

Virchows Archiv
für
pathologische Anatomie und Physiologie
und für
klinische Medizin.

Band 175. (Siebzehnte Folge Bd. V.) Heft 3.

XIII.

**Experimentell-anatomische Untersuchungen
über die Beziehungen der hinteren Rücken-
markswurzeln zu den Spinalganglien.¹⁾**

Von

Dr. med. Karl Kleist,

Assistenzarzt an der kgl. Psychiatrischen und Nervenklinik der Universität
Halle a. S.

(Hierzu Taf. IX und 4 Textfiguren.)

Vordere und hintere Rückenmarkswurzel treten in der vorderen bzw. hinteren Seitenfurche aus dem Rückenmarke heraus und verlaufen konvergierend gegen das Foramen intervertebrale, wo sie sich vereinigen, durchflechten und den Spinalnerven aus sich hervorgehen lassen. Während die vordere Wurzel dabei keine besonderen Eigentümlichkeiten bietet, ist in die hintere Wurzel eine aus Ganglienzellen, Nervenfasern und gefäßführendem Stützgewebe bestehende Anschwellung eingeschaltet — das Spinalganglion.

Dieses auffällige Verhalten der hinteren Wurzel ist der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden; dennoch sind die Beziehungen der hinteren Rückenmarkswurzeln zu den Spinalganglien noch nicht vollkommen geklärt:

¹⁾ Preisgekrönte Bearbeitung der von der medizinischen Fakultät der kgl. Ludwigs-Maximilians-Universität zu München gestellten Preisaufgabe.

Im Folgenden sollen neue experimentell-anatomische Untersuchungen mitgeteilt werden.

Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse ergibt sich aus einem Überblick über die bisher unternommenen Forschungen:

1. Histologische Arbeiten:

Robin, Wagner und Bidder entdeckten 1847 die bipolaren Spinalganglienzellen der Fische. Die Spinalganglienzellen der höheren Wirbeltiere dagegen erwiesen sich nach den zwar lebhaft bekämpften, aber zuletzt siegreichen Forschungen Ranviers, Schwalbes, Retzius u. a. als unipolar.

Ranvier¹ fand weiter, daß der Fortsatz der unipolaren Zellen der höheren Wirbeltiere sich in je eine Faser der das Ganglion durchziehenden hinteren Wurzel einsenke. Retzius² berichtete diese Mitteilung dahin, daß es sich nicht um eine Einsenkung, sondern um eine meist T-förmige Teilung des Zellenfortsatzes in eine zentral- und eine peripherwärts ziehende hintere Wurzelfaser handle. v. Lenhossék³ bestätigte diese Anschauung durch eine sehr eingehende Untersuchung der Spinalganglien des Frosches im Jahre 1886.

Demnach sind die Spinalganglienzellen der höheren Wirbeltiere nur „pseudounipolar“ — um v. Lenhosséks Ausdruck zu gebrauchen — und im funktionellen Sinne den bipolaren Zellen der Fische gleichwertig. Durch eine Reihe vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen wurde schließlich nachgewiesen, daß auch der rein anatomische Unterschied nicht durchgreifend sei; in gewissen Entwicklungsstadien sind auch die Zellen der höheren Wirbeltiere bipolar und bilden sich erst nach und nach in die Formen mit T-artiger Faserteilung um. (His, Freud, Retzius, v. Gehuchten, Ramón y Cajal, v. Lenhossék).

So schien die Frage nach den Beziehungen der hinteren Rückenmarkswurzeln zu den Spinalganglien auf eine sehr einfache Weise gelöst:

Jede Zelle des Spinalganglions besitzt einen sich dichotomisch teilenden Fortsatz, dessen Teilungsarme zentralwärts zum Rückenmarke und peripherwärts zum Nerven verlaufen.

Im Jahre 1886 entdeckte Ehrlich⁴ mit seiner Methode der vitalen Methylenblauinjektion pericelluläre Faserkörbe in den Spinalganglien des Frosches. Cajal⁵ stellte 1890 die gleichen Gebilde mit Golgis Methode dar und zeigte ihren Zusammenhang mit feinen, marklosen Fasern sympathischen Charakters, die sehr wahrscheinlich durch den Ramus communicans dem Ganglion zugeführt werden. Damit war eine zweite Verbindungsart zwischen Faser und Zelle, neben der Verknüpfung des T-Fortsatzes, erwiesen. Auch Babes und Kremnitzer²¹ beschrieben perizelluläre Faserkörbe, die aber nach diesen Autoren die Endigungen von Hinterwurzelfasern darstellen, deren Ursprungszellen im Rückenmarke liegen.

Andere Forschungen rollten die scheinbar endgiltig entschiedene Frage nach der Zahl der Fortsätze der Spinalganglienzellen von neuem auf.

Disse, v. Leuhossék⁶ und Cajal fanden bei verschiedenen Tieren neben dem sich T-förmig teilenden Hauptfortsatz feine dendritenartige Ausläufer; Spiras⁷ sah außerdem Kollateralen von Stamm und Ästen des T-Fortsatzes abgehen. Dogiel⁸ endlich entdeckte mit der von ihm modifizierten Ehrlichschen Methylenblau-Methode mehrere Zelltypen, die sich durch Zahl und Art ihrer Fortsätze unterscheiden.

1. Typus A: Zellen mit feinen Dendriten und einem sich T-förmig teilenden Hauptfortsatz, der oft Kollateralen abgibt. Der periphere Ast der T-Faser zieht entweder zum Nerven oder endet im Ganglion selbst (Typus C); der zentrale Ast läuft durch die hintere Wurzel zum Rückenmarke.

2. Typus B; Unipolare Zellen, deren Fortsatz sich nach Art der Golgischen Zellen vom Typus II in zahlreiche Äste auflöst um schließlich in pericellulären und perikapsulären Netzen an den Zellen Typus A zu endigen,

3. Multipolare sympathische Zellen.

Auch die Zellen Typus B sind ihrerseits von Endnetzen umspannen; diese bringt nun Dogiel in Zusammenhang mit den oben erwähnten sympathischen Faserkörben und konstruiert mit deren Hilfe das Schema eines komplizierten Leitungsapparates: danach geht die Reizleitung einmal — wie früher als allgemein angenommen — durch den peripherischen Ast der T-Faser zur Zelle Typus A und von dort durch den zentralen Ast zum Rückenmarke, andererseits aber auch durch sympathische Fasern (R. comm.) zur Zelle Typus B, durch deren reichverzweigten Ausläufer zu einer größeren Anzahl von Zellen Typus A und von dort wieder durch zentrale T-Äste zum Rückenmarke.

Mag nun diese Hypothese richtig sein oder nicht, soviel ist sicher, daß die Spinalganglienzellen nicht alle gleichartig sind; ferner daß sie nicht alle unabhängig von einander sind, sondern sich teils direkt, teils durch Zwischenschaltung anders gearteter Zellen in mannigfacher Weise miteinander verknüpfen.

Schließlich erfuhr das früher so einfache Bauschema des Ganglions noch eine dritte Modifikation: Schon im Jahre 1878 hatte Freud beim Petromyzon Fasern beschrieben, die, aus dem Rückenmarke stammend, das Spinalganglion durchliefen, ohne mit dessen Zellen in Beziehung zu treten. Nun fand 1890 von Lenhossék⁶ beim 5-tägigen Hühnchen Hinterwurzelfasern, die aus Vorderhornzellen entsprangen und das Ganglion glatt durchsetzten: Angaben, die von Cajal, Gehuchten u. a. bestätigt wurden.¹⁾

¹⁾ Dieser Nachweis rief eine Reihe von physiologischen Experimentaluntersuchungen über die motorischen Funktionen der hinteren Wurzeln hervor: Steinach und Wiener wollen beim Frosch viscerale motorische Funktionen nachgewiesen haben, Horton Smith sah im

2. Experimentell-anatomische Untersuchungen.

Im Jahre 1851 führte Waller⁹ die experimentell-anatomische Methode in die Neurologie ein; das Objekt seiner Untersuchungen war das zweite Halsganglion der Katze, dessen vorteilhafte extravertebrale Lage er entdeckt hatte. Seine allbekannten Resultate sind die folgenden:

a) Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel degeneriert der zentrale Stumpf derselben auf die gleiche Art und mit der gleichen Geschwindigkeit wie der periphere Stumpf eines gleichzeitig durchschnittenen Nerven.

b) Der periphere Stumpf der hinteren Wurzel, ebenso wie das Ganglion selbst und die aus ihm zur Peripherie ziehenden Hinterwurzelfasern bleiben intakt.

An der vorderen Wurzel degenerierte nach Durchschneidung derselben der periphere Stumpf, während der zentrale erhalten blieb.

Die Versuchsdauer Wallers betrug gewöhnlich 10—12 Tage, doch wurden einige Tiere auch erst nach 1—2 Monaten getötet. Waller schloß aus seinen Experimenten auf das Vorhandensein von trophischen Zentren der Nervenfasern und verlegte das Zentrum der Hinterwurzelfasern in die Spinalganglienzellen. Es liegt auf der Hand, daß diese Deutung sehr gut mit der von Ranvier, Retzius und v. Lenhossék begründeten Vorstellung harmoniert, nach der die Hinterwurzelfasern mittels des T-Fortsatzes in Beziehung zu den Spinalganglienzellen treten.

1883 wiederholte Vejas¹⁰ die Wallerschen Versuche am zweiten Halsnerven des Kaninchens, bei dem er bald die Wurzeln (beide zusammen oder die hintere allein), bald den aus dem Ganglion austretenden Nervenstamm durchriß. Zwei Monate nach der Wurzeldurchreißen waren die zentralen sowohl wie die peripherischen Wurzelstümpfe verschwunden, das Ganglion mit allen seinen Zellen intakt, zwei Monate nach der Nervdurchreißen war das Ganglion zugrunde gegangen. Ferner wandte Vejas als erster die v. Guddensche Methode auf diesem Felde an: Neu geborenen Kaninchen wurden die Wurzeln im Gebiet des 10.—12. Brustwirbels durch Herausnahme des unteren Brustmarks durchrissen; nach ca. einem Monat waren die peripherischen Wurzelstümpfe verschwunden, die Zellen des Ganglions vollkommen erhalten, der austretende Nerv verdünnt, aus dünnen, ganz normalen Fasern bestehend.

Auf Grund dieser Ergebnisse erklärte Vejas die Annahme des trophischen Einflusses der Spinalganglienzellen auf die durchziehenden Hinterwurzelfasern für irrig und hielt den Beweis für erbracht, daß die Spinalganglienzellen sich in keiner Weise mit den aus dem Rückenmarke stammenden Hinterwurzelfasern verbanden, unipolar seien und selbständige Fasern zur Peripherie entsendeten.

Der Vejassche Angriff auf Wallers Lehren veranlaßte Joseph¹¹

Gegensätze dazu nach Reizung der hinteren Wurzeln Bewegungen innerhalb der Skelettmuskulatur; nach Stricker u. a. verlaufen vasomotorische, nach Morat trophische Fasern in den Hinterwurzeln.

zu einer erneuten Prüfung der Frage; seine Versuchstiere (Katzen, 2. Halsganglion) blieben ca. 6 Wochen am Leben. Er gelangte im allgemeinen zu einer Bestätigung der Wallerschen Befunde; nur in zwei Punkten wich er von Waller ab. Nach Durchschneidung des peripherischen Nerven sah er stets einige degenerierte Fasern im centralen Nervenstumpfe und der hinteren Wurzel, und nach Wurzeldurchschneidung fanden sich stets einige degenerierte Fasern im peripherischen und einige erhaltene im centralen Stumpfe. Er schloß daraus, daß diese letzteren Hinterwurzelfasern ihr trophisches Centrum nicht im Spinalganglion, sondern im Rückenmarke hätten.

Die partielle Degeneration der hinteren Wurzel nach Durchschneidung des Nerven wurde in der Folgezeit von zahlreichen Forschern bestätigt (näheres s. Redlich²²); einzelne derselben (Friedländer und Krause) nahmen an, daß die degenerierenden Fasern nicht aus dem Spinalganglion, sondern aus Sinneszellen der Körperperipherie entsprängen.

Im Gegensatz dazu halten Sherrington¹³ und Langley¹³ die ursprünglichen Wallerschen Resultate in ihrem ganzen Umfange aufrecht.

Die bisher citierten Arbeiten hatten dem Verhalten der Zellen nach den verschiedenen experimentellen Eingriffen weniger Beachtung geschenkt.

Die Nisslsche Nervenzellenfärbung führte hier einen großen Umschwung herbei, indem nun das Studium der Zellen in den Vordergrund trat.

Lugaro¹⁴ konstatierte nach der Durchschneidung des N. ischiadicus einen beträchtlichen, von starker Bindegewebswucherung begleiteten Zellausfall in den betreffenden Spinalganglien.

v. Gehuchten experimentierte an dem den Spinalganglien funktionell gleichwertigen Ganglion nodosum des N. vagus und fand, daß bei Kaninchen 83—92 Tage nach der Nervdurchschneidung der größte Teil der Ganglienzellen verschwunden war.

Marinesco¹⁶ und Nelis¹⁵ dagegen, welche v. Gehuchten's Versuche wiederholten, bemerkten keine deutliche Verminderung der Zahl der Ganglienzellen.

Bezüglich des Verhaltens der Zellen nach Wurzeldurchschneidung geben Lugaro, v. Gehuchten und Nelis übereinstimmend mit den alten Wallerschen Resultaten an, daß die Zellen vollkommen oder annähernd intakt bleiben.

Endlich hat Bum m¹⁷ die experimentelle Durtrennung der vorderen und hinteren Wurzel des zweiten Halsnerven bei der Katze und ihre Atrophiewirkung auf das zweite spinale Halsganglion studiert. Bei einer im Alter von 14 Tagen operierten und vier Monate nach der Operation getöteten Katze fand sich ein diffuser und ein circumscripter Zellausfall; die dem letzteren entsprechende scharf umschriebene Gewebsstelle lag am dorsalen Rande des Ganglions gegen dessen centrales Ende hin. Die Bündel der hinteren Wurzel waren ca. um je die Hälfte reduziert und bestanden größtenteils aus mittelbreiten, mit Osmium schwach gefärbten Nervenfasern, denen nur eine beschränkte Anzahl solcher mit

grobem Kaliber und intensiver Schwarzfärbung beigemischt war; demnach handelte es sich wohl um eine partielle Atrophie der Markscheiden. In ähnlicher Weise waren die Bündel des zweiten Halsnerven merklich reduziert und bestanden aus mittelstarken und einer spärlichen Anzahl starker Markfasern. Wahrscheinlich liegt auch hier eine partielle Markscheidenatrophie vor. In die sonst total degenerierte vordere Wurzel strahlten aus dem Ganglion zwei Faserbündel ein, deren Elemente nur partielle Markscheidenatrophie zeigten.

Bumm schloß daraus: 1. Außer den Zellen mit T-förmiger Faserteilung, deren centrale und peripherische Äste partielle Markscheidenatrophie zeigen, sind noch andere Zellen vorhanden, die zum Teil durch das Ganglion zerstreut liegen, zum Teil am centrodorsalen Rand vereinigt sind, und deren ungeteilte Fortsätze durch die hintere Wurzel zum Rückenmarke ziehen; es sind das die Neurone, die nach dem experimentellen Eingriff ausfielen; sie stehen wahrscheinlich in Konnex mit den durch die Rr. comm. eintretenden sympathischen Fasern und stellen mit diesen eine centripetale sympathische Bahn dar. 2. Die vordere Wurzel des zweiten Halsnerven besteht aus einer centrifugalen (motorischen) Komponente und zwei centripetalen (sensiblen) Komponenten, deren Ursprungszellen im Spinalganglion liegen.

Zum Schlusse sind noch die Untersuchungen zu erwähnen, die mit Nissls¹⁸ Methode der „primären Reizung“ angestellt wurden. Die Methode gründet sich auf ein von Nissl angegebenes Gesetz, nach dem die Aufhebung der Verbindung einer Nervenzelle mit ihrem Endorgan bzw. mit dem zunächst von ihr abhängigen Centrum in derselben eine rückläufige Veränderung hervorruft, die in den allerersten Wochen sicher nicht über das durch sie repräsentierte erste Centrum hinausgreift. Nissl fand nun, daß nach der Durchschneidung eines Nerven alle Spinalganglienzellen sich veränderten (tigrolytisch wurden), und daß außerdem gewisse Rückenmarkszellen, insbesondere solche der Substantia gelatinosa Rolandi, in ähnlicher Weise erkrankten. Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel traten die Veränderungen der erwähnten Rückenmarkszellen ebenfalls ein, während die Spinalganglienzellen unbehelligt blieben. Die Richtigkeit seines Gesetzes vorausgesetzt, mußte Nissl schließen, daß die sensiblen Hinterwurzelfasern unabhängig von den Spinalganglien seien, aus Zellen der Substantia gelatinosa Rolandi entsprängen, und daß die Spinalganglienzellen eigene unabhängige Fortsätze in den Nerven sendeten — es sind genau die Vejasschen Behauptungen.

Cox¹⁹ hat die Spinalganglienzellen in verschiedenen Zeiträumen nach der Nervdurchschneidung untersucht und sah nach 1—4 Tagen Veränderungen der kleinen und eines Teiles der großen Zellen (Cox' Typus I mit diffuser Tigroid-Anordnung), denen nach 9 Tagen Veränderungen der übrigen großen Zellen (Cox' Typus II mit konzentrischer Tigroid-Anordnung) folgten. Er ist der Ansicht, daß die zuerst erkrankten Zellen ein erstes Neuron, die späteren ein zweites, dem ersten übergeordnetes reprä-

sentieren, und sieht deshalb in seinen Ergebnissen eine experimentelle Bestätigung der Dogielschen Anschauungen: Cox' zuerst erkrankende Zellen sollen mit Dogiels Typus A-Zellen (T-Neuronen¹⁾) identisch sein; die später ergriffenen mit den Zellen Typus B, deren Fortsätze mit Endnetzen an jenen ersten endigen.

Um nun die Summe aller Ergebnisse überblicken zu können, habe ich in einer Skizze die bisher beschriebenen Beziehungen der hinteren Rückenmarkswurzeln zu den Spinalganglien veranschaulicht (Textfigur 1). Es ist von Interesse, dieses Schema mit einem zweiten (Textfigur 2) zu vergleichen, in dem alle überhaupt denkbaren Beziehungen zwischen Hinterwurzelfasern und Zellen dargestellt sind.

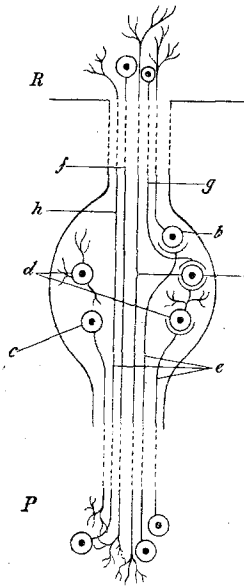


Fig. 1.

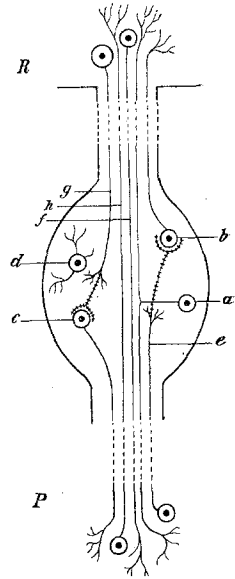


Fig. 2.

Erklärung zu Textfigur 1.

- R = Rückenmark.
- P = periphere Organe bzw. Sympathicus.
- a = T-Neurone.
- b = Bumms Zellen.
- c = Vejás' und Nissls Zellen.
- d = Dogiels Typus B — und sympathische Zellen.
- e = Cajals sympathische Neurone.
- f = Neurone von v. Lenhossék, Joseph, Vejás, Nissl.
- g = Neurone von Babes und Kremnitzner.
- h = Neurone von Friedländer und Krause.

¹⁾ Ich wende den Begriff „Neuron“ nur der Kürze halber für einen Faserzellkomplex an, dessen Teile in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis stehen.

Man sieht, daß die Existenz aller dieser Faserzellkomplexe teils nachgewiesen, teils mit mehr oder weniger Berechtigung behauptet worden ist.

Eigene Untersuchungen.

Als Versuchstiere dienten halb ausgewachsene Kaninchen und Katzen. Experimentiert wurde bei Kaninchen am 1., 2. und 3. Halsnerven, sowie am 10., 11. und 12. Brustnerven, bei Katzen ausschließlich am 2. Halsnerven. Die Operation ist am einfachsten bei der Katze: Die Nackenhaut wird in der Medianlinie gespalten und die Nackenmuskeln werden zur Seite gezogen; man gelangt so auf die seitlichen Fortsätze des Atlas und Epistropheus, zwischen denen das distale Ende der Wurzeln, Ganglion und Stamm des 2. Halsnerven liegen. Wurzeln oder Nerv wurden nun entweder durchschnitten oder es wurde bei dem einen Versuch eine Ligatur um die Wurzeln gelegt und proximal von derselben durchschnitten, im anderen Falle der Nerv ligiert und distal von der Ligatur ein Stück von etwa 1 cm Länge aus demselben excidiert. Ich tat dies, um für eine eventuelle Regeneration möglichst ungünstige Verhältnisse zu schaffen. Bei der Durchtrennung des Nerven ist sehr darauf zu achten, daß die Ligatur alle Äste des dicht am Ganglion sich spaltenden Stammes mitfaßt. Bei der Wurzeloperation muß man die Wunde möglichst klein machen und sehr schonend, am besten immer stumpf vorgehen, damit man nicht zu viele periphere Ästchen verletzt und dadurch die Reinheit des Experiments beeinträchtigt. Solche Nebenverletzungen ganz zu vermeiden, ist natürlich ein Ding der Unmöglichkeit.

Bei Kaninchen ist die Operation am 2. Halsganglion, das ebenfalls extravertebrale Lage besitzt, die gleiche; jedoch ist die Wurzeldurchtrennung etwas schwieriger, weil nur ein ganz kleines Stück der Wurzeln freiliegt. Die Operationen an den anderen, sämtlich intravertebral gelegene Ganglien haben verschiedene Nachteile: bei der Durchschneidung des Nerven, den man immer erst einige Millimeter vom Ganglion entfernt zu Gesichte bekommt, hat man keine absolute Gewähr dafür, ob man sämtliche Äste desselben durchtrennt hat, insbesondere entgeht einem der R. comm. sehr gern. Will man die Wurzel

durchtrennen, so muß man ein Stück aus dem Wirbelbogen beseitigen, was nicht ohne Verletzung peripherischer Äste des betreffenden Nerven, vorzüglich solcher des R. post., zu bewerkstelligen ist. Sogar der entsprechende Nerv der andern Seite kann dabei in Mitleidenschaft gezogen werden, was sich später bei der vergleichenden Untersuchung der zwei korrespondierenden Ganglien störend bemerkbar macht. Auch ist eine Ligatur der Wurzelbündel in diesem Falle nicht angängig; ich durchschnitt dieselben einfach mit einem feinen, sichelförmigen Messerchen.

Die Versuchsdauer betrug 3—6 Monate. Die Tiere wurden durch Chloroforminhalation getötet und Nerv, Ganglion und Wurzel, zum Teil auch Rückenmark, mit 1prozentiger Osmiumsäure behandelt oder in Carnoys Gemisch fixiert und nach Nissl, v. Lenhossék u. a. gefärbt. Beim Schneiden wurden die Präparate so orientiert, daß die Schnittebene in dorsoventraler Richtung, parallel der Längsachse des Ganglions verlief.

Nur solche Experimente, bei denen der Wundverlauf reaktionslos war, legte ich meinen Untersuchungen zugrunde.

Es erleichtert die Darstellung der pathologischen Veränderungen, wenn ich zuerst kurz den Bau der normalen Ganglien beschreibe (vgl. Figg. 1, 2, 4 und 5 der Tafel IX).

Ein normales Ganglion vom Kaninchen ist im allgemeinen länglich-eiförmig gestaltet, mit einem proximalen und einem distalen Pole, einer dorsalen und einer ventralen (der vorderen Wurzel zugekehrten) Seite.

Die hintere Wurzel tritt meist in drei Bündeln am proximalen Pole ein; dort wachsen ihre Fasern zu einem breiten, achsialen Zuge auseinander, schließen sich gegen den distalen Pol wieder enger zusammen und verlassen das Organ, von neuem zu Bündeln vereinigt.

Die Bündel der austretenden Fasern sind aber nicht identisch mit denen der eintretenden, sondern entstehen aus einer teilweisen Umlagerung und Neugruppierung derselben.

Die überwiegende Mehrzahl der Fasern ist markhaltig. Die austretenden Fasern sind anscheinend viel zahlreicher, als die eintretenden; Bühlers Zählungen ergaben beim Frosche:

hintere Wurzel	680 Fasern,
vordere „	425 „
zusammen	1105 Fasern.

Nervenstamm 1488: also eine Differenz von 383 Fasern, die zum größten Teil jedenfalls auf Rechnung der hinteren Wurzel kommt. Aus dem Verhalten der Hinterwurzelfasern resultiert eine Gliederung des Ganglions in eine Achsen- und Rindenzone; letztere ist auf der ventralen Seite schwächer als auf der dorsalen. Während die Achsenzone wesentlich aus Fasersträngen besteht, zwischen denen Zellen einzeln und in Gruppen eingesprengt liegen, schichtet sich die Rindenzone fast nur aus Zellen auf; die Zahl der Zellen soll, wie ich Stöhrs Histologie entnehme, 6mal größer sein, als die der eintretenden markhaltigen Fasern. Das Perineurium der hinteren Wurzel bzw. des Nervenstammes setzt sich in eine bindegewebige Kapsel des Ganglions fort, das Endoneurium begleitet die Fasern ins Innere des Organs; die Achsenzone ist etwas reicher an Bindegewebe, als die Randgebiete. Der Bau des zweiten Halsganglions der Katze stimmt im allgemeinen mit dem Gesagten überein; nur ist dasselbe umfangreicher und oft etwas anders gestaltet: am distalen Ende sitzt der dorsalen Seite des sonst länglich-eiförmigen Körpers ein rundlicher Höcker auf. Im Ganglion hält sich der Faserzug der hinteren Wurzel sehr nahe am ventralen Rande, so daß die Mehrzahl der Zellen in einem hohen, dorsalen Randlager vereinigt ist. Der Faseraustritt findet nicht nur am distalen Pol, sondern oft schon von der Mitte der ventralen Seite bis zum distalen Pol hinunter statt; auf dieser ganzen Strecke mischen sich sogleich vordere und hintere Wurzelfasern.

Versuchsergebnisse.

A. Nervdurchtrennung.

1. Bei einem Kaninchen, das vier Monate nach der Durchschneidung des N. cervicalis III getötet wurde, war der Sektionsbefund folgender: Der zentrale Nervstumpf ist im Vergleich zu dem aus dem korrespondierenden Ganglion austretenden Stamme etwas verdünnt und endet in einer leichten Anschwellung, die mit der Umgebung fest verwachsen ist. Das Ganglion ist im ganzen etwas kleiner als das der anderen Seite, die Wurzeln zeigen dem bloßen Auge keine Veränderung.

Mikroskopische Untersuchung: Figur 1 stellt einen Schnitt durch die Mitte des linken, nicht operierten Halsganglions dar; Figur 2 einen eben solchen vom rechten operierten Ganglion. Man sieht, daß die Verkleinerung des rechten Ganglions hauptsächlich den queren Durchmesser betrifft.

Das linke Ganglion ist rundoval mit einer Vorwölbung am ventralen Rande; das rechte Ganglion ist schmaloval, die erwähnte Wölbung ist verstrichen. Die Achsenzone und das ventrale, der vorderen Wurzel benachbarte Randgebiet scheinen hauptsächlich verschmälert zu sein, während das dorsale Zellenlager zwar auch, aber weniger stark eingefallen ist. Bei der näheren Untersuchung gehen wir von der Stelle der Durchflechtung der vorderen und hinteren Wurzel aus (Fig. 2 N). Die vordere Wurzel des operierten Ganglions unterscheidet sich wenig von der des normalen; ihre Fasern sind beinahe alle markhaltig, die Konturen derselben schlank und glatt. Die aus dem Ganglion austretenden Hinterwurzelbündel dagegen sind im ganzen etwas verschmälert, haben welligen Verlauf und enthalten nur wenige grobkalibrige Markfasern, deren Markscheiden zumeist geschrumpft, gekerbt oder in perlschnurartige Ketten einzelner Marktrümmer zerklüftet sind (Textfig. 3 a). Die große Mehrzahl aller Hinterwurzelfasern besitzt einen feinen, grauen Marksäum, der auch oft unregelmäßig konturiert ist (Textfig. 3 b). Diese Fasern sind zahlreicher als die gleichartigen des normalen Ganglions; sie können daher nur zum Teil mit diesen identisch sein und gehen wahrscheinlich durch teilweisen Markschwund aus den grobscheidigen Elementen hervor. In gleicher Weise entsprechen die ganz marklosen Fasern nur zum Teil den Fasern des normalen Ganglions und sind im übrigen als tiefere Degenerationsstufen der Markfasern zu betrachten. — Einen Schritt weiter proximal in der distalen Ganglionpforte bei d. P. sind die markarmen Elemente zugunsten der markreichen vermindert.

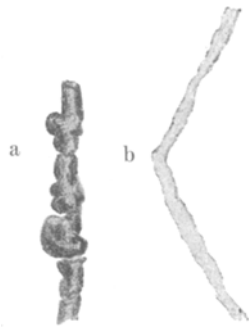


Fig. 3.

Innerhalb des Ganglions kommen immer mehr dicke Fasern mit gestrecktem Verlauf und glatten Umrissen zu Beobachtung. In den ins Ganglion eintretenden Wurzelbündeln endlich sind markarme, zerfallende und normale Fasern etwa zu gleichen Teilen enthalten. — Im ganzen Verlaufe der hinteren Wurzel, besonders in den austretenden Zügen, zeigt das Bindegewebe eine Vermehrung seiner spindeligen Kerne, was auf einen Ausfall spezifischer Gewebeteile schließen läßt.

Es spielt also in der hinteren Wurzel ein von der Schnittstelle gegen das Rückenmark hin an Intensität und Ausdehnung abnehmender Degenerationsprozeß.

Die Zellen des Ganglions sind um etwa ein Drittel vermindert, und zwar ist der Ausfall in der Achsenzone und dem ventralen Teile der Rindenschicht stärker als in den übrigen Teilen des Randzellenlagers; in den letztgenannten Gebieten sind die noch vorhandenen Zellen fast sämtlich gut erhalten, während man in der Achse und am ventralen Rande des Ganglions öfters schrumpfende, hie und da auch vakuolär entartende Ele-

mente sieht. Es ist zu bemerken, daß der Zellausfall im übrigen gleichmäßig ist und nicht, wie die Faserdegeneration, vom Wurzelaustritt zum Wurzeleintritt abnimmt. Die Verminderung betrifft nach meinen Zählungen in erster Linie die großen Zellen, in viel geringerem Maße die kleinen Zellen, während die Zahl der mittelgroßen nahezu die gleiche geblieben ist. Unter den kleinen Zellen sind nun die kleinsten Formen vermehrt, und diese Tatsache beweist, daß die Verminderung der größeren Zellen nicht allein auf einem Ausfall, sondern auch zum Teil auf einer Volumsabnahme, einer einfachen Atrophie beruht, durch welche eine Anzahl größerer Zellen in die Reihen der kleineren übergeführt wird. Diese Atrophie verläuft ohne Veränderung der Zellstruktur, ist von der Schrumpfungsatrophie verschieden und steht offenbar in Parallele zu der partiellen Markscheidenatrophie vieler Fasern.

Die ganze Achsenzone ist von einem kernreichen Granulationsgewebe durchwuchert, das sich in der Ganglienmitte gegen den ventralen Rand hin ausbreitet und alle Zwischenräume der rarefizierten Faserzüge und Zellen dicht ausfüllt. In der Rindenschicht, — mit Ausnahme des erwähnten ventralen Gebietes —, ist scheinbar das Gefüge des Organs nun gelockert; dennoch findet sich auch hier in den Lücken zwischen den verstreut liegenden Zellen ein vermehrtes, weniger kernhaltiges als faseriges Stützgewebe. Dieses Verhalten des Bindegewebes führt zu einer auf den ersten Blick sichtbaren, höchst charakteristischen Sonderung des Ganglions in zwei Gebiete, die zum Teil mit den im normalen Ganglion durch den Verlauf der Wurzelfasern abgegrenzten Zonen zusammenfallen. Die Ursachen dieser Unterschiede liegen einmal in den Besonderheiten der Degenerationsprozesse: im Granulationsgebiet fallen noch andauernd nervöse Elemente in beträchtlicher Menge aus; in den nur gelockerten Randzonen geht nur hie und da eine Zelle unter. Dazu kommt aber, daß in der Achsenzone die Markauflösung schon als chemischer Reiz die Zellproliferation anregt, und daß in diesem Teile des Ganglions das Bindegewebe an und für sich stärker entwickelt ist.

2. Ein Kaninchen, welches am rechten N. cervic. II operiert und erst nach sechs Monaten getötet wurde, lieferte nachstehendes Ergebnis:

Die Wurzeln sind nicht sichtlich verändert, Ganglion und zentraler Nervstumpf sind in ein einheitliches, länglich-eiförmiges, von einer derben Membran umschlossenes Gebilde umgewandelt. Am distalen Pole dieses Gebildes liegt die Ligatur, und von dort zieht ein weißer Narbenstrang zu dem verdünnten, grau-weißen peripherischen Nervstumpfe.

Die Orientierung des Präparates war bei der geschilderten Verunstaltung erschwert, und so trafen die Schnitte das Ganglion nicht parallel der Längsachse in dorsoventraler Ebene, sondern mehr schräg, wodurch die vordere Wurzel in die ersten Schnitte, die Hauptmasse des Ganglions in die tieferen Schnitte zu liegen kam. Figur 3 stellt einen der letzteren Schnitte dar. Die nicht mitgetroffene vordere Wurzel ist zwar stark mit degenerierenden Fasern durchsetzt, jedoch nicht soweit vom normalen Zu-

stande entfernt, wie die hintere. Der ovale Schnitt enthält bei G das schräg getroffene, und infolgedessen scheinbar querverbreiterte und längs verkürzte Ganglion, bei N den zentralen Nervstumpf, bei l die Ligatur; H ist die das ganze Gebilde umscheidende straffe Hülle, die bei k aus der Ganglienkapsel hervorgeht. In der Ligatur liegt ein gelbbraunes, kernreiches, längs gestreiftes Bündel, das von Nervenfasern nichts mehr erkennen läßt; zentralwärts gehen seine auseinander weichenden Züge in ein lockeres Gewebe über, das aus Bindegewebsfasern, marklosen Nervenfasern, und dünn-scheidigen, feinen, zum Teil geschrumpften und verzerrten Elementen besteht. Aus diesem Fasergewirr sammeln sich an der distalen Ganglienpforte Nervenbündel, deren dünne, oft unregelmäßig gezeichnete Fasern zarte, graue Marksäume tragen; es sind die gleichen Elemente, wie wir sie in den austretenden Bündeln beim viermonatlichen Versuch kennen lernten. Im Ganglion gesellen sich ihnen mehr und mehr dunkler gefärbte, gröbere Fasern zu, die gewöhnlich den schon früher beschriebenen Markzerfall zeigen. An der Zusammensetzung der eintretenden Wurzel endlich beteiligen sich die beiden Fasergattungen etwa in dem Mengenverhältnis von zwei zu eins. Der Zellausfall ist stärker wie beim viermonatlichen Versuch und zwar, wie dort, am beträchtlichsten in der Achsenzone und in der Mitte des ventralen Randgebietes (letzteres läßt sich infolge der erwähnten schrägen Schnittführung nicht in dem einen abgebildeten Präparate überblicken, sondern geht aus dem Vergleiche aller Schnitte hervor).

Die Bindegewebswucherung ist hier umfangreicher, aber kernärmer als im erstbeschriebenen Falle, und deshalb kommt es nicht zu einer deutlichen Abgrenzung zweier verschiedener Zonen wie in Figur 2. Es klingt eben der Zerstörungsprozeß in der Achsenzone, der bei Versuch 1 noch lebhaft war, hier allmählich ab, und indem so die Vorgänge an den nervösen Elementen beider Zonen einander ähnlich werden, gleichen sich auch die durch ihre Differenzen hervorgerufenen Unterschiede im Verhalten des Bindegewebes aus.

Bei r F hat der Schnitt eine Anzahl zarter Fasern getroffen, die sich von den dünnen Elementen des zentralen Nervenstumpfes durch ihre regelmäßigen Konturen, ihren graublauen Farbenton (gegenüber dem Gelbgrau jener), ihren Verlauf in schwachen, vielfach gewundenen und verknäuelten Bündelchen, vor allem aber dadurch unterscheiden, daß sie sich außerhalb des Gebietes der Nervenstümpfe finden; sie umgeben die Ligatur, erstrecken sich von dort in den Narbenzug S und durch ihn in den verödeten peripherischen Nerven, und umwuchern nach der entgegengesetzten Richtung den zentralen Stumpf, wo sie sich in anderen Schnitten bis zur Gegend der Durchflechtung der vorderen und hinteren Wurzel verfolgen lassen: es sind junge regenerierte Nervenfasern. Woher stammen dieselben? Die aus dem Ganglion austretende Hinterwurzel, die sich in dem Faserwirrsal N auflöst, ist so deutlich entartet, daß man von ihr regenerierende Elemente kaum ableiten kann. Die Regeneration scheint ganz vorzugsweise von der vorderen Wurzel auszugehen.

Ich fasse das Ergebnis der Durchtrennungsversuche am Nerven dahin zusammen:

Die hintere Wurzel ist der Schauplatz eines Degenerationsprozesses, der von der Schnittstelle zum Rückenmarke hin an Intensität und Ausdehnung abnimmt: die Fasern erleiden einen teilweisen — seltener einen totalen — Verlust ihrer Markscheiden; eine Minderheit schwindet ganz, vorwiegend in den austretenden Zügen. Normale Fasern und solche mit erst beginnender Markentartung sieht man nur in den eintretenden Bündeln.

Das Spinalganglion verliert mehr als ein Drittel seiner Zellen, besonders in der Achsenzone und im ventralen Rindengebiete. Die erhalten bleibenden Zellen zeigen zum Teil eine einfache Atrophie.

Das Bindegewebe ist nach Maßgabe der Zerstörung nervöser Elemente vermehrt; innerhalb der Faserbahnen am stärksten in den austretenden Bündeln, innerhalb des Ganglions hauptsächlich in der Achse und dem ventralen Randlager.

Die vordere Wurzel steht im auffälligen Gegensatz zur hinteren: ihre Fasern unterliegen einer weniger tiefgreifenden Degeneration und behalten die Fähigkeit der Regeneration.

Die Resultate der eingangs zitierten Arbeiten stimmen mit diesen Ergebnissen nur zum Teil überein: die Degenerationen der Fasern und Zellen mögen nach 10—12 Tagen noch sehr undeutlich sein, sodaß Waller, Sherrington u. a., die nach diesen kurzen Zeiträumen untersuchten, sie übersehen haben können. Nach drei und mehr Monaten sind sie dagegen — in meinen Versuchen wenigstens — so auffallend, daß mir die gegenteiligen Befunde Nélis' und Marinescos unverständlich sind. Joseph nähert sich meinen Resultaten, indem er nach sechs Wochen eine teilweise Entartung im zentralen Nervstumpf beschreibt. Lugaro und v. Gehuchten haben nach 35 bzw. 83 Tagen, ebenso wie ich, einen partiellen Zelluntergang konstatiert. Vejas sah schon nach zwei Monaten das ganze System der hinteren Wurzel samt dem Ganglion zugrunde gehen. Ich habe meine Experimente so oft wiederholt, und bin immer zu dem gleichen Resultate einer nur teilweisen Entartung gelangt, daß ich mir die Vejas'schen Angaben nur durch

einen Fehler der experimentellen Technik erklären kann. Tatsächlich hat auch Vejas den austretenden Stamm nicht durchschnitten, sondern durchrissen, und die Durchreißung ist keine einfache Leitungsunterbrechung, sondern eine sehr viel schwerere Verletzung des betreffenden Neurons, sie wirkt außerdem durch Zerrung auch auf entferntere Teile ein und führt möglicherweise zu Zirkulationsstörungen, die ihrerseits wieder sekundäre Degenerationen verursachen können, sie ist also ein ganz unberechenbarer Eingriff. Wahrscheinlich sind die schweren Veränderungen, die Vejas gesehen hat, seiner Operationsmethode auf Rechnung zu setzen.

B. Wurzeldurchtrennung.

1. Vier Monate nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel des 10. Brustnerven eines Kaninchens waren die Wurzelstümpfe durch Narbengewebe verbunden, Ganglion und Nerv nicht merklich verändert.

Figur 5 ist ein Schnitt durch die Mitte des Ganglions; Figur 4 ein ebensolcher vom korrespondierenden Ganglion. Der Schnitt durch das pathologische Ganglion erscheint etwas verschmälert und proximal verjüngt gegenüber dem in Figur 4 abgebildeten Schnitt des normalen Ganglions. Die nicht durchtrennte vordere Wurzel ist intakt.

In den Maschen des Narbengewebes der Schnittstelle S liegen eine große Anzahl teils markloser, teils dünn-scheidiger, oft geschrumpfter Fäserchen; sie laufen gegen den zentralen Pol des Ganglions zu zwei Bündeln zusammen, die bedeutend schmaler sind als die entsprechenden der Figur 4. Innerhalb des Ganglions verlieren sich die entarteten Elemente, und an ihrer Stelle setzen normale Fasern, vermischt mit wenigen Formen von beginnender Markdegeneration den Verlauf der Faserbahnen fort, um am distalen Pole in einem breiten, nicht verschmälerten Zuge das Ganglion zu verlassen. Die nur zum geringsten Teil geschrumpften Zellen liegen in der Achsenzone und dem ventralen Randgebiet beinahe ebenso dicht aneinander, wie in den entsprechenden Teilen des Vergleichsganglions. Am distalen Pol (bei d. P.) sowie im dorsalen Randzellenlager, besonders an einer umschriebenen Stelle kurz oberhalb der Mitte desselben (bei f. Z. g.) ist das Gefüge der Zellen außerordentlich gelockert. Die Stützsubstanz dieser Gebiete erfüllt die breiten Zwischenräume der rarefizierten Zellen mit einem kernarmen, faserigen Gewebe, während sich in den übrigen Partien des Ganglions eine gegen den distalen Pol abnehmende, spärliche, kernreiche Wucherung vorfindet. Der Zellausfall beträgt etwa ein Sechstel, und zwar sind am stärksten die großen, weniger die mittleren Zellen vermindert, während die Zahl der kleinen Zellen etwas angestiegen ist; ein Befund, aus dem wieder auf eine einfache Atrophie einer Anzahl von Zellen geschlossen werden

muß. Die deutliche Abnahme des ganzen Zerstörungsprozesses in zentrifugaler Richtung, sowie der Mangel einer irgendwie auffallenden Degeneration im peripherischen Nerven beweisen uns, daß die Operation unter beinahe vollkommener Schonung der peripherischen Äste des 10. Brustnerven gelungen ist, und berechtigt uns, die Degenerationen so gut wie ausschließlich auf die Wurzeldurchschneidung zurückzuführen.

Über die wichtige Frage der Regeneration klärt der in Figur 6 abgebildete Schnitt auf, der dem zweiten Halsganglion einer drei Monate nach der Operation untersuchten Katze entstammt.

Ganglion und peripherischer Wurzelstumpf verhalten sich im ganzen wie bei dem oben beschriebenen Kaninchenexperimente. Die Fasern verlieren sich in dem Narbengewebe der Schnittstelle und zeigen dort die oft genannten Kennzeichen einer unheilbaren Degeneration. Ihnen gegenüber tritt der zentrale Hinterwurzelstumpf in die Narbe ein: auch er löst sich in ein Gewirr feiner, markloser und dünn-scheidiger, geschrumpfter Fäserchen auf; in seinem Verlaufe besteht er im wesentlichen aus schmalen, leicht wellig dahinziehenden, graugelben Markfasern.

Die größte Ähnlichkeit mit dem zentralen Hinterwurzelstumpf besitzt der periphere Vorderwurzelstumpf. Ganz anders der zentrale Vorderwurzelstumpf: er setzt sich aus grobkalibrigen Fasern mit oder ohne Markzerklüftung sowie aus einer nicht geringen Zahl atrophierender Elemente zusammen und entsendet bei r F ein dichtes Büschel feiner, graublau geränderter — offenbar junger — Fasern, die in vielfach sich windende Bündelchen geordnet in die Narbe hineinwuchern und zum Teil schon den Weg zum peripherischen Vorderwurzelstumpfe gefunden haben.

Das Ergebnis der Wurzeldurchtrennungen ist somit in kurzen Worten dies:

Die Durchtrennung der hinteren Wurzel ruft in derselben einen Zerstörungsprozeß hervor, der in zentrifugaler Richtung an Intensität und Ausdehnung nachläßt und schon innerhalb des Ganglions erlischt; ob eine spärliche Degeneration bis in die austretenden Bündel fortschreitet, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, da die Entartung einzelner Fasern auch einer Nebenverletzung peripherischer Äste zugeschrieben werden kann.

Etwa der sechste Teil der Spinalganglienzellen geht zugrunde: der Ausfall beschränkt sich — sehr im Gegensatze zu den Ergebnissen der Nervdurchschneidung — auf das dorsale Randzellenlager und den proximalen Pol, und läßt Achsenzone und ventrales Randgebiet fast unberührt. Die erhalten bleibenden Zellen erleiden zum Teil eine einfache Atrophie.

Vermehrtes Bindegewebe deckt auch hier den Verlust

nervöser Gewebsteile: eine ganz unbedeutende Kernwucherung findet sich in der Achsenzone und der ventralen Rindenpartie, während die rarefizierten Zellen des dorsalen Randlagers in ein faserig-narbiges Zwischengewebe eingebettet sind.

Der periphere Stumpf der vorderen Wurzel stirbt ab, der zentrale Stumpf degeneriert nur zum Teil und entwickelt junge Nervenfasern.

Zwischen diesen Ergebnissen und den Resultaten früherer Untersuchungen herrscht ebenfalls nur teilweise Übereinstimmung:

Alle Autoren fanden, daß die Wurzeldurchschneidung im Vergleich zur Durchtrennung des austretenden Nerven ein relativ unschädlicher Eingriff für die Faserzellkomplexe der hinteren Wurzel ist; daß aber trotzdem Zellen infolge der Durchtrennung der eintretenden Wurzel zugrunde gehen, wird nur von einem Forscher erwähnt. Nur Bumm beschreibt eine am centro-dorsalen Rande gelegene und eine durch das Ganglion zerstreute Zellgruppe, welche zweifellos mit meinen ausfallenden dorsalen Randzellen und den vereinzelt, zerstreuten Zellen identisch ist. In Bums Präparaten waren außerdem die aus dem Ganglion austretenden Hinterwurzelfasern partiell atrophisch, wo hingegen sie bei meinen Experimenten annähernd intakt blieben; der Gegensatz hebt sich jedoch dadurch auf, daß Bumm seine Versuche mit v. Guddens Methode an sehr jungen Tieren anstellte, die bekanntlich auf jede Verletzung mit tieferen Veränderungen reagieren, als die erwachsenen Tiere, an denen ich experimentierte. Über die sensiblen, dem Ganglion entstammenden Komponenten der vorderen Wurzel, welche Bumm beschreibt, gaben mir meine Präparate keinen Aufschluß. Eine partielle Atrophie des austretenden Stammes nach v. Guddenscher Operation sah auch Vejas, der von einer Verdünnung des Nerven und einer Zusammensetzung desselben aus dünnen, ganz normalen Fasern spricht. Der weiteren Behauptung Vejas, daß die zentralen Stümpfe beider Wurzeln nach der Operation am erwachsenen Tiere schon nach zwei Monaten total verschwänden, kann ich nicht zustimmen: am zentralen Stumpfe der hinteren Wurzel, der nach vier Monaten schwere degenerative Entartung zeigte, würde man diesen Befund vielleicht nach sechs oder acht Monaten erheben

können; dagegen scheint mir der zentrale Vorderwurzelstumpf sehr widerstandsfähig zu sein; erst müßte seine regenerative Kraft erlöschen, ehe an einen völligen Schwund zu denken wäre. Ich argwöhne, daß auch diese Vejjasschen Angaben durch die unzweckmäßige Technik der Wurzeldurchreißung bedingt sind. Die Ergebnisse der kurz dauernden Versuche Wallers, Sherringtons und Langleys — an der vorderen Wurzel: Degeneration des peripherischen, Erhaltenbleiben des zentralen Stumpfes; an der hinteren Wurzel: Degeneration des zentralen und Erhaltenbleiben des peripherischen Stumpfes und des Ganglions — sowie die Befunde Josephs, der einige erhaltene Fasern auch im zentralen Hinterwurzelstumpfe und einige degenerierte auch im peripherischen Hinterwurzelstumpfe beschreibt, lassen sich unter Berücksichtigung der verschiedenen langen Versuchsdauer mit meinen Resultaten vereinigen.

Bei der Beurteilung meiner Ergebnisse gehe ich von der Tatsache aus, daß die Degeneration der hinteren Wurzel nach der Durchtrennung zwischen Rückenmark und Ganglion im Ganglion ihr Ende findet, nach der Durchtrennung distal vom Ganglion sich bis in die eintretenden Bündel fortpflanzt, jedoch innerhalb des Ganglions eine auffallende Abschwächung erfährt.

Diese Tatsache beweist einmal, daß die Mehrzahl der Hinterwurzelfasern vom Rückenmark bis in den peripherischen Nerven eine ununterbrochene Faserbahn darstellt; denn nur unter dieser Annahme läßt sich das Fortschreiten der Degeneration von den austretenden auf die eintretenden Bündel nach der Durchtrennung der ersteren erklären; setzte sich die hintere Wurzel aus zwei hintereinandergeschalteten Neuronen, deren Zellen im Rückenmark und Ganglion oder in peripherischen Organen und dem Ganglion lägen (S. 387, Textfig. 1g und c oder e und b) zusammen, so müßte die Entartung von einem Neuron auf ein anderes übergehen, ein Verhalten, das beim erwachsenen Tiere und einer Versuchsdauer von 4—6 Monaten ganz unwahrscheinlich ist. Die Tatsache beweist weiter, daß innerhalb dieser einfachen Bahn der hinteren Wurzel Struktureigentümlichkeiten gegeben sein müssen, welche der in centri-

fugaler Richtung fortschreitenden Degeneration einen unüberwindlichen, der in centripetaler Richtung verlaufenden einen nur teilweise zu besiegenden Widerstand entgegensetzen. Nur die Zellen der Spinalganglien können die Organe sein, die diesen Widerstand ausüben; bleiben sie doch auch nach beiden experimentellen Eingriffen der Majorität nach erhalten. Die Experimente zwingen also, eine physiologische Abhängigkeit der Hinterwurzelfasern von den Spinalganglienzellen anzunehmen, eine Abhängigkeit, die wir uns anatomisch nur so vorzustellen vermögen, daß je eine Spinalganglienzelle je eine eintretende und je eine austretende Hinterwurzelfaser als ihre Fortsätze entsendet. Die demnach zu fordernden bipolaren Spinalganglienzellen sind von den Histologen längst in den „pseudo-unipolaren“ Zellen mit T-förmiger Fortsatzteilung nachgewiesen worden.

Das bisher Gesagte bezieht sich nur auf die Mehrzahl der Elemente der hinteren Wurzel und des Ganglions; es ist nicht nur möglich, sondern höchst wahrscheinlich, daß Minderheiten von Fasern und Zellen andere Zusammenhänge besitzen:

Nach der Durchtrennung der eintretenden Wurzel fielen einzelne durch das Ganglion zerstreute Zellen und eine im dorsalen Randlager näher dem proximalen Pole gelegene Zellgruppe aus. Die besondere Lage dieser Zellen in einem Gebiete des Ganglions, das nach der Durchschneidung des Nerven gerade den geringsten Zellausfall aufweist, ihr von den übrigen Zellen so verschiedenes Verhalten gegenüber dem operativen Eingriffe, ferner der Mangel eines degenerierten Faserbündels in der austretenden Wurzel, das vorhanden sein müßte, wenn die betreffenden Zellen, wie die Masse der anderen, T-Fortsatzzellen wären, machen es wahrscheinlich, daß die Zellen nicht wie die übrigen mit je einer eintretenden und je einer austretenden Faser verknüpft sind, sondern nur mit je einer eintretenden Faser sich verbinden; von diesem einzigen Hauptfortsatze sind sie dann in viel höherem Maße abhängig, als die T-Zellen von dem einen Teilstahe ihres Fortsatzes, und die Degeneration desselben führt ihren Untergang herbei.

Es liegt nahe, die nach der Nervdurchschneidung ausfallenden Zellen in ähnlicher Weise zu deuten, d. h. sie als

Zellen mit einem einzigen in der austretenden Wurzel verlaufenden Hauptfortsatze aufzufassen. Dafür spricht, daß auch hier der Zellausfall in gewissen Teilen des Ganglions besonders stark ist, nämlich in einem Teile des ventralen Randgebietes und in der Achse. Indessen ist der Ausfall doch nicht so scharf umschrieben und in geringerem Grade über das ganze Ganglion ausgebreitet; dazu kommt, daß zweifellos auch T-Fortsatzzellen zugrunde gehen; wenn auch die Mehrzahl der T-Neurone infolge der Nervdurchschneidung nur eine partielle Degeneration erleidet (Überführung in schmalseidige Elemente), so findet sich doch neben diesen eine ganze Reihe tiefer entarteter Fasern, welche die Brücke zu vollkommen atrophischen, schwindenden Elementen bildet. Es dürfte sehr schwer sein, von diesen ebenfalls zugrunde gehenden T-Zellen unsere hypothetischen Neurone zu sondern. — Angenommen, dieselben existierten wirklich, so müßte man fragen, ob sie sich auch in ihrem peripherischen Verlaufe von den T-Neuronen unterscheiden, ob sie vielleicht ausschließlich mit dem sympathischen System in Verbindung stehen. Sie müßten dann nach der Durchtrennung des R. comm. zugrunde gehen, nach der Durchtrennung des Nerven unter Schonung des R. comm. erhalten bleiben. Ich habe die entsprechenden Experimente — Exstirpation des Ganglion cervicale supremum des Sympathicus, Durchschneidung des Nerven unter Erhaltung des R. comm. angestellt — und fand nach vier Monaten im ersten Falle nur ganz vereinzelte, zerstreute, degenerierte Fasern und Zellen, im zweiten Falle Veränderungen der Fasern und Zellen des Ganglions, die den nach Durchschneidung des ganzen Nerven beobachteten in allen Punkten glichen und weder nach Ausdehnung und Intensität merklich von jenen verschieden waren. Danach würden die fraglichen Neurone nicht ausschließlich dem R. comm. angehören, sondern in allen peripherischen Ästen nach Maßgabe der Stärke derselben enthalten sein. Die Abgrenzung dieser Neurone von den T-Fortsatzneuronen und damit der sichere Nachweis ihrer Existenz ist aber auch auf diesem Wege unmöglich.

Hiermit sind die Schlüsse, die man aus meinen Experimenten ziehen kann, erschöpft. Möglicherweise bestehen noch

weitere Zusammenhänge zwischen Fasern und Zellen, aber das Experiment besagt nichts über sie: es kämen da vor allen die von den Histologen beschriebenen Zellen in Frage, welche mit dem Ausbreitungsgebiet ihrer Fortsätze auf das Ganglion beschränkt sind (Dogiels Multipolare und Typus B-Zellen), ferner die aus Vorderhornzellen entspringenden Fasern, welche das Ganglion, ohne in Beziehung mit dessen Zellen zu treten, durchsetzen (v. Lenhossék u. a.) und die den sympathischen Ganglien entstammenden Fasern, die mit Endnetzen an Spinalganglienzellen endigen (Cajal u. a.). Auch über die Existenz der Neurone g (Friedländer und Krause) und h (Babes und Kremnitzer) der Textfig. 1 lassen unsere Resultate im Unklaren.

So sind der Leistungsfähigkeit der Methode Grenzen gezogen, welche das Eindringen in manche Frage unmöglich machen. Dies veranlaßte mich, außer der Wallerschen Degenerationsmethode noch die Nisslsche Methode der „primären Reizung“ in Anwendung zu bringen.

Die Resultate dieser Untersuchungen — deren ausführliche Beschreibung an dieser Stelle zu weit vom eigentlichen Gegenstande abführen würde, und die ich daher als eine besondere Arbeit²⁰⁾ veröffentlicht habe — sind in Kürze die folgenden:

1. 5, 10, 15, 30, 60, 90 und 120 Tage nach der Durchschneidung des Nerven erfahren die meisten Spinalganglienzellen — eine wesentlich geringere Anzahl nach der Durchschneidung der Wurzel — tigrolytische Veränderungen. Die sich verändernden Zellen zeigen drei Typen der Tigrolyse: Typus a eine feinkörnige Tigroid-Auflösung, Typus b eine Tigroid-Verminderung unter Bildung grober, polyedrischer Brocken, Typus c eine solche unter Bildung länglicher, konzentrisch angeordneter Schollen. Die Veränderungen nach dem Typus c stellen sich nun nach der Durchschneidung des Nerven erst zu einer Zeit ein, wann die Typen a und b ihren Höhepunkt schon überschritten haben; nach der Wurzeldurchschneidung dagegen beginnen sie ebenso früh wie jene. Auch das muß als Beweis für die Verschiedenartigkeit der im Ganglion vereinigten Zellen gelten: die Zellen Typus c stehen offenbar in näheren Beziehungen zur eintretenden Wurzel als die Typen a und b, welche ihrerseits mehr von den austretenden Fasern abhängen. Möglicherweise repräsentieren die Zellen Typus c

jene nur der eintretenden Wurzel zugehörenden Neurone, während die Typen a und b den T-Neuronen und vielleicht auch den hypothetischen, nur mit austretenden Fasern verknüpften Zellen entsprechen.

Wahrscheinlich stehen die sich nicht verändernden Zellen auch nicht im Zusammenhange mit den durchschnittenen Fasern und sind daher auf das Ganglion beschränkte Neurone. Diese Schlüsse ergänzen und bestätigen somit die aus den erstbeschriebenen Experimenten gezogenen Folgerungen.

2. Im Gegensatze zur Menge der tigrolytischen Zellen ist die Zahl der wirklich degenerierenden gering; die echten Zelldegenerationen — Schrumpfung und Höhlenbildung — erreichen schon im ersten Monate ihren Höhepunkt und klingen nach längeren Zeiträumen mehr und mehr ab. Vielleicht dürfen die im Gegensatze zur Masse der erhalten bleibenden oder erst spät degenerierenden Zellen früh zugrunde gehenden Elemente wieder als Zellen mit nur einem zentral oder peripherisch gerichteten Fortsatze aufgefaßt werden.

Textfigur 4 gibt ein Bild von den Beziehungen der hinteren Rückenmarkswurzeln zu den Spinalganglien, wie sie auf Grund der mitgeteilten Versuche angenommen werden können:

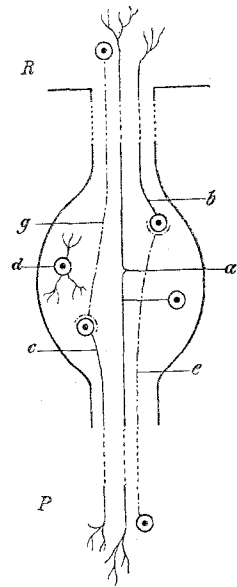


Fig. 4.

a. Fasern, welche sowohl in der eintretenden wie in der austretenden hinteren Wurzel verlaufen und aus einer T-förmigen Teilung des Fortsatzes bestimmter Spinalganglienzellen hervorgehen. Diese Fasern bilden den Stamm der hinteren Wurzel, ihre Zellen, welche durch das Ganglion gleichförmig verteilt sind, die Hauptmasse aller Spinalganglienzellen; es sind die peripherischen Neurone der sensiblen Leitungsbahn.

b. Fasern, welche allein der eintretenden Wurzel zugehören. Sie entspringen aus Spinalganglienzellen, die zum größeren Teil im dorsalen Randzellenlager und am proximalen

Pole vereinigt liegen, zum geringeren Teil durch das ganze Organ zerstreut sind: auch diese Faserzellenkomplexe sind Teile — und zwar zentrale Teile — einer zentripetalen Leitungsbahn; doch geben meine Experimente keinen Aufschluß über die notwendig anzunehmenden peripherischen Glieder dieser Bahn; wir können sie indessen aus den Befunden der Histologen ergänzen und die von Cajal u. a. beschriebenen Fasern, welche im Sympaticus entspringen sollen und sich an gewissen Spinalganglienzellen aufsplittern, als diejenigen Elemente auffassen, die den in Rede stehenden Zellen peripherische Erregungen zuführen (e).

c. Fasern, die ausschließlich in den austretenden Bündeln enthalten sind (die Existenz derselben ließ sich nicht mit Sicherheit erweisen). Ihre Ursprungszellen würden in der Achse und einem Bezirke des ventralen Randzellenlagers liegen. Sie würden in zentrifugaler Richtung leiten und deshalb die Annahme weiterer Fasern nötig machen, die als Fortsätze von Rückenmarkszellen durch die eintretende hintere Wurzel ins Ganglion gelangten und dort an den fraglichen Zellen endeten. Meine Resultate sprechen weder für noch gegen das Vorhandensein solcher Gebilde, wie sie in der Tat von Babes und Kremnitzer beschrieben worden sind (g).

d. Zellen, die weder mit ein- noch mit austretenden Hinterwurzelfasern verknüpft sind und ihre Ausläufer nicht über die Grenzen des Ganglions hinaus erstrecken. Ihre Annahme ist nur wahrscheinlich und wird durch histologische Untersuchungen bestätigt (Dogiel). Es dürften Zellen sein, die sich, wie es auch Dogiel beschrieben hat, zwischen die Enden der verschiedenen Neurone einschalten und eine vielseitigere Reizübertragung ermöglichen.

Ob auch Fasern von der Art der Fasern f und h in Textfiguren 1 und 2 existieren, dafür fehlt jeder Anhalt.

Während die ersten histologischen, experimentell-anatomischen und physiologischen (Gesetz von Bell und Magendie) Forschungen die hintere Wurzel als ein System anatomisch und funktionell gleichartiger Elemente betrachteten, ist nach den hier mitgeteilten Untersuchungen, welche die Resultate späterer Arbeiten ergänzen und bestätigen, die hintere Wurzel wahrscheinlich aus drei Leitungsbahnen zusammengesetzt: der sensiblen Leitungsbahn, als ihrem Hauptbestandteile, einer zweiten,

zentripetalen und einer zentrifugalen Bahn. Das Spinalganglion ist nicht nur ein trophisches Organ und eine Durchgangsstation der Erregungen, sondern der Ort, an dem Ursprung und Ende, der verschiedenen Bahnen beieinander liegen, Erregungen von einem auf das andere System übergehen und Reflexbögen sich schließen.

Herrn Professor Dr. Mollier, mit dessen Erlaubnis ich diese Untersuchungen im anatomisch-histologischen Institute der Universität München anstellen durfte, spreche ich meinen wärmsten Dank aus. Ebenso sei Herr Privatdozent Dr. L. Neumayer, der mich bei Ausführung der Experimente in liebenswürdigster Weise unterstützte, meiner aufrichtigen Dankbarkeit versichert. Es schmerzt mich tief, daß ich meinem hochverehrten Lehrer, dem inzwischen verstorbenen Herrn Medizinalrat Professor Dr. Bumm, der mir indirekt die Anregung zu dieser Arbeit gegeben hat, nicht mehr danken kann.

Nachtrag.

Nach Abschluß dieser Arbeit machte Köster auf der IX. Versammlung mitteldeutscher Psychiater und Neurologen vorläufige Mitteilungen über seine Durchschneidungsversuche an peripherischen Nerven und hinteren Wurzeln (Neurol. Centralblatt 1903 Nr. 23).

Nach der Durchschneidung des peripherischen Nerven beobachtete K. entweder gar keinen oder nur einen geringfügigen und späten Markzerfall; ich habe oben die Beschreibung von Präparaten gegeben, welche mir das Gegenteil beweisen (vgl. auch Bikeles und Köster in Neurol. Centr. 1904 Nr. 3). Die Spinalganglienzellen fand K. sämtlich in Tigrolyse, während in meinen Präparaten auf dem Höhepunkte der tigrolytischen Veränderungen eine Anzahl von Zellen unverändert blieb, von denen ein Teil bei längerer Versuchsdauer später eintretende Alterationen erlitt; die besondere Art dieser später eintretenden Tigrolyse (Bildung spindelig-konzentrischer Schollen) fand K. nicht, er sah die Tigroidschollen nur „etwas unordentlicher gelagert als in der Norm“. Nach 284 Tagen waren sehr viele Zellen zugrunde gegangen, die erhaltenen sämtlich atrophisch. Letzterer Befund würde auf meine längsten Versuche von 180

Tagen nicht zutreffen. Die Vakuolenbildung betrachtet K. als Kunstprodukt. Daß Vakuolen als Kunstprodukte vorkommen können, bezweifle ich nicht und schreibe der Vakuolenentartung nur eine untergeordnete Rolle zu; ich habe jedoch Vakuolen in Präparaten gesehen, welche ebenso frei von zweifellosen Artefakten (z. B. pericellulären Räumen) waren, wie die K.schen. Gegen K.s Auffassung scheint mir auch die offenbare Verwandtschaft der Vakuolen mit den von Holmgren u. a. beschriebenen Hohlraumbildungen zu sprechen.

Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel sah K. erst etwa vom 120. Tage ab deutliche tigrolytische Veränderungen, während er die Veränderungen nach kürzeren Zeiträumen für physiologische Degenerationen hält. Die Schwierigkeiten, welche der Deutung der Präparate entgegenstehen, verkenne ich nicht, glaube aber dennoch, zum mindesten die auffallende Veränderung der Zellen mit grobschollig-konzentrischer Tigroidanordnung als Effekt der Wurzeldurchschneidung auffassen zu dürfen. Nach 120 Tagen sah ich im Gegensatze zu K. geringere Tigroidveränderungen als nach 15 Tagen. Übereinstimmung herrscht wieder bezüglich des Schwundes und der Atrophie einer Reihe von Zellen. Dagegen ist K.s Befund einer beträchtlichen Entartung im peripherischen Nerven nach Wurzeldurchschneidung nicht mit meinen Präparaten in Einklang zu bringen.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. IX.

Die Figuren wurden von Herrn Universitätszeichner Krapf in 30facher Vergrößerung (Leitz a, Oc. 2, Tub. 16 Boden) gezeichnet.

v. W. = vordere Wurzel	}	Figg. 1, 2, 4, 5.
e. h. W. = eintretende hintere Wurzel		
a. h. W. = austretende hintere Wurzel		
N. = peripherischer Nerv		
G. = Ganglion		
p. P. = proximaler Pol		
d. P. = distaler Pol		
v. R. = ventrale Rindenzone		
d. R. = dorsale Rindenzone		
A. Z. = Achsenzone		
k. Zg. = kernreiches Zwischengewebe	}	Figg. 2 u. 5.
f. Zg. = faseriges Zwischengewebe		

Fig. 1

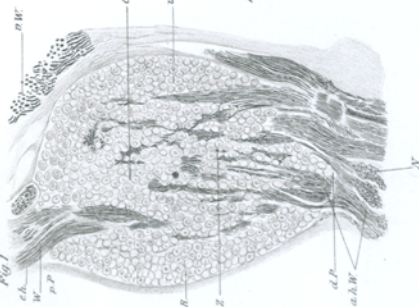


Fig. 2

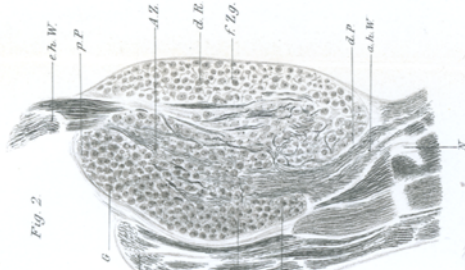


Fig. 3

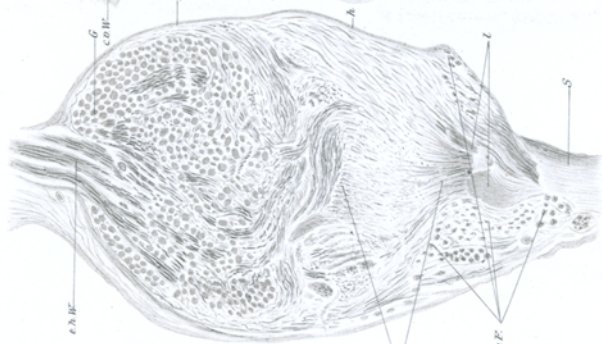


Fig. 6

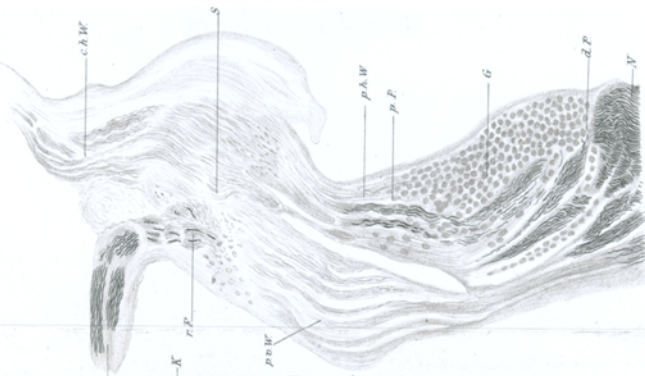


Fig. 4

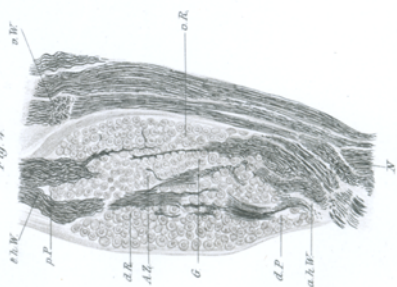
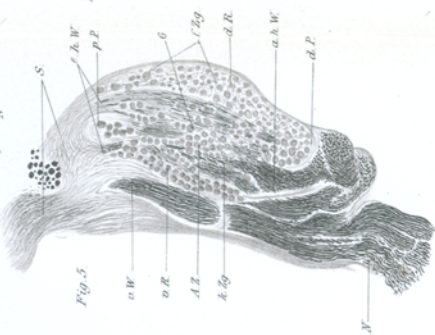


Fig. 5



Kraus del.

S. = Narbengewebe der Schnittstelle	}	Fig. 5.	
e. h. W. = eintretende hintere Wurzel		}	Fig. 3.
N. = zentraler Nervstumpf			
G. = Ganglion			
l. = Ligatur			
h. = bindegewebige Hülle			
k. = Ganglienkapsel	}	Fig. 6.	
r. F. = regenerierte Fasern			
S. = Narbenzug zwischen zentralem und peripherischem Nervstumpf			
z. v. W. = zentraler Vorderwurzelstumpf			
z. h. W. = „ Hinterwurzelstumpf			
p. v. W. = peripherischer Vorderwurzelstumpf	}	Fig. 6.	
p. h. W. = „ Hinterwurzelstumpf			
r. F. = regenerierte Fasern			
S. = Narbengewebe der Schnittstelle			
G. = Ganglion			
p. P. = proximaler Pol	}		
d. P. = distaler Pol			
N. = peripherischer Nerv			

Literatur.

1. L. Ranvier, Des tubes nerveux en T et de leurs relations avec les cellules ganglionnaires. C. R. de l'Acad. des sciences 1875. T. 81.
2. G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der zerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien, mit besonderer Rücksicht auf die Zellenausläufer. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1880.
3. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. 1886.
4. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche medizinische Wochenschrift 1886, No. 4.
5. Ramón y Cajal, Der histologische Bau des Zentralnervensystems. Archiv f. Anat. u. Phys. 1893.
6. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin, 1895.
7. Slavunos-Spirias, Anat. Anz. 11.
8. Dogiel, Anat. Anz. 12, 1896. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 15,
9. Waller, Expériences sur les sections des nerfs et les altérations qui en résultent. Comptes rendus XXXIV. 1851. Gaz. medicale 1856.
10. P. Vejas, Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Spinalganglien. J. D. München, 1883.
11. Joseph, Archiv f. Physiologie, 1887.
12. Sherrington, On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles etc. Journal of Physiology 17.

13. Langley, On the question, whether any fibres of the mammalian dorsal spinal root are of intraspinal origin. *Journal of Physiology* 21.
14. Lugaro, a. Sulle alterazioni delle cellule nervose dei gangli spinali in seguito al taglio della branca periferica e centrale del loro prolungamento. *Riv. de patol. nervose et ment.* Vol. I. fasc. 12. 1896. cit, nach Goldscheider u. Flatau. Normale und pathol. Anatomie der Nervenzelle. — b. Sul comportamento delle cellule nervose dei gangli spinali in seguito al taglio della branca centrale del loro prolungamento l. c. 1897. cit nach *Neurol. Zentralbl.* 1899.
15. v. Gehuchten, a. Anatomie du système nerveux de l'homme 1896. b. in *Handbuch der Pathol. Anat. des Nervensystems*, 1903.
16. Marinesco, Sur les phénomènes de réparation dans les centres nerveux après la section des nerfs périphériques. *La Presse medicale* 1898.
17. Bumm, Die experimentelle Durchtrennung der vorderen und hinteren Wurzel des zweiten Halsnerven bei der Katze und ihre Atrophie-wirkung auf das zweite spinale Halsganglion. *Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol.* in München 1902.
18. Nissl, a. *Zentralblatt für Nervenheilkunde und Psychiatrie*, 17. 1894. b. Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena, 1903. S. 281 ff., S. 333 ff.
19. Cox, Beiträge zur pathol. Histologie und Pathologie der Ganglienzellen. *Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys.* 15.
20. Kleist, Die Veränderungen der Spinalganglienzellen nach der Durchschneidung des peripherischen Nerven und der hinteren Wurzel. Dieses Archiv, Bd. 173, H. 3.
21. Babes und Kremnitzner, *Arch. d. sciences méd.* 1896. *Ref. Neurol. Centralblatt* 1897.
22. Redlich, Die Pathologie der tabischen Hinterstrangserkrankung, 1897.

XIV.

Noch einmal die Lage des Centrums der Macula lutea im menschlichen Gehirn.

Von

Professor Dr. L. Laqueur in Straßburg i. E.

Das wichtige Problem über die Organisation des Gesichtsinns im Gehirn kann weder durch die rein anatomische, noch durch die rein experimentell-physiologische Forschung gelöst werden. Die anatomische Forschung beantwortet nicht die Frage, welche Funktion die mit dem Auge in anatomischem