

Aus dem Hirnpathologischen Institut der Deutschen Forschungsanstalt
für Psychiatrie, Max-Planck-Institut, München (Direktor Prof. Dr. W. SCHOLZ)

Elektronenoptische Untersuchungen über die Feinstruktur des Plexus myentericus (Auerbach) im Colon des Meerschweinchens (*Cavia cobaya*)*

Von

H. HAGER und W. L. TAFURI**

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. März 1959)

In der Histologie des peripheren vegetativen Nervensystems blieben bis in jüngster Zeit grundlegende Probleme, wie z. B. das der interganglionären synaptischen Beziehungen und der peripheren Innervation unklar, obgleich eine Fülle von Befunden an verschiedensten Anteilen des vegetativen Nervensystems vorlag. Die intramuralen nervösen Darmplexus weisen eine besonders übersichtliche Strukturordnung auf. Dennoch war ihre histologische Bearbeitung lange lückenhaft.

AUERBACH hatte 1864 die Grundanordnung der intramuralen Plexus beschrieben. Einzelheiten des feingeweblichen Baues wurden durch CAJAL (1893), DOGIEL (1895, 1899), HILL (1927), SCHABADASCH (1930), STÖHR (1934, 1957), PATZELT (1936) bekannt. Weitere histologische Befunde, zum Teil auch in quantitativer Form auf Grund von Zellzählungen, wurden von IRWIN (1931), MATSUO (1933) und OHKUBO (1937) erhoben. TAFURI (1957), TAFURI u. A. CAMPOS (1958) zogen statistische Methoden heran, um am Auerbachschen Plexus des Meerschweinchens und der Maus zu gesicherten Ergebnissen über die Zahl der Ganglien und der in ihnen enthaltenen Nervenzellen zu gelangen. Schließlich wurde der Plexus myentericus des Meerschweinchens mit einer Reihe histochemischer Methoden zum Nachweis von Lipoiden, Lipoproteiden und Enzymen untersucht (TAFURI).

Die mit Hilfe histologischer Methoden und der Auflösung des Lichtmikroskops am Auerbachschen Plexus erhobenen Befunde gaben über wichtige Grundfragen der strukturellen Organisation dieses vegetativ-nervösen Apparates keine völlige Aufklärung. So blieben folgende Probleme noch größtenteils offen: Synaptische Beziehungen, neuronale und syncytiale Grundorganisation, filamentöse oder axonale Natur feinsten Nervenfasern, Anordnung der intraganglionären interstitiellen Elemente, Innervation der glatten Muskulatur, cytologische Besonderheiten der cellulären Elemente, Grundorganisation der Kapseln, Beziehung der Ganglien zum Gefäßsystem. Es lag nahe, die hohe Auflösungsfähigkeit

* Mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

** Stipendiat der Rockefeller-Foundation. Gegenwärtige Anschrift: Anatomisch Pathologisches Institut (Prof. L. BOGLIOLO) der Universität von Minas Gerais in Belo Horizonte, Brasilien.

des Elektronenmikroskops heranzuziehen, um die feineren Strukturverhältnisse des Plexus myentericus zu untersuchen. TAXI (1958) hat in jüngster Zeit am Auerbachschen Plexus des Spitzmausdarmes die synaptischen Beziehungen sowie die feinstrukturellen Besonderheiten der die Nervenzellen umgebenden Gliocyten elektronenoptisch untersucht. Weiter bemühte er sich um die Kennzeichnung der Merkmale der sogenannten interstitiellen Zellen CAJALS. Wir haben den Plexus myentericus des Meerschweinchens im cranialen Drittel des Dickdarms (Colon) untersucht. Vorhergehende histologische und quantitativ-statistische Untersuchungen (TAFURI 1957) beim gleichen Tier hatten ergeben, daß im Dickdarm die Ganglien größer sind und zahlreichere Nervenzellen enthalten. Deshalb erschien uns die Wahl dieses Darmabschnittes vorteilhaft.

Material und Methode

Untersucht wurde der Plexus myentericus von 8 männlichen Meerschweinchen (*Cavia cobaya*). Die Gewichte der Tiere waren annähernd 400 g. 7 Tiere wurden durch Genickbruch getötet, 1 Tier wurde mit Äther narkotisiert. Nach sofortiger Eröffnung der Bauchhöhle wurde ein etwa 3 cm langes Stück des Colon entnommen, entlang des Mesenterialansatzes eröffnet und in $\frac{1}{2}\%$ iger gepufferter Osmiumtetroxydlösung kurz gewaschen. Die Darmabschnitte wurden mit Hilfe von Stecknadeln in gekühlter 1% iger gepufferter Osmiumtetroxydlösung mit der Schleimhaut nach oben auf Pappe ausgebreitet (TAFURI 1957). Sodann wurden Stückchen von höchstens 2×3 mm Größe in Schälchen mit Osmiumsäurelösung gebracht. Es wurden dann folgende Präparationen durchgeführt:

1. Abschaben von Mucosa, Submucosa und Muscularis interna. Der Plexus myentericus verblieb auf der Muscularis externa.
2. Abschaben von Mucosa und Submucosa. Es verblieb Muscularis interna, Plexus myentericus und Muscularis externa.
3. Fixierung der gesamten Darmschichten in toto.

Zur Fixierung wurde gekühlte 1% ige Osmiumtetroxydlösung benutzt, die nach PALADE (1952) mit einem Veronalacetat-Puffer auf ein pH von 7,4 eingestellt war. Die Dauer der Fixierung bei $+2^\circ$ bis $+4^\circ C$ betrug 2 und 4 Std. Ausgewaschen wurde 1 Std in Leitungswasser. Es erfolgte sodann Entwässerung in der aufsteigenden Alkoholreihe und Durchtränkung mit einem Gemisch von Butyl- und Methylmetacrylat (9:1). Bei Verbringung der Objekte in mit dem Gemisch gefüllte Gelatine-kapseln wurde die Darmwand parallel zur Kapsellängsachse ausgerichtet. Die Polymerisation erfolgt bei $55^\circ C$ im Wärmeschränk. Besondere Sorgfalt wurde auf die exakte Lokalisation der Ganglien beim Zuschneiden kleiner vierseitiger Objekt-pyramiden verwandt; das erfolgte durch ständige Kontrolle dünner Handschnitte unter dem Phasenkontrastmikroskop. Die am Ultramikrotom nach PORTER-BLUM mit Glasmessern hergestellten Dünnschnitte wurden nach Streckung auf Elektrolitkupfernetze, die mit Formvarfolien versehen wurden, aufgenommen. Die Aufnahmen wurden an einem Siemens-Elektronenmikroskop Typ UM 100 bei einer Strahlspannung von 60 KV angefertigt; das Instrument befindet sich im II. Physikalischen Institut der Universität München¹.

¹ Herr Professor ROLLWAGEN hat uns freundlicherweise das Arbeiten an dem Instrument seines Institutes ermöglicht; wir dürfen ihm auch an dieser Stelle herzlich dafür danken.

Befunde

Im Übersichtsbild bei schwacher elektronenoptischer Vergrößerung stellen sich bei unserer Methodik meist Anschnitte der parallel zu ihrer Längsachse getroffenen Ganglien dar. Während im Lichtmikroskop die Kontur der Ganglien meist durch die färberisch dargestellten Zellelemente gegeben ist, läßt sich elektronenoptisch eine scharfe regelmäßige

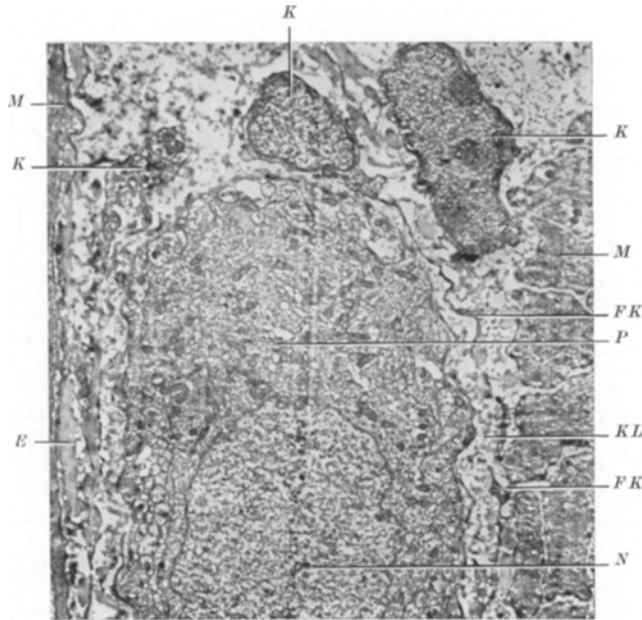


Abb. 1. Ganglion. Übersicht. *N* Kern, *P* Pericaryon einer großen Nervenzelle, *K* Kapselzelle (Fibrocyt), *FK* protoplasmatische Fortsätze von Kapselzellen, *E* Anschnitte von elastischen Fasern, *KL* Kollagenfibrillen, *M* glatte Muskelzellen. 3600: 1

Abgrenzung gegen die Kapsel erkennen (Abb. 1, 2, 3). Der Raum, in dem sich die die Kapsel bildenden Strukturen finden, hat eine Breite von 2–13 μ und steht mit den schmälere, im Lichtmikroskop meist nicht mehr nachweisbaren interstitiellen Räumen zwischen den Zellmembranen der glatten Muskelzellen in Verbindung (Abb. 1 u. 3). Die feineren Strukturverhältnisse der Kapsel werden unten eingehender beschrieben. Im Ganglion selbst treten große Nervenzellen hervor, deren Pericarya weite Bereiche bis zu 50 μ Durchmesser einnehmen. Daneben finden sich kleinere, noch näher zu differenzierende Zellelemente (Abb. 1, 2). Schon bei schwacher elektronenoptischer Auflösung ist erkennbar, daß die Pericarya der Zellen in ein nahezu lückenloses Gefüge von Fasern, das als mosaikartiges Muster von Anschnittprofilen erscheint, eingebettet sind (Abb. 2 u. 3). Blutgefäße sind innerhalb der Ganglien nicht

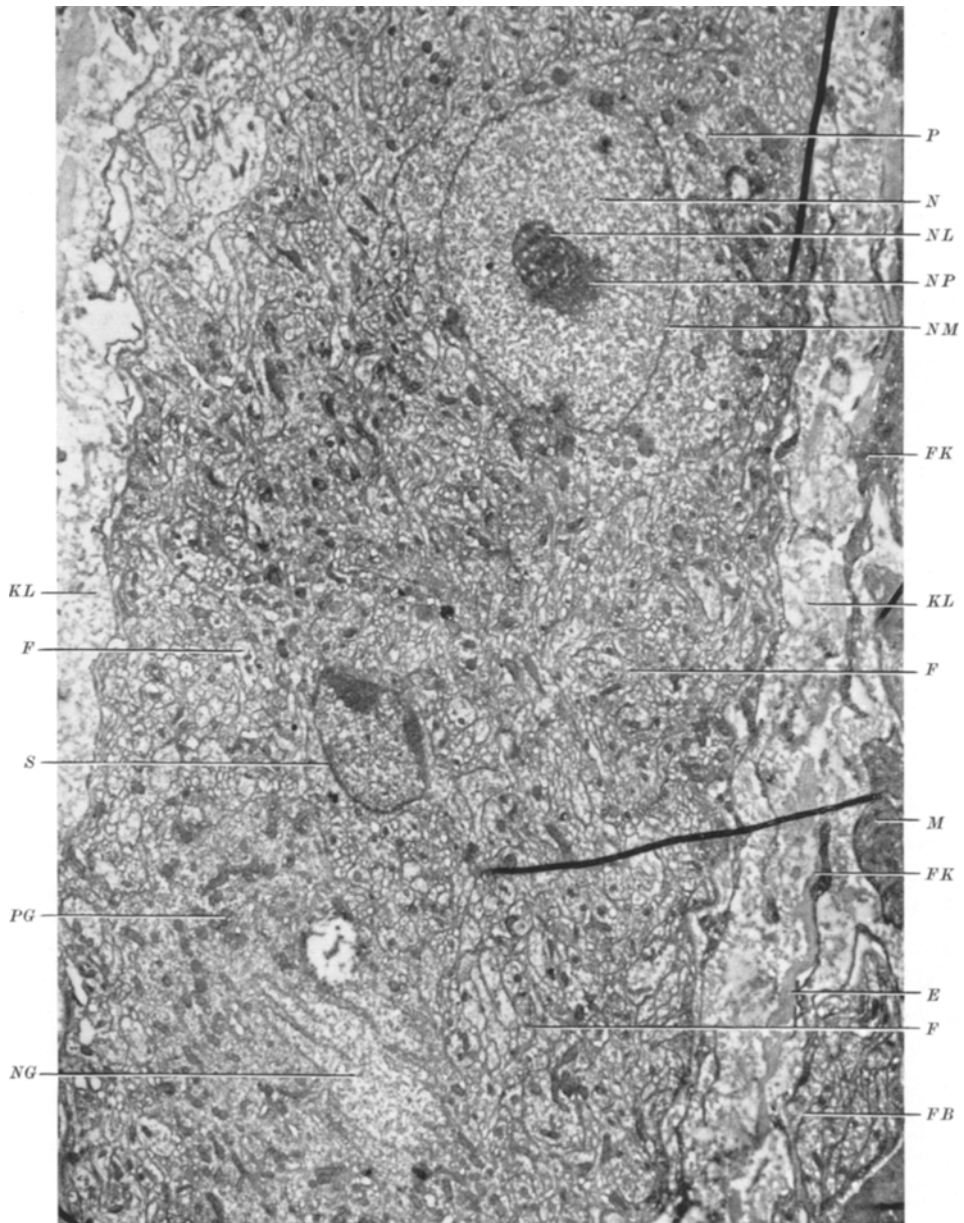


Abb. 2. Ganglion. Übersicht. *N* Kern einer kleinen Nervenzelle, die einen von kleinen Vacuolen durchsetzten Nucleolus (*NL*) enthält, dem ein paranucleäres Körperchen (*NP*) anliegt. *NM* Kernmembran, *P* Pericaryon der kleinen Nervenzelle, das reichlich Mitochondrien enthält. Im Pericaryon einer großen Nervenzelle (*PG*) findet sich ein buchtenreicher Kernanschnitt (*NG*); *S* Schwannsche Zelle, *F* mosaikartig dichtes Gefüge von Nervenfasern und Zellfortsatzanschnitten, *FB* extraganglionäres Nervenfaserbündel, *FK* protoplasmatische Fortsätze von Kapselzellen, *E* Anschnitte von elastischen Fasern, *KL* Kollagenfibrillen, *M* glatte Muskelzellen. 36000 : 1

nachzuweisen, sie finden sich nur im Kapselraum. Ein mesenchymales zelligfaseriges Interstitium ist ebenfalls nicht erkennbar.

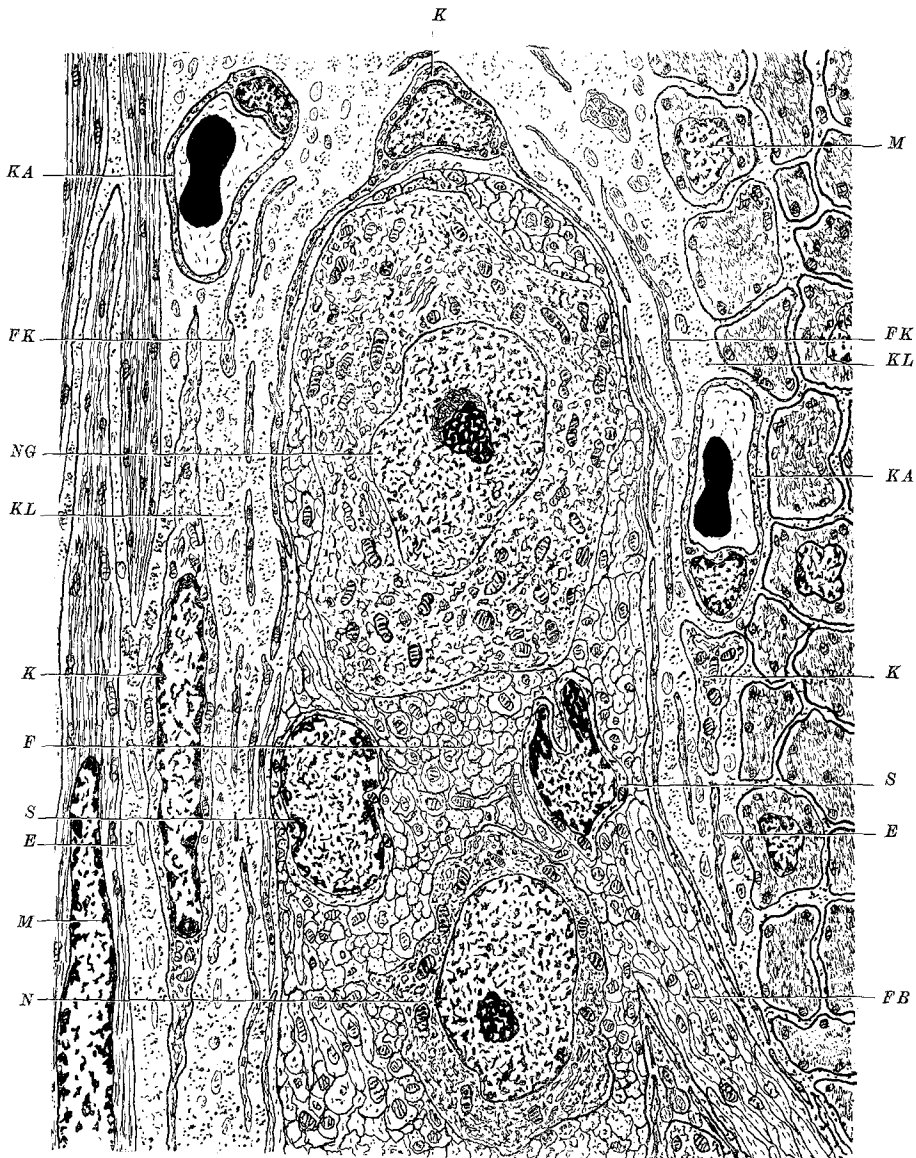


Abb. 3. Übersicht über die Struktur des Ganglions und des Kapselraumes (halbschematische Zeichnung). NG Kern und Pericaryon einer großen Nervenzelle, N Kern und Pericaryon einer kleinen Nervenzelle, FK Fortsätze von Kapselzellen, S Schwannsche Zelle, F mosaikartig dichtes Gefüge von Zellfortsätzen und Nervenfasern, FB vom Ganglion abgehender Faserstrang, K Kapselzellen (Fibrocyten), KL Kollagenfibrillen, E elastische Fasern, KA Capillare, M glatte Muskelzellen

Die Kerne der *großen intraganglionären Nervenzellen* erscheinen in der Regel rund, ungelappt, zeigen aber gelegentlich tiefere Buchten, in die

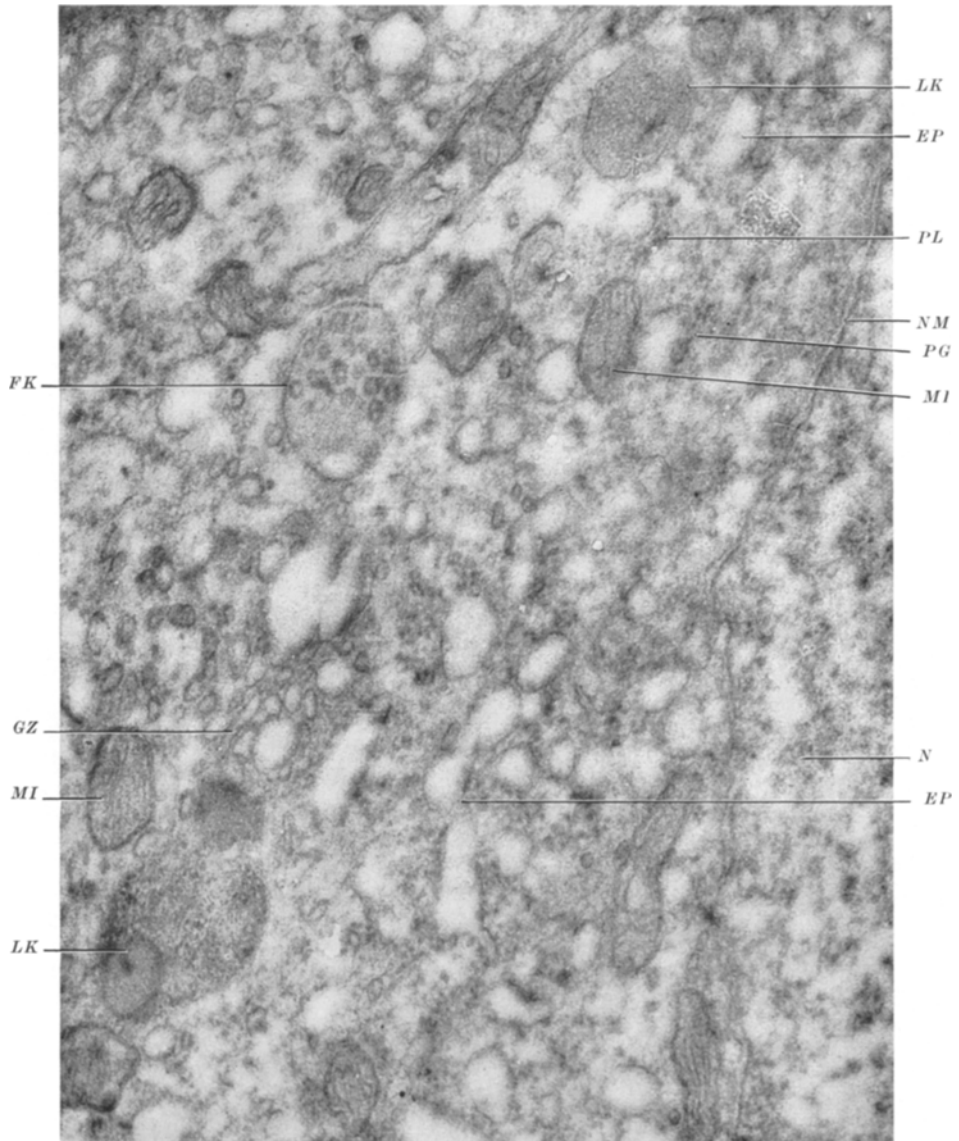


Abb.4. Segment aus Kern und Pericaryon einer großen Nervenzelle. *N* Kern, *NM* Kernmembran, *EP* Vacuolen und Tubuli des Endoplasmareticulums, *PL* Palade-Granula, *MI* Mitochondrien, *GZ* Golgikomplex, *FK* membranbegrenztes Körperchen, das Bläschen enthält (vesiculated body), *LK* zum Teil membranbegrenzte Einlagerungen dichter osmophiler Substanzen („Lipochondrien“, „Liposomen“), *PG* Pericaryon einer großen Nervenzelle. 42200 : 1

sich schmale Zungen des Pericaryons einstülpen (Abb. 1, 2). Die Durchmesser liegen im Bereich von 25–30 μ . Der Kerninhalt stellt sich in Form regelmäßig feinflockig verteilter osmophiler Substanzen dar (Abb. 2 u. 4). Gelegentlich finden sich randständig angeordnet Brocken dichterem Materials. In einer Schnittebene sind höchstens zwei Kernkörperchen anzutreffen. Ihr Feinbau weicht nicht von dem in anderen Nervenzellen ab. Sie setzen sich aus dicht gepacktem, jedoch nicht homogenem, stark osmophilem Material zusammen (Abb. 2 u. 5). Die Strukturanordnung ist als fädig beschrieben worden (HORSTMANN u. KNOOP 1957). Häufig sind die Kernkörperchen von zahlreichen, unscharf begrenzten Vacuolen (Durchmesser etwa 1500–220 Å) durchsetzt (Abb. 2). In ihnen sind keine kontrastierenden Substanzen nachweisbar. Nicht selten trifft man auf kappenförmig dem Nucleolus anliegende Stoffansammlungen, die sich auf Grund ihres kleineren Kontrastes und ihrer geringeren Dichte vom Nucleolarmaterial, nicht aber von den kontrastierten Bestandteilen des Caryoplasmas abgrenzen lassen (Abb. 2). Die Kernmembran zeigt die bei tierischen Zellen bekannte Grundanordnung (Abb. 4 u. 14). Umschlag und Übergang der äußeren Kernmembran in die Zisternenbegrenzungen des Endoplasmareticulums (WATSON 1955) lassen sich bei den großen Nervenzellen gelegentlich nachweisen. Das Pericaryon läßt im Elektronenmikroskop einen reichen Gehalt an strukturierten Bestandteilen erkennen (Abb. 4 u. 13). Der Mitochondrienbestand ist reich und gleicht etwa dem von Purkinjezellen oder von motorischen Vorderhornzellen. Der Feinbau dieser Organellen zeigt gegenüber Zelltypen des Zentralnervensystems keine Besonderheiten. Eingehender ist das feinstrukturelle Korrelat der Nissl-Substanz zu besprechen. Auch bei diesen großen Nervenzellen lassen sich im Grundcytoplasma zwei charakteristische Strukturkomponenten nachweisen: 1. Durch Membranen abgegrenzte Anschnittprofile von ovalen und schlauchförmigen Räumen (Abb. 4 u. 13); sie sind auf Grund der Arbeiten von PORTER, CLAUDE u. FULLAM (1945), PALADE u. PORTER (1954), PALAY u. PALADE (1955) dem Zisternensystem des sogenannten Endoplasmareticulums zuzurechnen. Die Anschnittprofile weisen in den Pericarya der großen Zellen recht variable Form und Größe auf. Ihre Membranen zeigen keine deutliche Orientierung. Als 2. Komponente der Nisslsubstanz sind in verschiedenen Nervenzelltypen (PALAY u. PALADE 1955) feine, substanzdichte, dunkelkontrastierte Granula beschrieben worden (Abb. 4 u. 13). Sie finden sich in den großen Nervenzellen des Auerbachschen Plexus in typischer Form und Anordnung. Der Golgi-komplex (Abb. 4 u. 13) bietet einen ähnlichen Aspekt, wie er von LACY u. ROGERS (1956) in den Neuronen von *Patella vulgata* beschrieben wurde. Er setzt sich aus streckenweise in Paaren parallel verlaufenden Membransystemen zusammen, die größere vacuoläre Räume einschließen,

deren Inhalt nicht kontrastiert ist. In der unmittelbaren Nachbarschaft finden sich in der Regel noch zahlreiche, mehr zerstreut im Grundcytoplasma eingelagerte, membranbegrenzte Bläschen und Vacuolen. Der Komplex zeigt in verschiedenen Zellen recht unterschiedliche Grade von Osmophilie. Zuweilen sind im Bereich dieser Strukturen unscharf begrenzte Einlagerungen von mehr oder minder homogenem dichterem

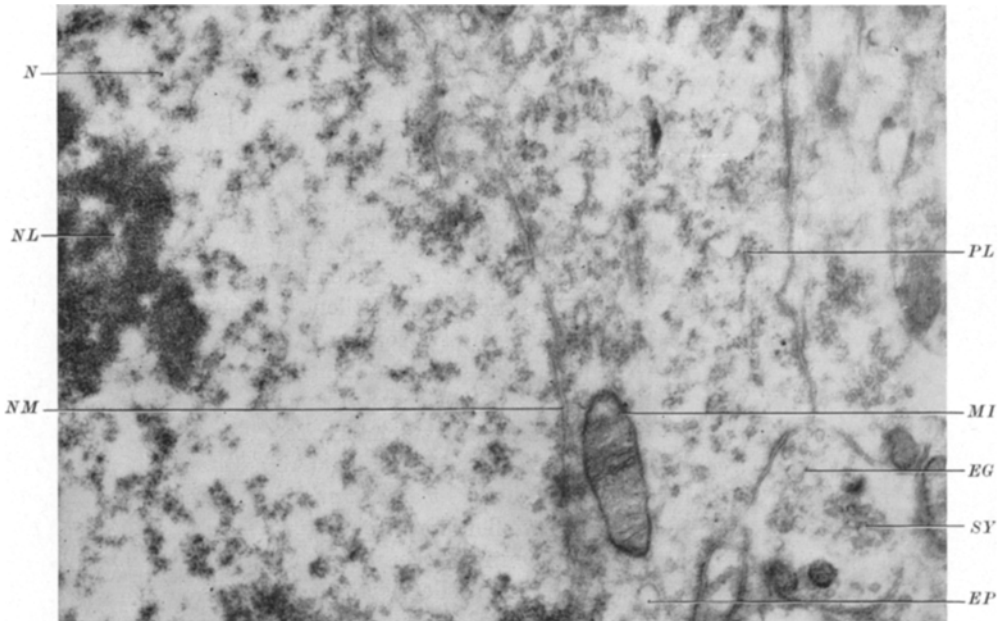


Abb. 5. Kern und Pericaryon einer kleinen Nervenzelle. *N* Kern, *NM* Kernmembran, *NL* Nucleolus, *MI* Mitochondrien, *PL* Palade-Granula, *EP* Endoplasmareticulum, *SY* Synapsenbläschen, *EG* Elementargranula des Neurosekretes. 21 600 : 1

osmophilem Material zu erkennen (Abb. 4). Sie sind von eigentümlichen, regelmäßig oval geformten, im Grundcytoplasma eingelagerten Gebilden zu unterscheiden, deren Durchmesser sich zwischen 14–62 μ bewegt (Abb. 4). Diese Gebilde sind von einer einschichtigen, scharf konturierten Membran umschlossen und zum Teil völlig von homogen verteiltem Material von mittlerer Dichte und Osmophilie erfüllt. Andere dieser ovalen Körper enthalten eine kleinere Zahl membranbegrenzter Bläschen. Diese erscheinen stets als nahezu kreisrunde Anschnitte, nie als tubuläre Gebilde. Die Bläschen sind gelegentlich in homogenes, schwächer kontrastiertes Material eingebettet, oft jedoch lassen sich außer den Bläschen keine Substanzen in den ovalen, membranbegrenzten Gebilden nachweisen. Sie kommen vorwiegend im Pericaryon der Nervenzellen, gelegentlich auch in größeren Dendritenanschnitten vor. Die begrenzende

Membran des Pericaryons der großen Nervenzellen läßt sich durchweg als ununterbrochene, einfach konturierte Linie von 30 Å Durchmesser nachweisen. Der Kern der *kleinen Nervenzellen* (Abb. 2 u. 5) enthält einen

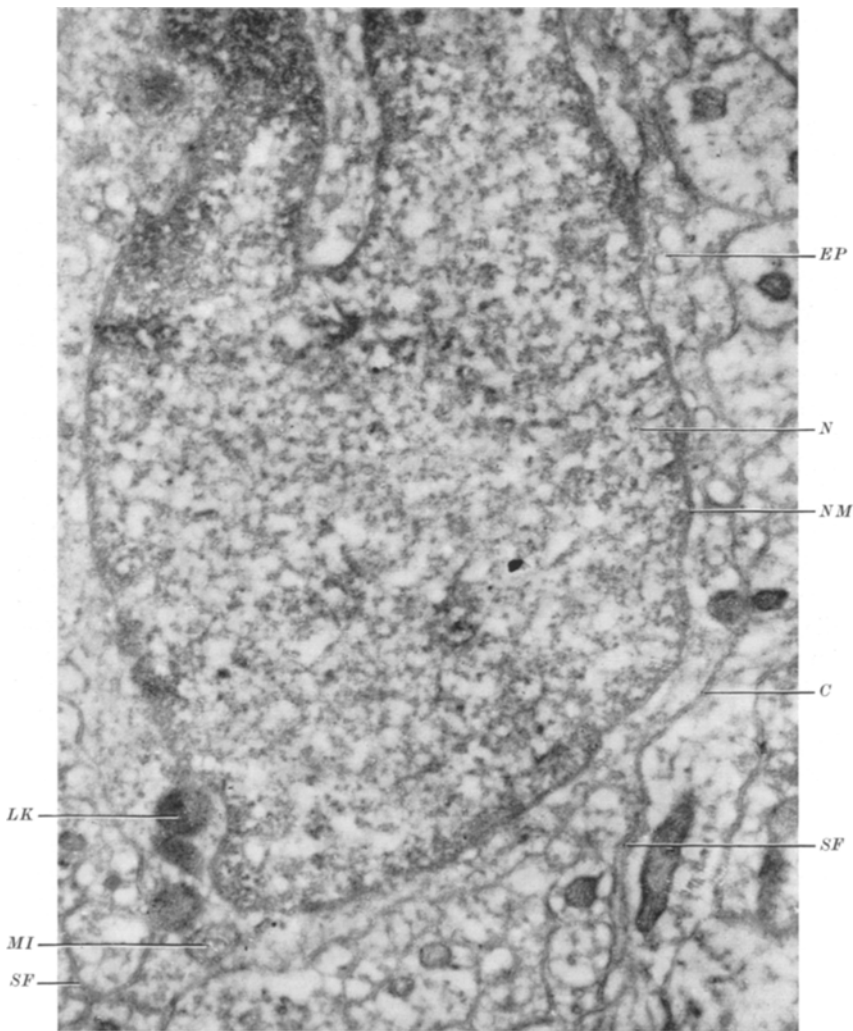


Abb.6. Intraganglionäre Schwannsche Zelle. *N* Kern, *NM* Kernmembran, *EP* endoplasmatisches Reticulum, *MI* Mitochondrien, *LK* osmophile Einschlüsse, *C* Zellmembran, *SF* cytoplasmatische Fortsätze der Schwannschen Zelle. 21 600 : 1

meist zentral gelagerten Nucleolus von gleicher Struktur wie beim großen Zelltyp. Im Pericaryon trifft man häufig auf eine parallele Anordnung von Anschnittprofilen des Endoplasmareticulums. Die cytoplasmatischen

Organellen (Abb. 5), wie Mitochondrien, Strukturen der Golgizone sowie die beschriebenen, teils homogene Substanzen, teils kleine Bläschen enthaltenden Gebilde, weichen in ihren Strukturmerkmalen von denen der großen Nervenzellen nicht wesentlich ab. Das Pericaryon zeigt sich in allen Schnitttrichtungen als relativ schmaler Saum.

Im folgenden sind Zellen zu beschreiben, die wir als *intraganglionäre interstitielle Elemente*, bzw. Schwannsche Zellen ansprechen. Ihre Kernausschnitte weisen durchweg kleinere Durchmesser ($6-7\ \mu$) als die der Nervenzellen sowie eine mehr ovale Form auf (Abb. 2 u. 6). Nucleolarmaterial findet sich nie im zentraleren Binnenraum des Kernes, sondern vielmehr in Form kleiner Brocken oder schmalerer Säume wandständig an der Kernmembran. Die gleiche Anordnung zeigt das dichtere Kernmaterial, während der übrige Kerninhalt feinflockig und ziemlich gleichmäßig verteilt ist (Abb. 2 u. 6). Die Kernmembran zeigt die bekannten Bauverhältnisse; flachere und tiefere Einbuchtungen des Kernes sind nicht selten. Das Pericaryon der Schwannschen Zellen ist von dem der Nervenzellen abweichend organisiert (Abb. 6) und umgibt den Kern als schmaler Saum. Palade-Granula sind nur spärlich im Grundcytoplasma verstreut. Die Anschnitte des Endoplasmareticulums sind meist rundlich-oval. Die Golgizonen liegen nahe der Kernmembran, sind kleiner, aber ähnlich strukturiert wie in den Nervenzellen. Mitochondrien sind in spärlicher Zahl vorhanden, sie zeigen meist eine länglich-ovale Gestalt. Die in Nervenzellen beschriebenen membranbegrenzten ovalen Gebilde, die zum Teil kleine Bläschen enthalten, lassen sich — wenn auch selten — im pericariellen Cytoplasma dieses Zelltyps nachweisen. Daneben finden sich gelegentlich dichtere umschriebene Substanzeinschlüsse, die tief osmophile Zonen aufweisen (Abb. 6). Sie lassen zum Teil undeutliche Membranbegrenzungen erkennen. Von den Pericarya läßt sich in einer gleichen Schnittebene in der Regel der Abgang mehrerer schmaler cytoplasmatischer Fortsätze verfolgen (Abb. 6), die zwischen benachbarte Fasern eindringen. Ihr näheres Verhältnis zu Axonen ist noch zu beschreiben. An unmittelbar benachbarten Pericarya des beschriebenen Zelltyps sind nie protoplasmatische Verbindungen festzustellen, es findet sich stets Trennung durch begrenzende Zellmembranen und eine schmale Fuge von etwa $150\ \text{\AA}$ Breite. Der Raum zwischen den Pericarya der Nerven- und Schwannschen Zellen erweist sich fast völlig durch Anschnittprofile von membranbegrenzten *cytoplasmatischen Fasern* bzw. *Zellfortsätzen* angefüllt, die bei recht variablem Durchmesser teils quer, teils mehr tangential zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen sind (Abb. 2, 3, 7, 12, 13). In manchen Regionen des Ganglions tritt ein bündelartiger paralleler Verlauf einer größeren Anzahl von Fasern hervor, während um die Nervenzellen vielfach ungeordnetere Geflechte zu überwiegen scheinen. Jedes Faserschnittprofil ist von einer scharf konturierten Membran von

durchschnittlich 30 Å Dicke umschlossen (Abb.7, 12). Nervenfasern und sonstige protoplasmatische Zellfortsätze sind dergestalt dicht gepackt, daß als extracellulärer Raum nur schmale Fugen zwischen benachbarten

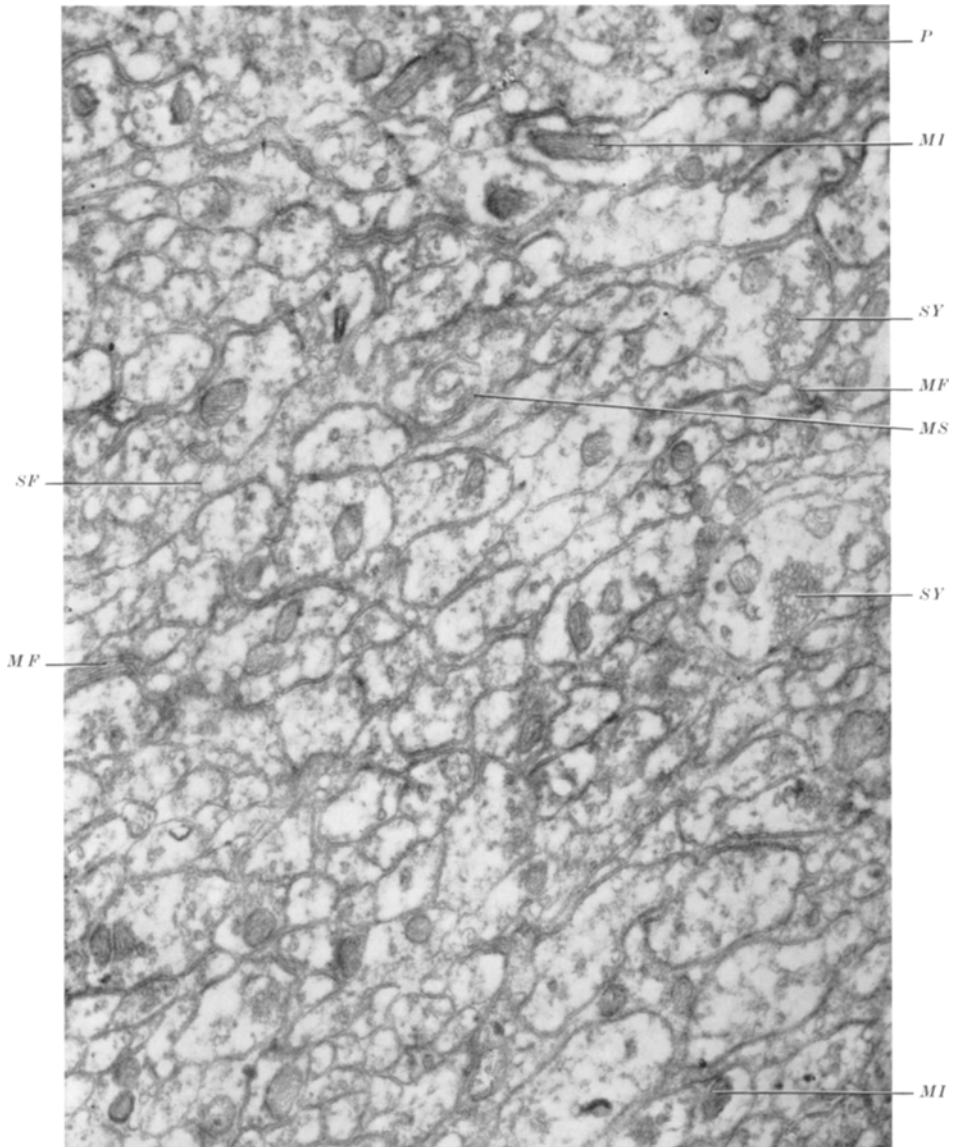


Abb.7. Gefüge von marklosen Fasern und andersartigen Zellfortsätzen, System der Interzellularfugen im Ganglion. *MF* Zellmembranen und Interzellularfugen, *MI* Mitochondrien, *SY* Synapsenbläschen, *MS* Mesaxon, *SF* Fortsatz einer Schwannschen Zelle, *P* Pericaryon einer Nervenzelle. 21 600 : 1

begrenzenden Membranen vorhanden sind. Sie zeigen weitgehend konstante Breite, im Mittel 150 \AA , so daß der Eindruck von parallel verlaufenden Doppelmembranen entsteht (Abb. 7, 13). Diese Interellularfugen stellen im Ganglion einen zusammenhängenden echten extracellulären Raum dar (Abb. 7, 12, 13). Seine Beziehung zum Kapselraum und zu den Blutgefäßen ist noch zu beschreiben. Die Fugen enthalten mäßig kontrastierbares, fein verteiltes Material (Abb. 7, 13).

Beachtung verdienen auch gelegentlich anzutreffende Differenzierungen, die das Verhältnis der Schwannschen Zellen zu den Axonen beleuchten.

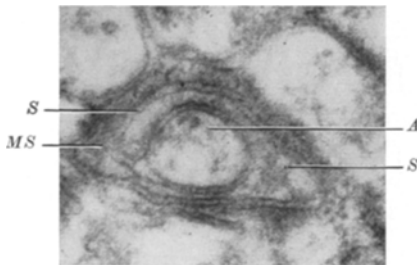


Abb. 8. Mesaxonanordnung im Ganglion. A Axon, MS Mesaxon, S Cytoplasma der Schwannschen Zelle. 43200:1

Zwar lassen sich zwischen longitudinal getroffenen Faserzügen regelmäßig Anschnitte von Fortsätzen Schwannscher Zellen nachweisen (Abb. 6 u. 7), doch zeigt das Studium des mosaikartigen Gefüges von Faser- bzw. Fortsatzanschnittprofilen im Ganglion, daß hier die Beziehung der interstitiellen Zellelemente zu marklosen Nervenfasern keineswegs so übersichtlich ist,

wie es verschiedentlich an Fasersträngen des autonomen Systems beschrieben wurde. Intraganglionär finden sich feine postsynaptische dendritische Verzweigungen und präsynaptische axonale Terminalverästelungen in Form dichter, nur durch Interellularfugen getrennter Gefüge, die das einhüllende Schwann-Cytoplasma zumindest an ihren Endstrecken entbehren dürften (Abb. 7 u. 12). Selten ist intraganglionär die typische, von GASSER (1952) beschriebene „Mesaxonanordnung“ nachzuweisen (Abb. 7 u. 8, 13). Im Binnenraum der Fasern lassen sich verschiedene geformte Bestandteile feststellen. Fein ausgefälltes osmophiles Material zeigt in Längsschnitten eine feindfädige Anordnung. Die langen Filamente weisen eine gewisse Orientierung parallel zur Achse des Faserverlaufes auf. Es handelt sich jedoch nicht um endoplasmatische Fibrillenbündel, sondern offensichtlich um eine fädig-netzige Präcipitation aus dem Axoplasma. Die Zahl der innerhalb der Fasern vorkommenden Mitochondrien ist nicht sehr groß. Sie haben überwiegend eine längliche walzenartige Form. Recht kleine Exemplare dieser Organellen mit nur wenig ausgebildetem Innenleistensystem sind nicht selten.

Innerhalb eines gewissen Anteils der Anschnittprofile sind traubenartige Häufungen kleiner membranbegrenzter Bläschen von 200 bis 300 \AA Durchmesser zu erkennen, die homogene Substanzen enthalten (Abb. 7, 13). Sie sind oft nicht gleichmäßig über das Axoplasmafeld verteilt, sondern liegen in dichtgepackten Haufen der Zellmembran an. Es handelt

sich um eine Organelle des präsynaptischen Axoplasmas, um sogenannte Synapsenbläschen. Um die Pericarya der Nervenzellen finden sich durch solche Synapsenbläschen gekennzeichnete Anschnittprofile in deutlicher Häufung. An diesen axosomatischen Kontaktbereichen läßt sich erkennen, daß die postsynaptische Membran durch die Zellmembran des pericariellen Cytoplasmas gebildet wird (Abb. 9a, b, c, 13). Den durch die 150 Å breite Fuge getrennten präsynaptischen Membranen der axonalen Endigung liegen in dichter Häufung Synapsenbläschen an. An den Membranen und in der Fuge der synaptischen axosomatischen Verbindung lassen sich nicht selten umschriebene Anlagerungen unstrukturierter, dunkel kontrastierter Substanzen nachweisen (Abb. 9a, b, c, 13). Häufungen von Mitochondrien finden sich in den Synapsenbläschen enthaltenden axonalen Endigungen nicht. Dendriten enthalten in Nähe ihres Ursprungs Bestandteile des Endoplasmareticulums und Palade-Granula; auch ihnen liegen vielfach axonale Endigungen an. In den Fasern selbst finden sich vereinzelt Anschnittprofile, die an Komponenten des Endoplasmareticulums denken lassen.

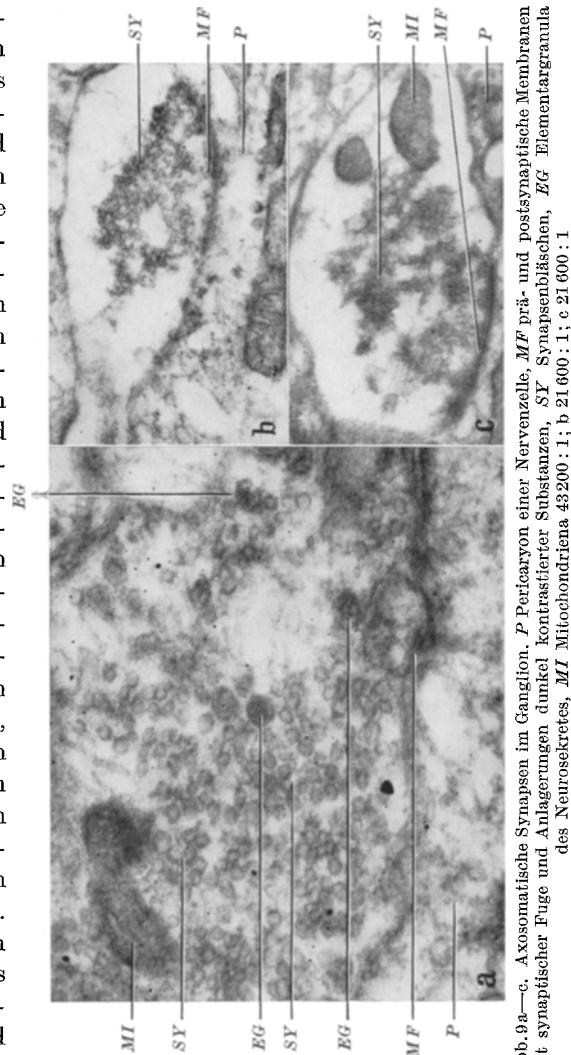


Abb. 9a—c. Axosomatische Synapsen im Ganglion. *P* Pericaryon einer Nervenzelle, *MF* prä- und postsynaptische Membranen mit synaptischer Fuge und Anlagerungen dunkel kontrastierter Substanzen, *SY* Synapsenbläschen, *EG* Elementargranula des Neurosekretes, *MI* Mitochondrien 43200 : 1; b 21600 : 1; c 21600 : 1

Vorzugsweise in dem durch die Gegenwart von Synapsenbläschen gekennzeichneten Axoplasma präsynaptischer Endigungen, aber gelegentlich auch im Plasma kleinerer Faseranschnittprofile trifft man regelmäßig rundgeformte größere Gebilde (Durchmesser 1200—1200 Å) (Abb. 9a, 10, 13). Sie weisen meist einen dunklen homogenen dichten Kern auf, der von einem helleren substanzärmeren Hof und nach außen von einer osmophilen Membran umschlossen ist. Daneben sieht man gleich große

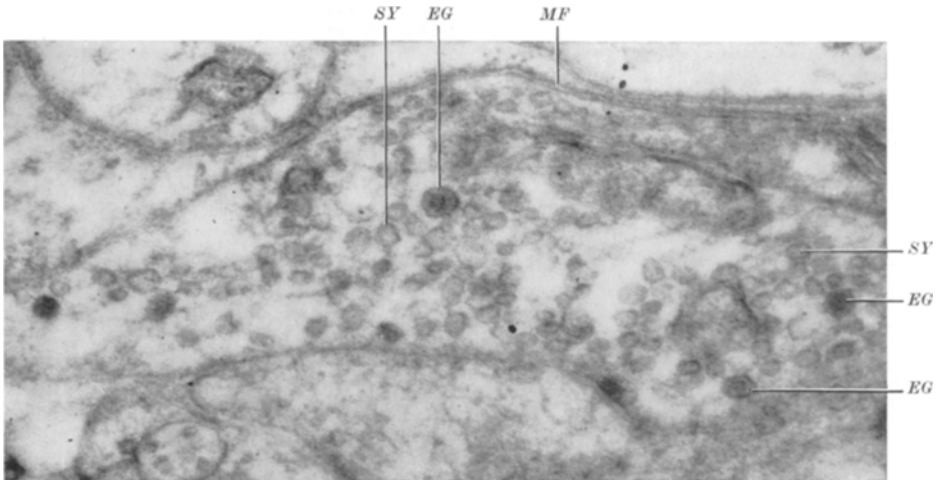


Abb. 10. Vorkommen von Elementargranula des Neurosekretes in intraganglionären präsynaptischen Axonabschnitten. *EG* Elementargranula des Neurosekretes, *SY* Synapsenbläschen, *MF* Zellmembranen und Intercellularfugen. 43200:1

Zustandsformen, in denen nur mehr die Konturen des Kernes erhalten sind, und schließlich solche, die als nahezu leere Blasen erscheinen (Abb. 5). In allen Abschnitten des Ganglions finden sich diese Gebilde spärlich und in regelmäßiger Verteilung im Axoplasma, nie extracellulär. Die Bedeutung dieses Befundes wird unten eingehender erörtert.

Als Abgrenzung gegen den Kapselraum ist keine celluläre Differenzierung, etwa gliösen marginalen Strukturen vergleichbar, anzutreffen. Dies zeigt sich am eindeutigsten an Stellen, wo das Pericaryon einer Nervenzelle an den umgebenden Raum angrenzt (Abb. 1, 12, 13). Hier findet sich nicht etwa eine Umhüllung der Nervenzelloberfläche durch Cytoplasmaanteile Schwannscher Zellen, sondern die Zellmembranen der Nervenzelle selbst stellen hier die Begrenzung des Ganglions dar; das gleiche gilt für randständige Faseranschnittprofile (Abb. 11, 12). Besonders aufschlußreich ist, daß sich eindeutig direkte Verbindungen des Kapselraumes und des interganglionären extracellulären Raumsystems nachweisen lassen (Abb. 11, 12, 13). So ist die Abgrenzung des Ganglions gegen den Kapselraum eine Folge einfacher Zellmembranabschnitte, die unregel-



Abb.11. Kapsel des Ganglions und Capillare. *P* Pericaryon einer Nervenzelle, deren Zellmembran (*CM*) unmittelbar an den Kapselraum angrenzt. *FM* Mündungen von Interzellularfugen, *BG* Basalmembran des Ganglions, *N* Kern einer Kapselzelle (Fibrocyt), *GZ* Golgikomplex, *EP* Endoplasmareticulum, *MI* Mitochondrien, *KF* protoplasmatische Fortsätze der Kapselzellen, *KL* Bündel von Kollagenfibrillen, quer, *E* Querschnitte von elastischen Fasern, *KE* Endothelcytoplasma einer Capillare, in dem sich reichlich bläschenartige Strukturen abzeichnen, *BE* Basalmembran der Capillare. 21600:1

mäßig durch die in den Kapselraum frei einmündenden Interzellularfugen unterbrochen sind (Abb. 11, 12, 13). Unmittelbar den das Ganglion begrenzenden Zellmembranen in einer Breite von 100—200 m μ anliegend

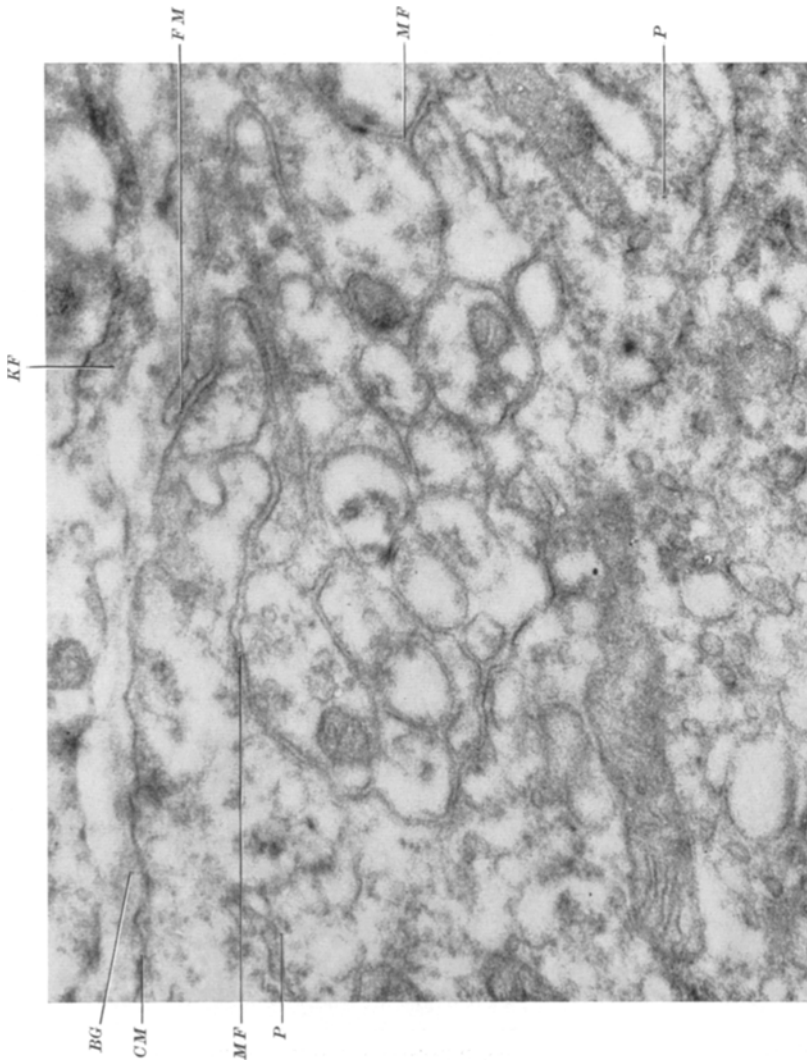


Abb. 12. Mündung von Interzellularfugen (*FM*) an der Oberfläche des Ganglions. *P* Pericaryon einer Nervenzelle, deren Zellmembran (*CM*) an die Kapseloberfläche angrenzt, *MF* Zellmembran und Interzellularfugen, *BG* Basalmembran des Ganglions, *KF* Fortsatz einer Kapselzelle. 43200 : 1

finden sich unstrukturierte, mäßig kontrastreiche Substanzen in gleicher Art und Anordnung, wie bei den Basalmembranen epithelialer Gewebeverbände (Abb. 11, 12, 13). Sie ziehen über die Einmündungen der Interzellularfugen hinweg.

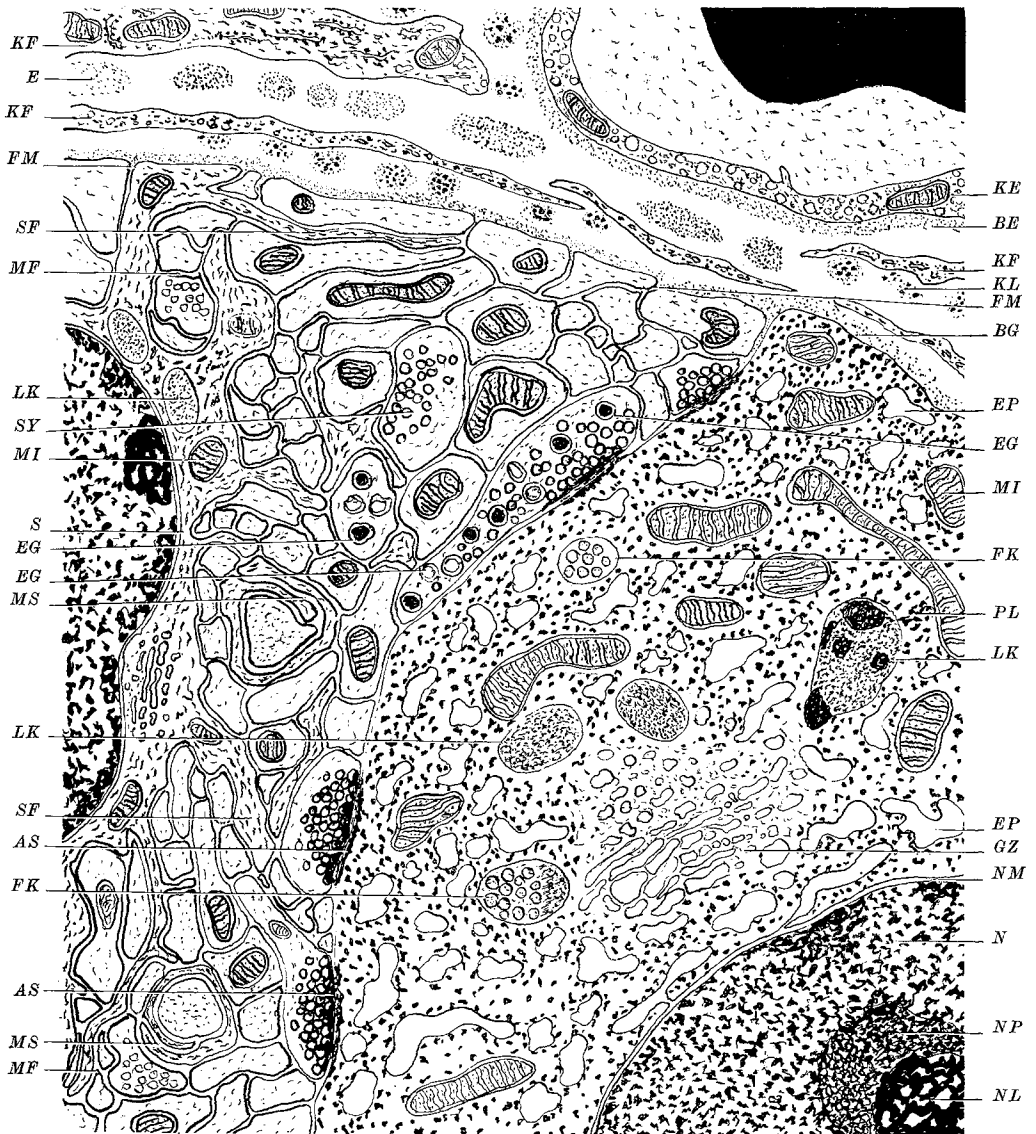


Abb.13. Feinstruktur des Ganglions und des Kapselraums (halbschematische Zeichnung). *N* Kern einer großen Nervenzelle, *NM* Kernmembran, *NP* paranucleoläres Körperchen, *EP* Vacuolen und Tubuli des Endoplasmareticulums, *PL* Palade-Granula, *FK* membranbegrenzte Körperchen, die Bläschen enthalten, *GZ* Golgikomplex, *MI* Mitochondrien, *LK* osmophile Substanzen („Liposomen“), *S* Kern und Pericaryon einer Schwannschen Zelle, *SF* Fortsätze der Schwannschen Zelle, *MF* Zellmembranen und Interzellularfugen, *FM* Mündungen der Interzellularfugen an der Kapseloberfläche, *MS* Mesaxon, *SY* Synapsenbläschen, *AS* axosomatische Synapsen, *EG* Elementargranula des Neurosekretes, *BG* Basalmembran des Ganglions, *BE* Basalmembran der Capillare, *KE* Endothelcytoplasma der Capillare, *KF* protoplasmatische Fortsätze der Kapselzellen, *KL* Kollagenfibrillen, quer, *E* Anschnitte von elastischen Fasern, *NL* Nucleolus

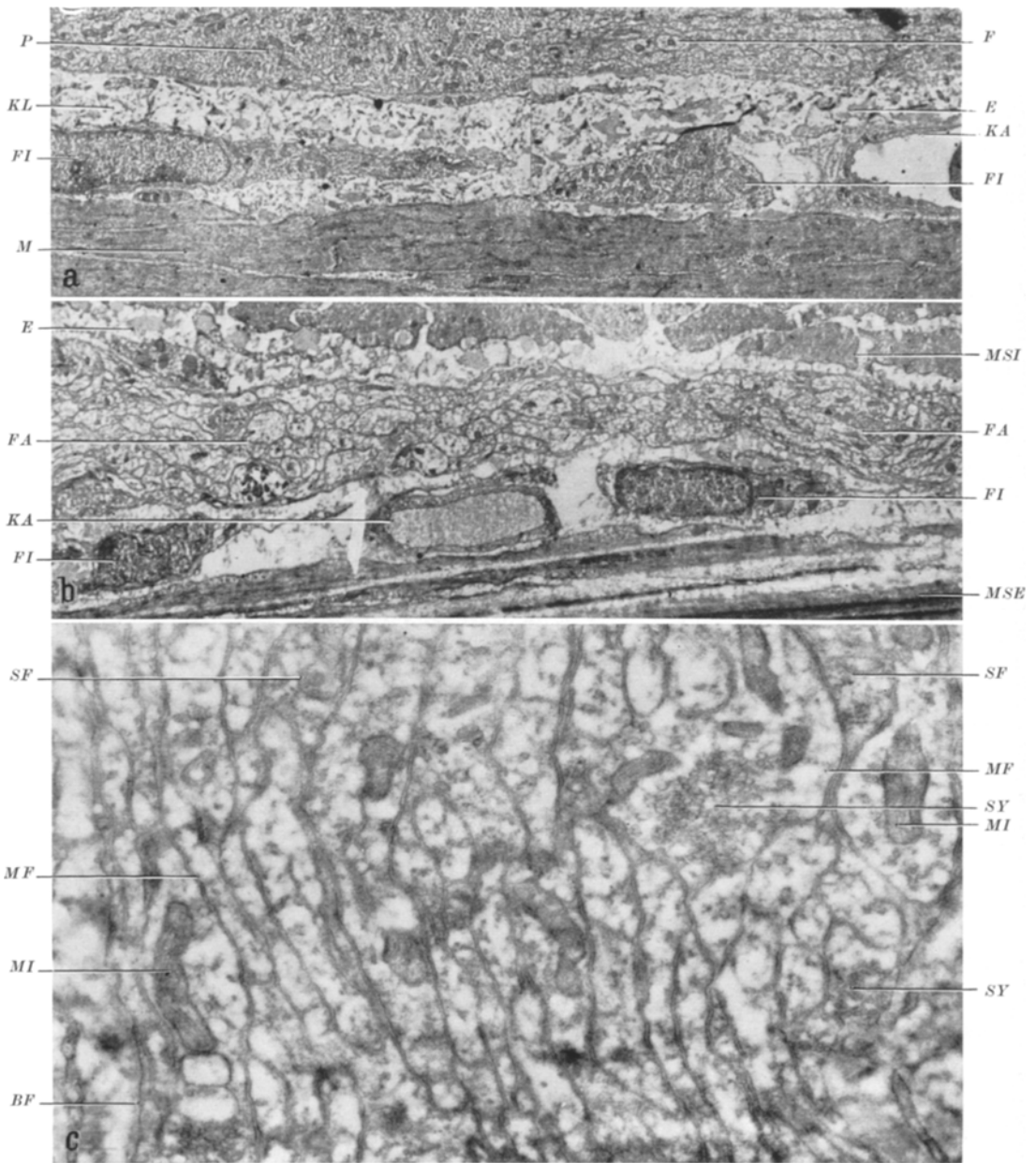


Abb.14a—c. a Periganglionäre Kapsel. 3600:1. b Extraganglionärer Faserstrang (*FA*) zwischen Muscularis interna (*MSI*) und externa (*MSE*). 3600:1. c Feinere Strukturverhältnisse innerhalb eines extraganglionären Faserstrangs. 21 600:1. *P* Pericaryon einer großen Nervenzelle, *F* Anschnitte von intraganglionären Fasern, *KA* Capillarwand, *FI* Fibrocyten mit protoplasmatischen Fortsätzen (Kapselzellen), *E* Anschnitt von elastischen Fasern, *KL* vorwiegend quergetroffene Kollagenfibrillen, *M* glatte Muskelzellen, längsgetroffen, *MF* Zellmembranen und Intercellularfugen, *SY* Synapsenbläschen, *BF* Basalmembran, *SF* Fortsätze Schwannscher Zellen, *MI* Mitochondrien

Die strukturierten Bestandteile der Kapsel setzen sich aus cellulären Elementen und extracellulären faserigen Differenzierungen zusammen (Abb. 1, 2, 3, 11, 12, 13, 14a). Die Zellen, die die Ganglien umgeben — wir wollen sie Kapselzellen nennen —, zeigen in Anordnung und Form einige Besonderheiten, sie weisen in ihrer Grundstruktur aber die Merkmale von Fibrocyten auf. Es handelt sich um spindelige Elemente, die sich im Kapselraum dem walzenförmigen Ganglion parallel zu seinem Längsdurchmesser anlegen (Abb. 14a). Gleichartige Zellen, die den kuppenförmigen Enden der Ganglien aufsitzen, sind nahezu konstanter Befund (Abb. 1, 3). Der Kern hat bei longitudinal getroffenen Zellen eine stumpf-ovale Form (Abb. 11, 14a), bei endständigen Zellen erscheint er auf Grund anderer Schnittrichtung unregelmäßig abgerundet bis dreieckig (Abb. 1). Kernbuchten sind nicht selten. Das Kernmaterial ist feinflockig verteilt und zeigt verdichtete Substanzen, die vorwiegend randständig sind (Abb. 1, 11, 14a). Selten finden sich kleine Nucleolen. Im Pericaryon (Abb. 11) sind ovale und kreisrunde Anschnittprofile des Endoplasmareticulums, ausgeprägte Golgizonen, spärliche kleine Mitochondrien, zu kleinen Häufchen gruppierte Palade-Granula im Grundcytoplasma, selten an Membranstrukturen aufgereiht, anzutreffen. Ein inkonstanter Befund sind Einlagerungen dichter osmophiler, in der Regel membranbegrenzter Substanzen, die an Größe die Mitochondrien um ein Mehrfaches übertreffen. Die Fortsätze der Zellen verschmälern sich bei Entfernung vom pericariellen Bereich zu schmalen membranbegrenzten Säumen von $50\text{ m}\mu$ bis $0,6\mu$ Breite (Abb. 1, 11, 14a), die in ihrem substanzdichten Cytoplasma Komponenten des Endoplasmareticulums, Mitochondrien, aber keine fibrillären Differenzierungen enthalten. Die Fortsätze liegen zwischen den fibrillären Strukturen des Kapselraumes; sie verlaufen parallel zur Oberfläche der Ganglien, legen sich ihr jedoch nicht immer an, sondern halten Abstände von $0,18\text{ m}\mu$ bis $0,7\mu$ ein. Abschnittsweise können mehrere dieser Fortsätze parallel verlaufen; da auch die schmäleren oft über mehrere Mikron hin verfolgbar sind (Abb. 1, 11, 14a), kann es sich nicht um fädige, sondern eher um dünne lappenförmige Fortsätze handeln, die das Ganglion locker einhüllen. Zwischen der Ganglienoberfläche, den Kapselzellen und ihren Fortsätzen und der angrenzenden glatten Muskulatur finden sich fibrilläre Differenzierungen in größerer Zahl und Dichte; es handelt sich um vorwiegend quergetroffene, locker angeordnete Bündel kollagener Fibrillen, die im gesamten Kapselraum verteilt sind (Abb. 1, 2, 11, 14a). Daneben finden sich homogene, unscharf begrenzte Anschnitte annähernd runder Faserelemente von $200\text{ m}\mu$ bis $0,75\mu$ Durchmesser, die offenbar in gewellter Form parallel zum Längsdurchmesser des Ganglions den Kapselraum durchziehen (Abb. 1, 2, 11, 14a). Es dürfte sich dabei um elastische Fasern handeln, wie sie auch lichtmikroskopisch neben den Kollagenfasern regelmäßig nachweisbar sind.

Eigenartig ist das Verhältnis der Blutgefäße zu den Ganglien. Das Fehlen intraganglionärer Gefäße wurde schon erwähnt. Capillaren lassen sich lediglich im Kapselraum nachweisen (Abb. 11, 14a). Ihr normaler Endothelschlauch läßt in der Regel neben kleinen Mitochondrien zahlreiche

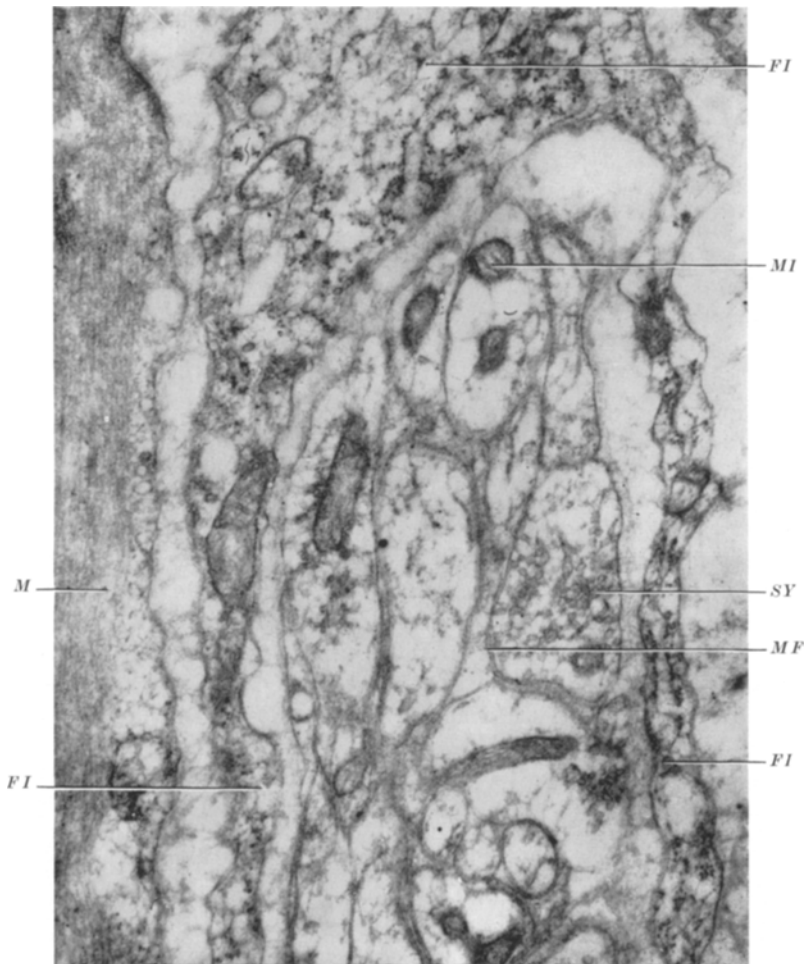


Abb. 15. Kleines Bündel markloser Nervenfasern zwischen glatten Muskelzellen. *FI* protoplasmatische Fortsätze von Fibrocyten, *M* glatte Muskelzelle, *MF* Zellmembranen der marklosen Nervenfasern, *SY* Synapsenbläschen, *MI* mitochondrien 21 600 : 1

kleinblasige Gebilde schwankender Größe mit hellem Inhalt erkennen (Abb. 11). Grenzen zwischen benachbarten Endothelzellen sind nicht selten anzutreffen. Gelegentlich finden sich kleine, lumenwärts gerichtete Vorstülpungen des Endothels (Abb. 11). Die Basalmembran besteht aus

locker angeordneten homogenen schwach osmophilen Substanzen; sie ist so breit wie die gleichartige Membran an der Oberfläche der Ganglien (100–200 m μ) und gegen den Kapselraum unscharf abgegrenzt (Abb. 11). Adventitielle, der Basalmembran anliegende Zellelemente lassen sich in Form von Fibrocytenpericarya oder deren Ausläufern nur selten nachweisen. Im allgemeinen ziehen Endothelschlauch und Basalmembran frei durch den Kapselraum.

Die *extraganglionären Nervenfaserstränge* zeigen wenig Besonderheiten. Der sie umgebende Raum weist dieselben cellulären und faserigen Bestandteile auf wie der pericapsuläre (Abb. 14b, 15). Die Abgrenzung zur Oberfläche scheint vorwiegend durch Cytoplasmaanteile Schwannscher Zellen bzw. ihrer Zellmembranen gebildet zu werden (Abb. 14c). Eine schmale Basalmembran ist vorhanden. Die Faserstränge treten an den Ganglien meist im spitzen Winkel aus. Zwischen den Axonen sind fast regelmäßig Cytoplasmagebiete Schwannscher Zellen nachweisbar (Abb. 14c). Das Verhältnis dieser interstitiellen Elemente zu den Axonen tritt deutlicher an Schnittführungen hervor, die nahezu quer zum Faserstrang verlaufen; hier finden sich mehrere Axone in das Cytoplasma eines Schwannschen Elementes eingesenkt. Regelmäßig sind in einem gewissen Teil der Axonanschnitte Häufungen von Synapsenbläschen erkennbar (Abb. 14c, 15). Mitochondrien kommen nur in spärlicher Zahl vor. Bezüglich der neurofilamentösen Struktur gilt das bei der Beschreibung der intraganglionären Fasern Angegebene. Das Verhalten der begrenzenden Zellmembranen und der Intercellularfugen stimmt mit den innerhalb der Ganglien beschriebenen Anordnungen überein.

Die Beobachtung einzelner kleinster Faserstränge, welche die interstitiellen Räume zwischen den Bündeln glatter Muskelzellen durchziehen (Abb. 15), führt zur Überprüfung der Frage der Innervation des einzelnen Muskelementes. Hervorzuheben ist das völlige Fehlen kleinster Faserstränge und einzeln verlaufender markloser Nervenfasern in den schmälere interstitiellen Räumen zwischen den Muskelzellen. Kollagene Fibrillenquerschnitte sind allerdings in reichlicher Zahl überall nachweisbar. Echte synaptische Kontaktstellen mit schmaler Fuge zwischen Axonen und den Zellmembranen der Muskelzelle haben wir weder in der quer- noch in der längsgetroffenen Muskelschicht erkennen können.

Besprechung der Befunde

An histologischen Schnitten und an Handpräparaten des Auerbachschen Plexus (TAFURI 1957) ist im Lichtmikroskop das Verhältnis des Ganglions zum umgebenden Gewebe nicht deutlich erkennbar. An Dünnschnitten osmiumfixierten Materials dagegen zeichnet sich schon bei schwacher elektronenoptischer Vergrößerung eine scharfe Abgrenzung zwischen ganglionärem Gewebe und den Strukturen des 2–13 μ breiten

Kapselraumes ab. Das Fehlen von intraganglionären Capillaren stimmt mit den lichtmikroskopischen Befunden überein. Mit Silberimprägnation und intravitale Methylenblaufärbung unterschieden DOGIEL (1899), CAJAL (1911) und HILL (1927) im intramuralen Darmplexus 2 Typen von Nervenzellen: Elemente mit vielen kurzen, reich verästelten dendritischen Fortsätzen und solche mit 3—6 längeren Dendriten. Bei beiden Zelltypen waren die Axone nach Form und Verlauf schwer von den übrigen Fortsätzen zu unterscheiden. An mit Methylenblau gefärbten Präparaten des Meerschweinchenplexus sah OHKUBO (1937) Nervenzellen von 20 bis $25\ \mu$ und solche von $10\text{—}15\ \mu$ Größe. TAFURI wertete Größemessungen der Nervenzellen des Plexus myentericus vom Colon des Meerschweinchens statistisch aus und fand so zwei Typen, die sich in der Größe ihrer Pericarya unterschieden. Der größte gemessene Zelldurchmesser betrug $57\ \mu$, der kleinste $7\ \mu$. Elektronenoptisch konnten wir auf Grund des gleichen Merkmals zwei unterschiedliche Nervenzelltypen abgrenzen. Die Kerne der Nervenzellen weisen gelegentlich Kernbuchten auf, die lichtmikroskopisch nicht nachweisbar sind. Bezüglich der Zahl der in den Nervenzellkernen vorkommenden Nucleolen besteht keine völlige Klarheit. Bei Toluidinblaufärbung, Feulgen- und saurer Phosphatase-Reaktion sind in der Regel 2—4 Nucleolen abgrenzbar (TAFURI); elektronenoptisch finden sich in den Kernschnittebenen meist ein, seltener zwei Kernkörperchen. Hervorzuheben ist das Auftreten von innig mit dem Nucleolus verbundenen, ihm kappenförmig aufsitzenden Ansammlungen feingranulierten Materials, das weniger dicht ist als das des Nucleolus. Es handelt sich offensichtlich um die von YASUZUMI, SAWADA, SUGIHABA, KIRIYAMA u. SUGIOKA (1958) elektronenoptisch in Zellen von *Drosophila* und in EHRlich Ascitestumorzellen beschriebenen „nucleolus associated bodies“. Dieses Feulgen-positive Körperchen wurde als „Chromozentrum“ (HEITZ 1933, 1934, HYDEN 1943), „nucleolar organizing body“ (McCLINTOCK 1934), „Randkörperchen“ (VOGT 1947), „nucleolus associated heterochromatin“ (CASPERSSON 1950), „paranucleoläres Feulgenpositives Körperchen“ (HERTEL 1957) beschrieben. YASUZUMI u. Mitarb. (1958) beobachteten das paranucleoläre Körperchen nur in den frühen Stadien der Prophase sich teilender Zellen, während wir es auch in reifen Ganglienzellen fanden. Sie schreiben ihm eine filamentös-spiralige Grundstruktur zu. CASPERSSON (1950) hat angenommen, daß das paranucleoläre Körperchen Proteinsubstanzen bildet, die an der Nucleoproteinbildung beteiligt sind.

An den kleinen Nervenzellen haben wir gelegentlich die von WATSON (1955) als Eigentümlichkeit der Kernumhüllung beschriebene Verbindung des zwischen innerer und äußerer Kernmembran vorhandenen perinucleolären Raumes mit den Binnenräumen des Endoplasmareticulums nachweisen können. Die Pericarya dieser Nervenzellen färben sich mit

Kresylviolett und Toluidinblau tief in diffuser feingranulärer Form an. Die basophilen Substanzen (Nissl-Substanz) treten bei verschiedenen Fixierungen nie in scholliger Anordnung auf. Bei 3stündiger Behandlung mit Ribonuclease (0,2% bei $pH = 7$ und $37^\circ C$) verschwindet die Anfärbbarkeit völlig (TAFURI). Erwähnt sei, daß auf Grund phasenkontrastmikroskopischer und ultraviolett-mikroskopischer Studien an lebenden und fixierten Spinalganglienzellen einige Untersucher der Annahme zuneigen, daß sich die in der lebenden Zelle vorhandene Grundanordnung nach Osmium- und Formalinfixierung nicht wesentlich ändert (DEITCH u. MURRAY 1956, DEITCH u. MOSES 1957). In den Zellen des Auerbachschen Plexus lassen sich elektronenoptisch diejenigen Grundstrukturen der Nissl-Substanz darstellen, die PALAY u. PALADE (1955) in verschiedenen Nervenzellen beschrieben haben. In den großen ganglionären Nervenzellen fanden wir nicht die ausgeprägte Orientierung des Endoplasmareticulums, wie sie PALAY (1955) den Zellen sympathischer Ganglien zuschreibt. Die von PALADE beschriebenen Granula stellen nach den Untersuchungen von PALADE u. SIEKEVITZ (1956) das Substrat der cytoplasmatischen Basophilie dar, die — wie der Ausfall des Ribonuclease-testes nach BRACHET zeigt — auf dem Vorhandensein von Ribosenucleoproteiden beruht. Die Palade-Granula fehlen bei den intraganglionären Nervenzelltypen nur im Bereich der Golgizonen. Sie sind auch in Dendritenanschnitten größeren Durchmessers nachweisbar. Eine Parallelorientierung langgezogener Anschnittprofile des Endoplasmareticulums fanden wir nur in den kleinen Nervenzellen. Die Mitochondrien bieten keine Besonderheiten. In den Pericarya der großen und kleinen Nervenzellen finden sich meist in Kernnähe mehrere Golgizonen. Lichtmikroskopisch wurde der Golgiapparat in sympathischen Ganglienzellen von VERATTI (1898) beschrieben. Elektronenoptisch zeigt die Golgizone in den Nervenzellen des Plexus die feinstrukturellen Merkmale, die DALTON u. FELIX (1954), HAGUENAU u. BERNHARD (1955) als kennzeichnend beschrieben haben. In naher Beziehung zur Golgizone fanden sich häufig unscharf begrenzte Einlagerungen homogenen dichten osmophilen Materials. Daneben waren nicht selten membranbegrenzte Gebilde von regelmäßig ovaler Form und schwächer osmophilem homogenem Inhalt vorhanden.

Von Membranen umgebenes osmophiles Material wurde bei *Patella vulgata* im Bereich des Golgikomplexes der Nervenzellen als Lipochondrien beschrieben (LACY u. ROGERS 1956). Diese Bezeichnung war von BAKER (1946, 1949) für staubförmige cytoplasmatische Einschlüsse, die nach Sudanschwarzfärbung in Nervenzellen lichtmikroskopisch beobachtet werden können, verwendet worden. Hier ist zu erwähnen, daß sich auch an den Nervenzellen des Auerbachschen Plexus nach Behandlung mit Sudanschwarz, saurem Hämatein und nach der Methode II von CIACCIO im Cytoplasma solide kugelförmige und bläschenförmige Einschlüsse neben stäbchenähnlichem und feingranulär in diffuser Verteilung vorliegendem Material

nachweisen lassen (TAFURI). Es liegt nahe, daß zwischen diesen histochemischen Befunden und dem elektronenoptisch im Pericaryon der Nervenzellen in verschiedener Form beobachtbaren osmophilen Material eine Beziehung besteht.

Von einer einfachen Membran begrenzte, runde bis ovale Körper, die zahlreiche bläschenartige Strukturen mit osmophilen Außenzonen enthalten, finden sich recht häufig im Pericaryon der großen und kleinen intraganglionären Nervenzellen, vereinzelt auch in Anschnitten von Zellfortsätzen. ELFVIN (1958) hat gleichartige Gebilde als „vesiculated axon granules“ in marklosen Fasern der Nervus splenicus beschrieben. Vacuolen enthaltende Körperchen ähnlicher Struktur wurden von ZETTERQUIST (1956) in Zylinderepithelzellen des Jejunums der Maus, von WERSÄLL (1956) im sensorischen Epithel der Crista ampullaris und von RHODIN u. DALHAMN (1956) im Trachealepithel der Ratte beobachtet. PALAY u. PALADE (1955) schließlich sahen solche Gebilde in Nervenzellen der Ratte. Die Bedeutung dieser eigentümlichen Organellen ist bisher unbekannt.

Neurofilamente, wie sie PALAY u. PALADE (1955) als 6–10 μ dicke, fädige Struktur im Grundcytoplasma der Nervenzellen beschrieben haben, konnten wir in den Pericarya der vegetativen Nervenzellen des Plexus nicht nachweisen. Die Beziehung der feinstrukturellen Organisation des Grundcytoplasmas zu den mit Silbermethoden darstellbaren Neurofibrillen ist nicht völlig klar. Es sei daran erinnert, daß dem lebenden Axoplasma ein labiler Gelzustand zugeschrieben wird. Auch im Axon sind die Neurofibrillen nicht als vitale Strukturen oder Zellorgane, sondern als bei Anwendung bestimmter Techniken regelmäßig wiederkehrende Äquivalente aufzufassen. Dasselbe dürfte für die endocellulären Neurofibrillen gelten.

Die Kerne der *Schwannschen Zellen* lassen sich auf Grund ihrer Abmessungen, ihrer Form und der Anordnung des Nucleolarmaterials von denen der kleinen Nervenzellen unterscheiden. Das Pericaryon zeigt nicht das stark ausgebildete granuläre Endoplasmareticulum und ist ärmer an Mitochondrien als das der Nervenzellen. Die Einlagerungen von dichten Substanzen mit stark osmophilen Zonen sind wohl nicht als Korrelat Reichscher π -Granula zu werten. Zwar hat ELFVIN (1958) in den Schwannschen Zellen des Nervus splenicus osmophile Einschlüsse als Reichsche π -Granula angesprochen, doch ist es auf Grund eigener Erfahrungen lichtmikroskopisch nicht möglich, in den interganglionären Schwannschen Zellen solche Granula nachzuweisen. Befunde an unmittelbar benachbarten Schwannschen Zellen sprechen gegen die vielfach vertretene Auffassung der syncytialen, bzw. plasmodialen Beziehung dieser interstitiellen Elemente zueinander. Die Pericarya sind durch ihre Zellmembranen getrennt. Anastomosen finden sich nicht.

Mit Hilfe der Silbermethoden sind in den Ganglien des Auerbachschen Plexus in der Regel nur größere Nervenfasern in lockerer Anordnung darstellbar. Dendriten sind meist nur an einem kleinen Teil der Zellelemente zu erkennen. So gelangte man zu der Annahme einer symplasmatischen, aus Schwannschen Zellen gebildeten Grundmaße, in der die

nervösen Gewebskomponenten eingebettet gedacht wurden. Die elektronenoptische Untersuchung der Ganglien zeigt, daß völlig andere Verhältnisse vorliegen. Der Raum zwischen den Pericarya der Zellen ist nahezu lückenlos durch ein dichtes Gefüge von Anschnittprofilen von Nervenfasern, bzw. cytoplasmatischen Zellfortsätzen ausgefüllt, die in ihrer Gesamtheit der Darstellung mit den gebräuchlichen Silbermethoden und der lichtmikroskopischen Auflösung nicht zugänglich sind.

Analoge Grundanordnungen der Strukturen, die zu Mißdeutungen Anlaß gegeben haben, finden sich auch im Zentralnervensystem. So nahm selbst CAJAL (1935) von den „Knäuelsynapsen“ der Kleinhirnrinde (*Glomeruli cerebellosi*) an, daß die Dendritenbüschel der Körnerzellen und die Endigungen der Moosfasern in eine Grundsubstanz eingebettet seien. Elektronenoptische Untersuchungen ergaben eine dichte Verknäuelung der lediglich durch schmale Fugen getrennten terminalen Axon- und Dendritenverzweigungen (HAGER u. HIRSCHBERGER). Die in den grauen Gebieten des Säugetiergroßhirns postulierte Grundsubstanz, bzw. ein von den Nervenzellen emanzipiertes nervöses Grau oder eine reticulär-syncytiale Organisation existieren nicht (HAGER 1959). Auch dort liegt ein dichtes Gefüge feinsten, durch Membranen abgegrenzter Zellfortsatzverzweigungen vor, zwischen denen sich ein kontinuierliches Interzellularfugensystem findet. Diese Grundordnung besteht auch in den Ganglien des Auerbachschen Plexus.

Jede Nervenfaser, jeder, auch der kleinste cytoplasmatische Zellfortsatz ist von einer scharf konturierten Membran umgeben, die sich als einfache dunkle Linie von etwa 30–40 Å Breite darstellt. ROBERTSON (1957, 1958) hat in letzter Zeit gezeigt, daß elektronenoptisch an Schwannschen Zellen, Axonen und verschiedenen anderen Zelltypen einheitliche Membranverhältnisse nachweisbar sind. Besonders nach Kaliumpermanganatfixierung läßt sich zeigen, daß Zellmembranen sich allgemein aus zwei dunklen Linien von 25 Å mit einer dazwischenliegenden Zone von ebenfalls 25 Å zusammensetzen. Dieser Strukturanordnung soll eine bimolekulare Lipoidschicht zugrundeliegen, deren polare Oberflächen von monomolekularen Schichten anderen Materials bedeckt sind. Zwischen den Grenzschichten benachbarter Cytoplasmabereiche liegen Fugen von konstanter Breite (150–200 Å), so daß der Eindruck von Doppelmembranen entsteht. Lediglich dieses Fugensystem stellt innerhalb des Ganglions einen echten extracellulären Raum dar. In den Interzellularfugen lassen sich in der Regel fein verteilte, schwach osmophile Substanzen nachweisen. Einen Hinweis auf die Natur dieser Fugensubstanzen ergaben experimentelle Untersuchungen ROBERTSONS (1958) an peripheren Nerven. Nach Vorbehandlung mit hypertonen Lösungen wurden die Interzellularfugen zum Kollabieren gebracht, so daß aus zwei benachbarten Zellmembranen von je 75 Å eine zusammengesetzte Membran von 150 Å entstand. Dieses Verhalten wurde als Hinweis auf eine Ausfüllung der Interzellularfugen durch ein hochhydriertes Gel aufgefaßt, das möglicherweise Mucopolysaccharidcharakter besitzt.

Von Interesse ist das Verhalten der interstitiellen Elemente des Ganglions, der Schwannschen Zellen, zu den Nervenfasern. Elektronenoptische Untersuchungen von GASSER (1952, 1955), von HESS u. LANSING (1953) hatten ergeben, daß mehrere marklose Fasern peripherer Nerven im Cytoplasma einer einzelnen Schwannschen Zelle eingebettet sind. Daselbe Verhalten beobachtete ELFVIN (1958) am Nervus splenicus. Im Ganglion, wo die Fasern vielfach nicht in Strängen verlaufen, sondern verknäuelte sind, und feine dendritische Verästelungen auftreten, ist die Beziehung der Schwannschen Zellen zu den Axonen keineswegs so übersichtlich. Häufig ist Cytoplasma von interstitiellen Elementen zwischen feineren Zellfortsatzquerschnitten, die möglicherweise Dendritenverästelungen darstellen, nicht nachzuweisen. Dagegen zeigt die Mesaxonanordnung, die intraganglionär nachweisbar ist, in nahezu schematischer Weise die Beziehung des Schwann-Cytoplasmas zu den Achsenzylindern. Das Mesaxon wurde ursprünglich von GASSER (1952), dann auch von HESS (1956), GANSLER (1957) und ELFVIN (1958) an marklosen Nervenfasern beschrieben. Die Axone sind tief ins Cytoplasma der Schwannschen Zelle eingesenkt und von deren Zellmembran umschlossen, die analog zum Mesenterium das Mesaxon bildet, das die Verbindung zwischen dem extracellulären Raum um das Axon und um dem die Schwannsche Zelle darstellt (Abb. 13). Den oft behaupteten Zusammenhang der intraganglionären Schwannschen Zellen in Form von Syndesmien (DE CASTRO 1951), d. h. Anastomosen ihrer Fortsätze, halten wir für unwahrscheinlich. Bezüglich der Schwannschen Elemente markloser Fasern hat ELFVIN (1958) gezeigt, daß kein solcher syncytialer Zusammenhang vorliegt. Wir selbst haben, ebenso wie TAXI (1958) an benachbarten intraganglionären Schwannzellen keine Anastomosen gesehen.

Im Cytoplasma der Axonanschnitte lassen sich feinflockig ausgefällte Bestandteile des Grundcytoplasmas nachweisen, die an Tangentialschnitten eine fädige Form und deutliche Neigung zur Orientierung parallel zur Faserachse zeigen. Jedoch ist ihre Natur als fädig-netzige Präzipitation unverkennbar. ELFVIN (1958) bezeichnet die von ihm in marklosen Fasern beobachteten Fäden von etwa 60 Å Dicke nicht sehr glücklich als „Neurofibrillen“.

Submikroskopische intraaxonale fädige Gebilde wurden als Neurofilamente bzw. Protofibrillen beschrieben (SCHMITT u. GEREN 1950, FERNANDEZ-MORAN 1952, HESS u. LANSING 1953, PALAY u. PALADE 1955, WERSÄLL 1956). Die Zahl der Mitochondrien ist in den Faserquerschnitten im Vergleich zu bestimmten Gebieten des Zentralnervensystems (Rindengrau) auffallend gering. Die in einem gewissen Teil der intraganglionären Anschnittprofile in traubenartigen Häufungen vorkommenden kleinen membranbegrenzten Bläschen sind von einer Reihe von Beobachtern in Präsynapsen von Vertebraten und Invertebraten beschrieben

worden (PALADE u. PALAY 1954, DE ROBERTIS u. BENNET 1954/55, WERSÄLL 1956, ROBERTSON 1956). Es wird an eine Beziehung dieser Organellen zur Bildung von Überträgersubstanzen (Acetylcholin) gedacht (ROBERTSON 1956). Besonders zahlreich finden sich präsynaptische, durch starke Häufungen von Synapsenbläschen gekennzeichnete, axonale Endstrecken um die Pericarya der Nervenzellen. An der präsynaptischen axonalen und der postsynaptischen Membran lassen sich nicht selten umschriebene Anhäufungen dunkel kontrastierbarer Substanzen erkennen. Diesen Befund hat PALAY (1956) an verschiedenen Synapsenformationen des Zentralnervensystems von Säugern erhoben. Wir fanden an Synapsen innerhalb der Großhirnrinde des Goldhamsters häufig die gleichen eigenartigen Substanzlagerungen (HAGER). An allen intraganglionären Synapsen des Plexus läßt sich deutlich erkennen, daß prä- und postsynaptische Membran durch eine Fuge getrennt sind, deren Breite der des Interzellularfugensystems entspricht (150 Å).

Ein Großteil der verwirrenden Vorstellungen und Theorien über die synaptischen Verhältnisse im vegetativen Nervensystem, die sich hauptsächlich auf Ergebnisse stützen, die mit Silbermethoden gewonnen wurden, ist nicht haltbar. Die Leugnung der Individualität der vegetativen Ganglienzellen und die Auffassung des gesamten sympathischen Systems als eines geschlossenen Netzes (STÖHR 1928) entbehrt der Begründung. Die Überprüfung von Vorstellungen über Faseranastomosen und syncytiale Verbände erscheint schon deshalb angezeigt, weil die Zellmembranen und trennenden Interzellularfugen in ihren Abmessungen weit unterhalb der lichtmikroskopischen Auflösung liegen. Unsere Befunde sprechen für die von LANGLEY (1922) auf Grund pharmakologischer Experimente postulierte neuronale Gliederung des vegetativen Nervensystems. Auch die Beschreibung, die DE CASTRO (1951) von den synaptischen Endigungen der präganglionären Fasern im Auerbachschen Plexus gibt, steht nicht mit unseren feinstrukturellen Befunden in Einklang. Die intraganglionären Verästelungen der präganglionären Fasern sollen innerhalb einer „Gliocyten syndesmie“ in Form ausgedehnter Synapsen, die zu verschiedenen Nervenzellen in Verbindung treten, stattfinden. Wir fanden für die axosomatischen Synapsen des Auerbachschen Plexus im Grunde ähnliche Anordnungen, wie sie im Zentralnervensystem an axosomatischen Synapsen elektronenoptisch erkennbar sind: Mit umschriebenen Gebieten der Nervenzellmembran in synaptischen Kontakt tretende, durch Synapsenbläschen gekennzeichnete Axonendigungen oder -abschnitte. Diese Befunde stehen nicht im Widerspruch zu den Auffassungen über „boutons terminaux“ bzw. über pericelluläre Faserknäuel und Geflechte (CAJAL 1911, KUNTZ 1938, 1940) und über den von HILLARP (1946) in autonomen Ganglien beschriebenen pericellulären Apparat.

Synapsenbläschen enthaltende Anschnittprofile finden sich intraganglionär auch fern von Nervenzellkörpern im Bereich des dichten Zellfortsatzfilzes oder in geordneten Fasersträngen; wahrscheinlich handelt es sich dabei um axodendritische Synapsen. Es bleibt jedoch zu bedenken, daß — wenn wir von den Synapsenbläschen absehen — kein Kriterium zur Verfügung steht, Dendritenendaufzweigungen und feinere Axone zu unterscheiden.

Von Interesse ist es, daß Strukturen, die den neurosekretorischen Phänomenen zugeordnet worden sind, in intraganglionären Axonen des Auerbachschen Plexus nachgewiesen werden können (HAGER u. TAFURI). Diese Gebilde wurden in der Neurohypophyse der Ratte von PALAY (1957), im gleichen Organ der Katze, des Hundes und der Ringelnatter von BARGMANN u. KNOOP (1957), beim Hund von FUJITA (1957), in Nervenendigungen innerhalb der Corpora cardiaca von *Carausius morosus* von MEYER u. PFLUGFELDER (1958), im caudalen neurosekretorischen System von *Tinca vulgaris* von KNOOP u. SANO (1959) beschrieben. Die Gebilde wurden als Elementargranula des lichtmikroskopisch im Tractus supraoptico-hypophyseus darstellbaren Neurosekretes, das von SCHARREER erstmals intracellulär nachgewiesen worden war, aufgefaßt. PALAY (1957) hält sie für ein Characteristicum dieses Faserzuges. Sicher ist BARGMANN u. KNOOP (1957) beizupflichten, daß die körnerartigen Einschlüsse nicht zu den regelmäßigen axoplasmatischen Bestandteilen markloser Nervenfasern gehören. In extraganglionären Fasern konnten wir sie nicht nachweisen. Sie kommen in Ganglien des Auerbachschen Plexus auch nicht in so großer Zahl vor wie im Tractus supraoptico-hypophyseus. Neben den beschriebenen kernhaltigen Gebilden finden sich auch solche gleicher Größe, die als nahezu leere Bläschen erscheinen. Auf Grund experimenteller Befunde von PALAY (1957) und der Feststellungen von BARGMANN u. KNOOP (1957) scheint es sich um verschiedene Zustandsformen der Elementargranula zu handeln.

Eine kurze Besprechung verdienen noch die Kapselverhältnisse. Die Abgrenzung gegen den Kapselraum wird durch keine besonderen marginalen Strukturen, sondern durch die Grenzschichten der oberflächlich angeordneten Gewebsbestandteile, nicht selten auch durch die Zellmembranen der Nervenzellen, gebildet. Den oberflächlichen Zellmembranen, auch denen der Nervenzellen, liegen unstrukturierte, schwach kontrastierbare Substanzen in der Art einer Basalmembran an. Die Interzellularfugen öffnen sich, wenn man von der Basalmembran absieht, die keine Unterbrechungen zeigt, direkt in den Kapselraum. In diesem Raum lassen sich überall geordnet verlaufende Fibrillenbündel kollagener Fasern und solide Anschnitte von offenbar meist tangential zum Ganglion wellig verlaufenden, elastischen Fasern nachweisen. DE CASTRO (1951) hat mit der Methode HORTEGAS im Auerbachschen Plexus des Oesophagus Kapseln

aus Reticulinfasern um die Nervenzellen zu sehen geglaubt. Auch PLENK (1924) berichtet über das Vorkommen von argyrophilen Reticulinfasern zwischen marklosen Nervenfasern der Ganglien des sympathischen Nervensystems. MORIN (1929) behauptet sogar, daß kollagene Fibrillen innerhalb intramuraler Ganglien vorkommen. Für die Existenz all dieser im Binnenraum vegetativer Ganglien beschriebenen interstitiellen Faserstrukturen ergab sich kein Anhaltspunkt. Die Kapselzellen sind als Fibrocyten anzusprechen. Von ihrem Pericaryon gehen schmale, offenbar lappige Fortsätze aus, die sich dem Ganglion tangential anlegen und in ihrer Gesamtheit eine lockere, von Kollagenfaserbündeln und elastischen Fasern durchzogene Hülle bilden. Capillarschnitte fanden sich in der unmittelbaren Umgebung des Ganglions in auffallend geringer Zahl und ausschließlich außerhalb der Zone der strukturierten Kapsелеlemente. Der Endothelschlauch der Capillarwände weist meist neben dem Endoplasmareticulum zahlreiche Bläschen mit Durchmessern um 50 m μ auf.

MOORE u. RUSKA (1957) haben nicht selten einen Zusammenhang dieser Bläschen mit der äußeren und inneren Endothelzellmembran gesehen. Es wird ein Transport von Stoffen durch Einsenkung der Zellmembran und Abschnürung bläschenartiger Gebilde, die ihren Inhalt an der Zellbasis wieder frei geben, in Erwägung gezogen. Der Mechanismus wird bei reiner Flüssigkeitsaufnahme als „Pinocytosis“, bei Aufnahme von Substanzen als „Cytopempsis“ bezeichnet.

Der äußeren Endothelzellmembran liegt eine schmale Basalmembran von 100–200 m μ Dicke an. Meist folgt dann der freie Kapselraum. Adventitielle Elemente in Form von Fibrocyten finden sich selten. Für den Stoff- und Flüssigkeitstransport zwischen Blutstrombahn und ganglionärem Gewebe sind morphologisch folgende Wege vorgezeichnet (Abb. 11, 12, 13): Capillarendothel, Basalmembran der Capillare, Kapselraum, Basalmembran der Ganglienoberfläche, Interzellularfugensystem des Ganglions, Zellmembran der neuronalen und interstitiellen Elemente. Aufschlußreich ist der Nachweis freier Mündungen der Interzellularfugen an der Kapseloberfläche, also einer vielfachen Kommunikation des gesamten extracellulären Raumes mit dem Kapselraum, zwischen die lediglich die Substanzen der Basalmembran der Kapseloberfläche geschaltet sind. Auch für die erregbaren Membranen auftretenden extracellulären Elektrolytverteilungen sind die Interzellularfugen in Anspruch zu nehmen (HAGER 1959).

In den extraganglionären Fasersträngen entspricht die Anordnung der Schwannschen Zellen den von HESS (1956) und ELFVIN (1958) an vegetativen marklosen Nervenfasern beschriebenen Verhältnissen. Das regelmäßige Auftreten umschriebener Anhäufungen von Synapsenbläschen weist auf die Existenz von synaptischen Verbindungen innerhalb der Plexusfaserstränge hin. Ob es sich um axodendritische oder axonale Synapsen handelt, kann nicht entschieden werden.

Abschließend ist das Problem der Innervation der Muskelemente zu erörtern. Auffallend war das völlige Fehlen in kleinen Bündeln und einzeln verlaufender markloser Fasern in den schmalen interstitiellen Räumen zwischen den Muskelzellen. Daß sich keine Anhaltspunkte für die Existenz der vielfach beschriebenen terminalen bzw. periterminalen retikulären Differenzierungen (STÖHR 1934, BOEKE 1951, JABONERO 1953, HERZOG 1954) ergaben, sei besonders hervorgehoben. Die Problematik dieser mit Silbermethoden erhobenen Befunde ist wiederholt erörtert worden (HILLARP 1946, KIRSCHKE 1953). Ferner ist folgendes festzustellen: Entgegen CAESAR, EDWARDS u. RUSKA (1957) haben wir an feinen Faserbündeln keinen Kontakt der Axone mit dem Muskelcytolemma gesehen, wie er von DE CASTRO (1951), LAWRENTJEW (1926) und NONIDEZ (1932) im Sinne einer individuellen Innervation der Muskelzellen angenommen wurde. Die Faserbündel verlaufen ausschließlich in den breiteren interstitiellen Räumen und nähern sich der Muskelzellmembran nie bis zum Abstand einer synaptischen Fuge. Daß einzelne Axone in den schmälere interstitiellen Räumen sowie terminale bzw. periterminale Bildungen dem elektronenoptischen Nachweis entgehen könnten, ist nicht anzunehmen. Die Frage der Innervation der Darmwandmuskulatur verdient weitere Untersuchung.

Auf Grund elektronenoptischer Befunde im Darm der Spitzmaus weist TAXI (1958) auf Zellen mit reichlich perinucleär angeordneten Mitochondrien und hellem Grundcytoplasma sowie gut ausgebildetem vesiculärem Endoplasmareticulum hin, die im Spatium zwischen Ring- und Längsmuskulatur vorkommen; er spricht sie als Interstitialzellen an. Wir konnten beim Meerschweinchen diesen Zelltyp im Raum zwischen Ring- und Längsmuskulatur des Darmes nicht finden. Neben Ganglien und Nervenfasernsträngen fanden sich nur Fibrocyten. Lediglich dieser Zelltyp war auch in den interstitiellen Gewebsräumen der glatten Muskulatur feststellbar. Eigene lichtmikroskopische Untersuchungen beim Meerschweinchen (Handpräparat, Methode HORTEGA-PANOTICA) ergaben, daß die von CAJAL (1911) mit Methylenblau und Silbermethoden dargestellten „Interstitialzellen“ genannten Elemente vornehmlich im Gebiet zwischen Serosa und Muscularis externa angeordnet sind. Die elektronenoptische Differenzierung dieser Zellen soll der Gegenstand weiterer Untersuchungen sein.

Zusammenfassung

Der Plexus myentericus vom Colon des Meerschweinchens wurde mit Hilfe der Dünnschnittmethode und des Elektronenmikroskops untersucht. Intraganglionär konnten zwei sich in der Größe ihrer Pericarya unterscheidende Nervenzelltypen abgegrenzt werden. Das Pericaryon zeigt die bei Nervenzellen beschriebenen Grundanordnungen des Endoplasmareticulums, ausgeprägte Golgizonen und osmophile Einlagerungen.

Letztere treten teils als regelmäßig geformte, membranumgebene Körper, teils als unscharf begrenzte Massen auf. Eigentümliche Strukturen von Organellencharakter, die von anderer Seite im Axoplasma markloser Nerven als „vesiculated axon granula“ beobachtet wurden, ließen sich regelmäßig im Nervenzellcytoplasma erkennen. Die interstitiellen Elemente des Ganglions werden durch Schwannsche Zellen eines einheitlichen Types dargestellt. Sie sind auf Grund ihrer feinstrukturellen Merkmale gut von den Nervenzellen zu unterscheiden. Anhaltspunkte für eine syncytielle Organisation bzw. Syndesmie dieser Zellart fanden sich nicht. Der Raum zwischen den Pericarya der Nervenzellen ist nahezu lückenlos von Axonen bzw. cytoplasmatischen Zellfortsätzen erfüllt. Zwischen den Zellmembranen ist ein kontinuierliches Intercellularfugensystem vorhanden. Es stellt den extracellulären Raum innerhalb der Ganglien dar. An den intraganglionären Fasern läßt sich verschiedentlich die Mesaxonanordnung nachweisen. Präsynaptische Axonabschnitte sind durch Synapsenbläschen, nicht selten auch durch Anlagerungen dunkel kontrastierbarer Substanzen an den Membranen gekennzeichnet. Die Struktur und Anordnung der axosomatischen Synapsen an den Nervenzellen zeigen gegenüber den Verhältnissen im Zentralnervensystem keine grundsätzlichen Besonderheiten. Die Befunde sprechen für eine neuronale und gegen eine syncytiale Gliederung des vegetativen Nervensystems. Die als Elementargranula des Neurosekretes im Tractus supraoptico-hypophyseus elektronenoptisch beschriebenen Körperchen sind auch in den Ganglien, nicht aber in den Fasersträngen des Auerbachschen Plexus intraaxonally nachweisbar. Sie finden sich in geringerer Zahl als im diencephal-hypophysären Trakt, aber doch in den verschiedenen dort beschriebenen Zustandsformen. Die Abgrenzung der Ganglien gegen den Kapselraum erfolgt durch die Zellmembran der oberflächlich angeordneten nervösen und interstitiellen Gewebsbestandteile. Der Ganglienoberfläche ist eine Basalmembran angelagert. Die Kapsel wird durch kollagene und elastische Fasern sowie durch Fibrocyten gebildet, deren protoplasmatische Fortsätze das Ganglion hüllenartig umgeben. Intraganglionär finden sich keine Capillaren. Diese liegen frei im äußeren Kapselbereich und weisen einen schmalen Endothelcytoplasmaschlauch und eine Basalmembran auf. Von Bedeutung ist der Nachweis freier Mündungen der Intercellularfugen an der Ganglienoberfläche in den Kapselraum. Für den Stoff- und Flüssigkeitstransport zwischen Blutstrombahn und ganglionärem Gewebe sind folgende Wege gegeben: Capillarendothel, Basalmembran der Capillare, Kapselraum, Basalmembran der Ganglienoberfläche, Inter-cellularfugensystem des Ganglions, Zellmembran der neuronalen und interstitiellen Elemente. Als Grundfunktion des Intercellularfugensystems ist die Vermittlung des intraganglionären Stofftransportes und -austausches zu betrachten. Feine Nervenfaserbündel oder einzelne Axone

waren in den schmalen interstitiellen Räumen der glatten Muskulatur nicht nachweisbar. Für die Existenz terminaler bzw. präterminaler retikulärer Differenzierungen an den Muskelzellen ergab sich kein Anhaltspunkt. Ein synaptischer Kontakt der Axone mit dem Muskelcytolemma konnte nicht nachgewiesen werden.

Literatur

- AUERBACH, L.: Fernere Mitteilungen über den Nervenapparat des Darmes. *Virchows Arch. path. Anal.* **30**, 457—464 (1864). — BAKER, J. R.: The histochemical recognition of lipine. *Quart. J. micr. Sci.* **87**, 441—470 (1946). — Further remarks on the Golgi element. *Quart. J. micr. Sci.* **90**, 293—307 (1949). — BARGMANN, W., u. A. KNOOP: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.* **46**, 242—251 (1957). — BARGMANN, W., A. KNOOP u. A. THIEL: Elektronenmikroskopische Studie an der Neurohypophyse von *Tropidonotus* natrix (mit Berücksichtigung der Pars intermedia). *Z. Zellforsch.* **47**, 114—123 (1957). — BOEKE, J.: The sympathetic endformation, its synaptology, the interstitial cells, the periterminal network, and its bearing on the neuron theory. Discussion and critique. *Acta anat. (Basel)* **8**, 18 (1943). — Sympathischer Grundplexus contra Terminal Reticulum. *Acta neuroveg. (Wien)* **2**, 32—40 (1951). — BRACHET, J.: *Biochemical cytology*. New York: Academic Press Inc. 1957. — CAESAR, R., A. G. EDWARDS and H. RUSKA: Architecture and nerve supply of mammalian smooth muscle tissue. *J. biochem. Cytol.* **3**, 867—878 (1957). — CAJAL, R. S.: *Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos*. Madrid: N. Moya 1893. — *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés.* **2**, 891—942 Paris: A. Maloine (1911). — Die Neuronenlehre. In: *Handb. d. Neurologie I*, S. 920—923. Berlin: Springer 1935. — CASPERSSON, T.: *Cell growth and cell function*. New York: Norton & Co 1950. — CASTRO, F. DE: Die normale Histologie des peripheren vegetativen Nervensystems, das Synapsenproblem: Anatomisch-experimentelle Untersuchungen. *Verh. dtsh. Ges. Path.* **34**. Tagg. 1950, 1—52. — CIACCIO, C.: Über das Vorkommen von Lecithin in den cellularen Entzündungsprodukten und über besondere lipidbildende Zellen (Lecithinzellen) *Zbl. allg. Path. path. Anat.* **20**, 385—397 (1909). — DALTON, J. A., and N. D. FELIX: A comparative study of the Golgi complex. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 79—84 (1956). — DEITCH, A. D., and M. J. MOSES: The Nissl substance of living and fixed spinal ganglion cells. II. An ultraviolet absorption study. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 449—456 (1957). — DEITCH, A. D., and M. MURRAY: The Nissl substance of living and fixed spinal ganglion cells. I. A phase contrast study. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 433—444 (1956). — DOGIEL, A. S.: Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugetieren. *Anat. Anz.* **10**, 517—528 (1895). — Zwei Arten sympathischer Nervenzellen. *Anat. Anz.* **11**, 679—687 (1896). — Über den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes und der Gallenblase des Menschen und der Säugetiere. *Arch. Anat. Physiol. Anat. Anthropol.*, Leipzig, 130—156 (1899). — ELFVIN, G. L.: The ultrastructure of unmyelinated fibers in the splenic nerve of the cat. *J. ultrastruct. Res.* **1**, 428—454 (1958). — FERNANDEZ-MORAN, H.: The sub-microscopic organization of vertebrate nerve fibers. An electronmicroscope study of myelinated nerve fibers. *Exp. Cell Res.* **3**, 282—359 (1952). — FUJITA, H.: Electron microscopic observation on the neurosecretory granules in pituitary posterior lobe of the dog. *Arch. Histol. Jap.* **12**, 165—172 (1957). — GANSLER, H.: Beitrag zur Ultrastruktur der marklosen Nervenfasern. *Verh. dtsh. Ges. Pathol.* **41**. Tagg. Bad Nauheim 1957, 345—351. — GASSER, H. S.: Olfactory nerve fibers. *J. gen. Physiol.* **20**, 473—496 (1956). — Discussion. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **17**, 32—36 (1952). — GEREN, B. B.: The

formation from the Schwann cell surface of myelin in the peripheral nerves of chick embryos. *Exp. Cell Res.* **7**, 558—562 (1954). — HAGER, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Feinstruktur der sogenannten Grundsubstanz in der Groß- und Kleinhirnrinde des Säugetieres. *Arch. Psychiatr. Nervenkr.* **198**, 574—600 (1959). — HAGER, H. u. W. HIRSCHBERGER: Die Feinstruktur der Kleinhirnrinde des Goldhamsters. *Verh. 4. Intern. Kongr. Elektronenmikroskopie Berlin 1958* (im Druck). — HAGER, H., u. W. L. TAFURI: Elektronenoptischer Nachweis sogenannter neurosekretorischer Elementargranula in marklosen Nervenfasern des Plexus myentericus (AUERBACH) des Merschweinchens. *Naturwissenschaften* **46**, 333—334 (1959). — HAGUENAU, F., et W. BERNHARD: L'appareil de Golgi dans les cellules normales et cancéreuses de vertébrés. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* **44**, 27—55 (1955). — HEITZ, E.: Über totale partielle somatische Heteropyknose, sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei *Drosophila funebris* (Cytologische Untersuchungen an Dipteren II). *Z. Zellforsch.* **19**, 720—742 (1933). — Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung (Cytologische Untersuchungen an Dipteren III). *Z. Zellforsch.* **20**, 237—287 (1934). — HERTL, M.: Zum Nucleolus-Problem. *Z. Zellforsch.* **46**, 18—51 (1957). — HERZOG, E.: Bedeutung und Kritik des nervösen vegetativen Terminalreticulums (STÖHR). *Acta neuroveg. (Wien)* **10**, 110—135 (1954). — HESS, A., and A. LANSING: The fine structure of peripheral nerve fibers. *Anat. Rec.* **117**, 175—199 (1953). — HESS, A.: The fine structure and morphological organization of nonmyelinated nerve fibers. *Proc. Roy. Soc. B* **144**, 496—506 (1956). — HILL, J. C.: A contribution to our knowledge of the enteric plexuses. *Phil. Trans. B* **215**, 355—384 (1927). — HILLARP, N. Å.: Structure of the synapse and the peripheral innervation apparatus of the autonomic nervous system. *Acta anat. (Basel)* **4**, 1—153 (1946). — HORSTMANN, E., u. A. KNOOP: Zur Struktur des Nucleolus und des Kernes. *Z. Zellforsch.* **46**, 100—107 (1957). — HYDEN, H.: Die Funktion des Kernkörperchens bei der Eiweißbildung in Nervenzellen. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **54**, 96—130 (1943). — IRWIN, D. A.: The anatomy of Auerbach's Plexus. *Amer. J. Anat.* **49**, 141—166 (1931). — JABONERO, V.: Der anatomische Aufbau des peripheren neurovegetativen Systems. Wien: Springer 1953. — KIRSCH, W.: Synaptische Formationen im Ganglion. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **60**, 399—466 (1954). — KNOOP, A., u. Y. SANO: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am caudalen neurosekretorischen System von *Tinca vulgaris*. *Z. Zellforsch.* **49**, 464—492 (1959). — KUNTZ, A.: The structural organization of the celiac ganglia. *J. comp. Neurol.* **69**, 1—12 (1938). — The structural organization of the inferior mesenteric ganglia. *J. comp. Neurol.* **72**, 371—382 (1940). — LACY, D., and G. E. ROGERS: Recent observations by light- and electron microscopy on the cytoplasmic inclusions of the neurones of *patella vulgata*. *J. roy. micr. Soc.* **75**, 172—175 (1956). — LANGLEY, J. N.: Das autonome Nervensystem. Berlin: Springer 1922. — The nerve fibers constitution of peripheral nerves and of nerve roots. *J. Physiol. (Lond.)* **56**, 382 bis 395 (1922). — LAWRENTJEW, B. J.: Über die Verarbeitung der nervösen Elemente (einschließlich der „interstitiellen Zellen“ CAJALS) in der glatten Muskulatur, ihre Endigungsweise in den glatten Muskelzellen. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **6**, 467—488 (1926). — MATSUO, H.: A contribution on the anatomy of Auerbach's plexus. *Jap. J. med. Sci.* **4**, 417—428 (1937). — MAYER, G. F., u. O. PFLUGFELDER: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Corpora cardiaca von *Carausius morosus* Br. *Z. Zellforsch.* **48**, 566—564 (1958). — MCCLINTOCK, M.: The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea Mays*. *Z. Zellforsch.* **21**, 294—328 (1934). — MOORE, D. H., and H. RUSKA: Electronmicroscope study of mammalian cardiac muscle cells. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 261—268 (1957). — MORIN, G.: Sur la disposition du collagène dans le plexus

d'Auerbach, capsules périganglionnaires et capsules perineuronales. *Bull. Histol.* **6**, Techn. micr. **6**, 400—411 (1929). — MONTEZ, J. F.: The nervous „terminal reticulum“. A critique. II. Observation on the thyroid and the liver. *Anat. Anz.* **84**, 1—17 (1937). — The nervous „terminal reticulum“. A critique. III. Observations on the autonomic ganglia and nerves with special reference to the problem of the neuro-neuronal synapse. Concluding remarks. *Anat. Anz.* **84**, 315—330 (1937). — OHKUBO, K.: Studien über das intramurale Nervensystem des Verdauungskanal. II. Die Plexus myentericus und Plexus subserosus des Meerschweinchens. *Jap. J. med. Sci.* **6**, 21—37 (1937). — PALADE, G. E.: A study of fixation for electron microscopy. *J. exp. Med.* **95**, 285—297 (1952). — PALADE, G. E., and S. L. PALAY: Electron microscope observations of interneuronal and neuromuscular synapses. *Anat. Rec.* **118**, 335 (1954). — A small particulate component of the cytoplasm. *J. biophys. biochem. Cytol.* **1**, 59—68 (1955). — PALADE, G. E., and K. R. PORTER: Studies on the endoplasmatic reticulum. *J. exp. Med.* **100**, 641—672 (1954). — PALADE, G. E., and P. SIEKEVITZ: Liver microsomes. An integrated morphological and biochemical study. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 171—200 (1956). — PALAY, S. L.: Structure and function in the neuron. *Progress in neurobiology. I. Neurochemistry.* London: Korey and J. F. Numberger, Cassel Co. Ltd. 1956. — Synapses in the central nervous system. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 193—207 (1956). — The fine structure of the neurohypophysis. Ultrastructure and cellular chemistry of neuron and tissue. London: H. Waelsch, Cassel & Co. 1957. — PATZELT, V.: Der Darm. In: v. Möllendorff's Handb. d. mikroskop. Anat. d. Menschen V/3, S. 1 bis 448 Berlin: Springer 1936. — PLENK, H.: Der Magen. In: Möllendorff's Handb. d. mikroskop. Anat. d. Menschen V/2, S. 1—234 Berlin: Springer 1932. — PORTER, K. R.: Electromicroscopy of basophilic components of cytoplasm. *J. Histochem. Cytochem.* **2**, 346—375 (1954). — PORTER, K. R., A. CLAUDE and E. F. FULLAM: A study of tissue culture cells by electron microscopy. *J. exp. Med.* **81**, 233—294 (1945). — RHODIN, J., u. T. DALHAMN: Electron microscopy of the tracheal ciliated mucosa in rat. *Z. Zellforsch.* **44**, 345—412 (1956). — ROBERTIS, E. D. P. DE, and H. S. BENNET: Submicroscopic vesicular component in the synapse. *Fed. Proc.* **13**, 35 (1954). — Some feature of the submicroscopic morphology of synapses in frog and earthworm. *J. biophys. biochem. Cytol.* **1**, 47—58 (1955). — ROBERTSON, J. D.: The ultrastructure of a reptilian myoneuronal function. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 369—381 (1956). — The ultrastructure of a reptilian myoneuronal function. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 369—381 (1956). — The cell-membrane concept. *Physiology* **140**, 58—59 (1957). — New observations on the ultrastructure of the membranes of frog peripheral nerve fibers. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 1043—1048 (1957). — Structural alteration in nerve fibers produced by hypotonic and hypertonic solutions. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 349—364 (1958). — SCHABADASCH, A.: Die Nerven des Magens der Katze. *Z. Zellforsch.* **10**, 254—319 (1930). — Intramurale Nervengeflechte des Darmrohres. *Z. Zellforsch.* **10**, 320—385 (1930). — SCHARRER, E.: Neurosekretion. In: Handb. mikrosk. Anat. d. Menschen VI/5. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1954. — SCHMITT, F. O., and B. B. GEREN: The fibrous structure of the nerve axon in relation to the localization of „neurotubules“. *J. exp. Med.* **91**, 499—505 (1950). — STÖHR, PH. jr.: Das peripherische Nervensystem. In: v. Möllendorff's Handb. d. mikroskop. Anat. d. Menschen IV/1, 202—422. Berlin: Springer 1928. — Mikroskopische Studien zur Innervation des Magendarmkanals III. *Z. Zellforsch.* **21**, 243—278 (1934). — Bemerkungen über die Endigungsweise des vegetativen Nervensystems und über den Aufbau des Organismus. *Acta neuroveg. (Wien)* **1**, 74—86 (1950). — Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. In: v. Möllendorff's Handb. d. mikroskop. Anat. d. Menschen, II/5. Berlin, Göttingen, Heidelberg:

Springer 1957. — TAFURI, W. L.: Auerbach's Plexus in the guinea pig. I. A quantitative study of the ganglia and nerve cells in the ileum, caecum and colon. *Acta anat. (Basel)* **31**, 522—530 (1957). — TAFURI, W. L., u. F. DE A. CAMPOS: Der Auerbach'sche Plexus bei der Maus. *Z. Naturforsch.* **13 B**, 816—819 (1958). — Il plesso di Auerbach (mienterico) nella cavia. II. Studio morfologico e istochimico. *Riv. Istoch. Norm. Pat.* (im Druck). — TAXI, J. M.: Sur la structure du plexus d'Auerbach de la souris étudié au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **246**, 1922 (1958). — Recherches en vue de l'identification au microscope électronique des „cellules interstitielles“ de Cajal. 4. Intern. Kongr. f. Elektronenmikroskopie. Berlin 1958. — VERATTI, E.: Über die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympathicus. *Anat. Anz.* **15**, 190—195 (1899) (zit. nach STÖHR, jr. 1928). — VOGT, C., u. O. VOGT: Lebensgeschichte, Funktion und Tätigkeitsregulierung des Nucleolus. *Ärzt. Forsch.* **1**, 8—14; 43—50 (1947). — WATSON, M. L.: The nuclear envelope. Its structure and relations to cytoplasmic membranes. *J. biophys. biochem. Cytol.* **1**, 257—271 (1955). — WERSÄLL, J.: Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae ampullares in the guinea pig. Thesis Stockholm 1956. — YASUZUMI, C., T. SAWADA, R. SUGIHARA, Y. KIRIYAMA and M. SUGIOKA: Electron microscope researches on the ultrastructure of nucleoli in animal tissues. *Z. Zellforsch.* **48**, 10—23 (1958). — ZETTERQUIST, H.: The ultrastructural organization of the columnar absorbing cells of the mouse jejunum. Thesis Stockholm 1956.

Dr. med. et rer. nat. H. HAGER, München 23, Kraepelinstr. 2