung wie beim Bindegewebe sprechen kann.

Stehe ich also in dem Punkte, der den Zusammenhang zwischen den Fasern und den Zellen betrifft, nicht auf der Seite Weigert's, so muss ich aber doch mit ihm den wichtigen Unterschied betonen, der sowohl in morphologischer Hinsicht, wie in chemisch-physikalischer Beziehung zwischen den Fasern und Zellkörpern besteht und eine typische Differenzirung derselben darstellt, welche Differenzirung eben die meist charakteristische Eigenthümlichkeit der Neuroglia ist. Es scheint mir, als ob die Anhänger der Golgi'schen Methode dieses Characteristicum nicht genügend berücksichtigten.

Dieses führt mich auf die Kritik, die in der Litteratur der Weigert'schen Ansicht über die Neuroglia zu Theil geworden ist.

Nach Lenhossék<sup>1)</sup> ist die Auffassung Weigert's aus einer unvollkommenen Färbung hervorgegangen. Durch die Weigert'sche Methode färben sich nur die Ausläufer, während die Zellkörper ungefärbt verbleiben. Lenhossék erklärt die Bilder, die Weigert für seine Ansicht besonders hervorgezogen hat und in denen die Gliafasern über die Zellkörper hinwegziehen, so, dass es sich hier um Ausläufer anderer Astrocyten handelt, die die naheliegenden Zellkörper umflechten.

Kölliker spricht in seinem Handbuch der Gewebelehre im Anschluss an eine kritische Beurtheilung der Untersuchung Ranvier-Weigert's eine Ansicht über die Neurogliazellen aus, die hier nicht stillschweigend übergangen werden darf. Er hebt nämlich her-

---

1) Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin, 1895.

vor, dass es vielleicht nicht ganz richtig ist, die Golgi'schen Zellen einfach als sternförmige Zellen aufzufassen. „Eine Prüfung vieler Golgi'schen Zellen ergibt, dass dieselben sehr häufig wie aus zwei Theilen bestehen, einem Zellenkörper und einer demselben einseitig ansitzenden Platte, von welcher die Ausläufer abgehen.“ „Gestützt auf diese Thatsachen, möchte ich nun die Hypothese aufstellen, dass die Golgi'schen Zellen aus einem Theile ihres Protoplasma einseitig eine mit Ausläufern versehene Platte erzeugen, welche anfänglich und so lange die Ausläufer noch sich verlängern, mit dem kernhaltigen Theile des Zellenprotoplasma innig und unmittelbar zusammenhängt, später jedoch in vielen Fällen eine andere Dichtigkeit und vielleicht auch eine etwas abweichende chemische Konstitution gewinnt und von diesem Zeitpunkte an unter gewissen Umständen von dem Zellkörper sich trennen lässt.“

Reinke<sup>1)</sup> hat in einer kritischen Erörterung versucht, die verschiedenen Ansichten, die zwischen den Anhängern der Golgi'schen Methode und denen der Weigert'schen bestehen, zu vereinigen. Nach ihm besteht die Neuroglia aus Zellen und aus Fibrillen. Jene haben zahlreiche verästelte protoplasmatische Fortsätze und lassen sich mittelst der Golgi'schen Methode darstellen. Die Fibrillen sind morphologisch, physikalisch und chemisch von den Zellen verschieden, liegen in und an denselben, können sich aber auch vom Zellenleib emancipiren und ganz selbständig verlaufen. Sie lassen sich mittelst der Weigert'schen Methode darstellen. Hier liegt also ein wahrer Compromiss der verschiedenen Ansichten vor.

Robertson<sup>2)</sup> opponirt sich sehr bestimmt gegen die Ansicht Weigert's und huldigt der älteren Ansicht von einem reinen cellulären Bau der Neuroglia. Namentlich kritisirt er eingehend den Befund Weigert's, nach welchem die Gliafaser die Zelle bogenförmig passirt. Er erklärt diese Bilder so, dass der ungefärbte Zellkörper eine dünne, gefärbte Membran besitzt, die unter dem schrumpfenden Einfluss der Härtungsflüssigkeit Runzeln bildet, welche die gefärbten Uebergänge zwischen den Fasern darstellen.

---

1) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 50. 1897.

2) Journal of Mental Science Bd. 43. 1897.

Van Gehuchten kritisiert ausführlich in seiner Anatomie du Système nerveux de l'homme die Ansicht Weigert's über die Struktur der Neuroglia. Nach ihm handelt es sich um gefärbte Ausläufer und ungefärbte Zellkörper, die zwar chemisch, aber nicht morphologisch von einander unterschieden worden sind. Dieselben stehen vielmehr in sehr intimer Verbindung mit einander. Sie verhalten sich zu einander, wie die Zellmembran zum Zellkörper bei den Pflanzenzellen oder wie die Ausläufer der Nervenzellen zu deren Körper.

Held<sup>1)</sup> theilt interessante Beobachtungen über die Neuroglia mit, die nach gewissen, nicht näher angegebenen Fixierungen und Färbungen mit Eisenhämatoxylin und Erythrosin-Methylenblaudoppelfärbung bei Säugethieren (Kalb, Kaninchen) gemacht sind. In solchen Präparaten erscheinen die Neurogliafasern von der Protoplasmamasse der Neurogliazellen different. Eine nähere Untersuchung zeigt aber, dass die anscheinend selbständigen Fasern in fester Fügung mit dem Maschenwerk der Zelle verbunden sind. „In vielen Fällen kommt ausserdem als Besonderes noch hinzu, dass eine Anzahl convergirender Fäden dieses „Spongioplasma“ der Neurogliazelle sich zu einer stärkeren, anscheinend soliden und einheitlichen Faser zusammenfügt, welche dann in weiterer Entfernung von der Zelle alle jene Besonderheiten zeigt, welche einer selbständigen Faser zugeschrieben worden sind.“

Wenn sich meine bei den niederen Vertebraten gemachten Befunde mit den obengenannten theilweise von einander verschiedenen Anschauungen vergleiche, so stimmen sie mit den Ansichten Kölliker's überein, nur dass ich immer einen Zusammenhang zwischen den Zellen und Fasern annehme. Kölliker's Scharfblick scheint schon an ungefärbten Präparaten das gesehen zu haben, was für die Neuroglia am meisten charakteristisch ist, nämlich die eigenthümliche Differenzirung, die zwischen den Gliafasern und Gliazellen besteht. Auch die Anschauungen, die von van Gehuchten und Held ausgesprochen worden sind, bieten viele Vergleichungspunkte mit den von mir erhaltenen Ergebnissen dar.

Nur gegen van Gehuchten muss ich hervorheben, dass

---

2) Archiv f. Anatomie, Jahrg. 1897. Suppl.-Band.

es sich nicht nur um eine chemisch-physikalische Verschiedenheit zwischen den Gliafasern und den Gliazellen handelt, sondern dass hier auch eine morphologische Differenz vorliegt. Darum ist die Vergleichung mit der Zellmembran sehr zutreffend, die Vergleichung mit den Nervenzellen und Nervenfasern aber nicht richtig, da, so viel meine Beobachtungen lehren, gewissermaassen so zu sagen eine bestimmte Grenze zwischen den Gliazellen und Gliafasern besteht.

Für die Ansicht Reinke's sprechen meine Präparate nicht. Hier muss aber hervorgehoben werden, dass unsere Objekte ja ganz verschieden waren, indem Reinke nur die weisse Substanz im menschlichen Rückenmark untersucht hat. Jedenfalls habe ich mit der von mir angewandten Methode keinen Unterschied zwischen Zellen mit protoplasmischen Ausläufern und davon verschiedenen Fibrillen gefunden. — Ebenso kann ich Robertson's Urtheil über die Weigert'schen Bilder nicht bestimmen. Es handelt sich hier nicht um eine besondere, gefärbte Membran der Gliazellen, in die sich gefärbte Ausläufer fortsetzen. Diese Ausläufer gehen ganz sicher, wie dieses die groben Gliafasern bei den Teleostiern besonders schön zeigen, in distinkte feine, in der Peripherie der Zellen verlaufende Fasern oder, wenn man so will, Fibrillen über.

---

Die Auffassung der Neuroglia als Gewebeart, eine Frage, die natürlich in dem intimsten Connex mit der Struktur der Neuroglia steht — hat im Laufe der Zeit gewechselt. Die Golgi'sche Methode hat hierbei eine wichtige Rolle gespielt, indem durch die mit ihr erhaltenen Ergebnisse definitiv festgestellt worden ist, dass die Neuroglia ectodermalen Ursprunges ist. In seinem grossen Werke liefert Weigert im Abschnitt: Besprechung der histogenetischen Stellung der Neuroglia eine vorzügliche Darstellung der verschiedenen Auffassungen der Neuroglia von diesem Gesichtspunkte. Nach seiner Ansicht unterliegt es keinem Zweifel, dass die Neuroglia ectodermalen Ursprunges ist. Die His'sche Ansicht, dass das Stützgewebe des Centralnervensystems doppelten Ursprunges sei, nämlich theils aus den aus der Medullarplatte stammenden Spongioblasten, theils aus den vom Mesoderm herrührenden Deiters'schen Zellen bestehe, weist er als unbegründet zurück. Da nun

die Neuroglia nach Weigert's Untersuchungen histologisch in voll entwickeltem Zustande den Bau einer typischen Binde-substanz darbietet, so liegt hierin, nach Weigert, ein Paradoxon, das bei unserer gegenwärtigen Kenntniss von der Neuroglia nicht auszugleichen ist: ectodermaler Ursprung — bindege-webiger Bau! Das letzte Wort in dieser Angelegenheit ist nach Weigert aber noch nicht gesprochen. Weitere embryologische Untersuchungen, auf diesen Punkt gerichtet, sind darum abzu-warten.

Wie oben näher ausgeführt ist, huldige ich im Allgemeinen der Ansicht, dass die Gliafasern sowohl morphologisch, wie phy-sikalisch-chemisch als Differenzirungsprodukte der Gliazellen zu be-trachten sind. Auch der ectodermale Ursprung muss natürlich als sichergestellt betrachtet werden.

Die Ansicht über die Neuroglia als Gewebeart, der ich huldige, ist die, dass die Neuroglia einen Uebergang zwischen dem rein epithelialen Gewebe und dem Bindegewebe bildet. Sie bietet nach meiner Ansicht Ver-gleichungspunkte in beiden Richtungen dar. Einestheils hat man ja in der Epidermis Fasern von eigenthümlichem Aussehen (Herx-heimer, Kromayer) nachgewiesen, die nichts anderes als lange Ausläufer der Zellen sind. Anderentheils kann man im embryonalen Bindegewebe nach passender Fixirung und Eisenhämatoxylin-Färbung Bilder erhalten, die in morphologi-scher Hinsicht der Neuroglia sehr ähnlich sind. So habe ich in der Zahnpulpa eines jüngeren Individuums nach Fixirung in Formol-Bichromatlösung und Eisenhämatoxylinfärbung schöne, ver-zweigte Zellen gefunden, deren Ausläufer einen dichten Filz von umspinnenden Fasern darstellten, welche Fasern intensiv gefärbt waren, während die Zellkörper ungefärbt hervortraten. Die Aus-läufer setzten sich in soche Fibrillen fort, die an oder in dem Zellkörper verliefen und dann in einen anderen Ausläufer aus-strahlen. Ich betrachte diese Befunde als mit denen identisch, die Flemming<sup>1)</sup> bei seinen Untersuchungen der Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugethieren gemacht hat. Ich werde bei einer künftigen Unter-suchung auf diese Befunde näher eingehen. — Die richtige Auf-

---

1) Archiv f. Anatomie. 1897.

fassung der Neuroglia erhält man erst dann, wenn man von der so tief im Bewusstsein wurzelnden Specificität der Gewebe abkommt, die besonders von den Pathologen so zäh umfasst wird. Wenn man aber von diesem Specificitäts-Dogma abgeht und die Differenzierungsprocessé der Gewebe als durch die Arbeitsteilung hervorgerufen betrachtet, der die ursprünglich gleichwerthigen Zellen an ihren besonderen Stellen in besonderen Richtungen unterworfen sind, eine Lehre, die namentlich von Oskar Hertwig in seiner „Zelle und Gewebe“ entwickelt worden ist, verliert das Aussehen der Neuroglia und ihr ectodermales Entstehen jedes Paradoxon. Die Lage der Zellen im Centralnervensystem ist weder die gebundene, die ihre Stammesgenossen in dem Hornblatt charakterisirt, noch die freie, welche die aus dem epithelialen Verband gelösten Bindegewebszellen besitzen. Der epitheliale Verband ist zwar bei den meisten Zellen verloren gegangen — nur bei den Ependymzellen findet er sich noch —, doch ist die Freiheit der Stützzellen nicht so gross, wie bei den Bindegewebszellen, und die stützende Funktion erhält ihren Ausdruck in der Hervorbringung der Stützfasern, die aus dieser Ursache im Zusammenhang mit den Zellen bleiben und denen keine Selbständigkeit wie den Fasern der Bindegewebe zukommt.

Was die Funktion der Neuroglia betrifft, so kann ich nur denen beistimmen, die in ihr ein typisches Stützgewebe sehen. Die Hypothese von Ramon y Cayal, nach der die Gliazellen Contractilität besitzen und in ihrer Gesamtheit einen veränderlichen Isolirungsapparat der Nervenströme darstellen, findet in meinen Untersuchungen keine Stütze. Ich will in ihnen sogar einen, wie mir scheint, sprechenden Beweis gegen diese Lehre sehen. Wie oben aus den speciellen Beschreibungen hervorgeht, habe ich bei Myxine gefunden, dass die Glia-Ausläufer entweder an der Peripherie, oder im Innern des Markes mit kleinen kegelförmigen Füßen endigen und sich dort befestigen. Dass diese Ausläufer nicht kontraktile sind, muss als ein Axiom angesehen werden, denn ihre festen Beziehungen zu der Umgebung hindern jede Veränderung in ihrer Lage. Weiter machen die Neurogliafasern mehr den Eindruck von etwas Starrem, Unbeweglichem, als von kontraktilen Fibrillen.

Der Eindruck, den man durch das Studium der Glia namentlich bei Myxine von der Funktion der Neuroglia erhält, ist das

von einem starren, unbeweglichen Gerüstwerke, dessen Theile einestheils in Uebereinstimmung mit den gröberer mechanischen Beanspruchungen des Bauverhältnisses des Markes angeordnet sind, anderentheils das Stützwerk der feineren Nerven-elemente bilden. Man kann die Rolle der Neuroglia am besten bezeichnen, wenn man sagt: sie bildet das Skelett des Nervensystems.

Diese Anschauung geht vor allem aus der Anordnung und topographischen Vertheilung der Neuroglia hervor. Dass sich hierin eine grosse Regelmässigkeit kund giebt, dafür sprechen ja die oben mitgetheilten speciellen Beschreibungen genügend. Ich kann darum Weigert nur beistimmen, wenn er sagt, „dass die Raumauffüllung, die der Neuroglia unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen obliegt, nicht in regelloser Weise vor sich geht.“ Dagegen glaube ich, dass hier nicht so einfache Verhältnisse wie bei den Binde-substanzen vorliegen, wo die statistischen Gesetze, z. B. die Anordnung der normalen Knochenbälkchen, schon festgestellt sind. Zwar wäre es möglich, dass für das Ependymgerüst ähnliche Regeln aufgestellt werden können. Bei der eigentlichen Glia aber sind die Verhältnisse viel complicirter. Ein Punkt in der Anordnung, der hier besonders hervorgehoben werden muss, ist die überraschende Uebereinstimmung, die bei Myxine zwischen der Neuroglia und dem Nervengewebe besteht. Vielleicht werden weitere, besonders auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen neue Aufschlüsse bringen.

#### Erklärung der Abbildungen auf Tafel II—V.

- Fig. 1. Amphioxus. Frontalschnitt durch das Rückenmark. Man sieht die zahlreichen den Centralkanal begrenzenden Ependymzellen, die Ependymbalken, und die diffus im Marke sich vertheilenden Ependymfasern. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 6.
- Fig. 2. Amphioxus. Querschnitt durch das Rückenmark. Apoch. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 3. Amphioxus. Zwei Ependymzellen, welche das Verhältniss zwischen den Zellkörpern und den Ausläufern demonstrieren. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 4. Amphioxus. Der Querschnitt des Rückenmarkes zeigt die Gegend des Nerven-Austrittes mit den darin verlaufenden Gliafasern, welche von besonderen Gliazellen entspringen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 5. Myxine. Querschnitt des Rückenmarkes. Uebersichtsbild. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 4.

- Fig. 6. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt. Man sieht die zu den lateralen Bündeln konvergierenden Ependymfasern und die centrale Gliamasse. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 7. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt. Laterale und longitudinale Ependymbündel. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 8. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Der Schnitt ist so gefallen, dass man sowohl ein dorsales und ein ventrales, wie ein laterales Ependymbündel sieht. Apochr. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 6.
- Fig. 9. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Die Gegend um den Centralkanal. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 10. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Der Centralkanal mit umgebenden Ependymzellen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 11. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Man sieht die Spitze der grauen Hörner, welche von dicht gepackten Gliazellen ausgefüllt sind. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 12. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt durch den äusseren Theil der grauen Substanz mit der transversalen Anordnung von Glia- und Nervelementen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 13. Myxine. Rückenm. Quersch. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 14. Myxine. Rückenmark. Sagittalschnitt in der Nähe des Centralkanales. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 15. *Acanthias vulgaris*. Rückenmark. Querschnitt. Obj. C. Oc. 4.
- Fig. 16. *Acanthias*. Rückenmark. Querschnitt. Graue Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 17. *Acanthias*. Rückenmark. Querschnitt. Weisse Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 18. *Acanthias*. Theilung der Gliafaser. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 19, 20, 21. *Acanthias*. Gliazellen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 22. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Hinteres Ependymseptum. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 23. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Centrale graue Substanz. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 24. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Dichter Gliafilz in der grauen Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 25. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Grobe Glia. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.
- Fig. 26. Teleostier. Rückenmark. Querschnitt. Weisse Substanz. Vorderstrang. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 27. Teleostier. Rückenmark. Längsschnitt der weissen Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.
- Fig. 28. Teleostier. Rückenmark. Graue Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.