



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### **Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### **About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

LANE MEDICAL LIBRARY, STANFORD  
2 45 0179 4665

# Das Neuron in Anatomie und Physiologie.

Vortrag  
gehalten

in der gemeinschaftlichen Sitzung der medizinischen Hauptgruppe  
der 72. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte  
zu Aachen  
am 19. September 1900.

In erweiterter Form herausgegeben  
von  
**MAX VERWORN.**

Dr. med., n. o., Professor der Physiologie an der Universität Jena.

Mit 22 Abbildungen im Text.



B451  
V57  
1900

JENA.  
Verlag von Gustav Fischer.  
1900.

**LANE**

**MEDICAL**



**LIBRARY**

**LEVI COOPER LANE FUND**

# Das Neuron

in

## Anatomie und Physiologie.

---

### Vortrag

gehalten

in der gemeinschaftlichen Sitzung der medizinischen Hauptgruppe  
der 72. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte  
zu Aachen  
am 19. September 1900.

---

In erweiterter Form herausgegeben

von

**MAX VERWORN.**

Dr. med., a. o. Professor der Physiologie an der Universität Jena.

Mit 22 Abbildungen im Text.



**JENA.**

Verlag von Gustav Fischer,  
1900.

18

LIBRARY

Alle Rechte vorbehalten.

WAGSEL SPA

V57  
1900

## Hochgeehrte Versammlung!

Kaum irgend eine Frage im Gesamtgebiet der organischen Wissenschaften hat in den letzten Jahren ein so weitgehendes Interesse erweckt, wie die Frage nach den feineren Bauverhältnissen und der Mechanik des Geschehens im Nervensystem. Selbst die Probleme der Vererbung, Befruchtung, Fortpflanzung etc., die noch vor wenigen Jahren im Vordergrund des biologischen Interesses standen, sind jetzt in ein gewisses Ruhestadium getreten und haben den Problemen des Nervensystems den vordersten Platz überlassen. Dagegen ist die Aufmerksamkeit, die den letzteren zugewendet wird, von Jahr zu Jahr gestiegen, der Versuch, sie ihrer Lösung näher zu bringen, hat zu einer fast fieberhaften Thätigkeit geführt. Entdeckungen, Theorien, Hypothesen, Phantasien überstürzen sich förmlich auf diesem Gebiet. Neue Vorstellungen, die man kaum an alten unerschütterlichen That-sachen erprobt und bewährt gefunden, Anschauungen, die man eben erst assimiliert und als wertvolles Glied in sein wissenschaftliches Denken eingefügt hat, werden plötzlich auf Grund neuer Erfahrungen wieder erschüttert, umgeworfen, durch neuere ersetzt. Was gestern noch als neueste, grundlegende Lehre galt, wird heute schon wieder bekämpft und verworfen.

Diese rege Thätigkeit ist begreiflich, wenn man die grosse Bedeutung erwägt, die das Nervensystem vor allen anderen Organsystemen des Körpers besitzt. Seine alles beherrschende

Stellung im Lebensgetriebe des gesamten Organismus musste notwendig auch ein besonderes Bedürfnis hervorrufen, seine Geheimnisse zu ergründen. So sind die grossen anatomischen und physiologischen Entdeckungen der morphologischen Gliederung, der Entwicklung, der funktionellen Lokalisation, sowie die Ermittlungen des histologischen Aufbaues und der physiologischen Beziehungen der einzelnen Teile erwachsen. Allein akut geworden ist das Interesse der letzten Jahre doch erst durch eine Lehre, die es vermocht hat, mit einer einzigen Vorstellung wunderbare Klarheit zu verbreiten über das scheinbar so hoffnungslose Gewirr von Zellen und Fasern, welches das Substrat der Vorgänge im Nervensystem bildet, ich meine durch die Lehre vom Neuron. Diese Lehre, die zum erstenmal ein einheitliches Prinzip in die Behandlung des Nervensystems einführte und die Uebersichtlichkeit auf diesem Gebiet dadurch in ganz erstaunlichem Masse erhöhte, hat so befruchtend auf die verschiedensten Zweige der Forschung und insonderheit der theoretischen und praktischen Medizin gewirkt, dass man wohl sagen kann, die lebhafteste Forscherthätigkeit und das intensive Interesse, das sich im letzten Decennium auf dem Gebiete der ganzen Neurologie entwickelt hat, ist vorwiegend zurückzuführen auf die Anregung, welche die Neuronlehre gab. Das dürfte selbst da gelten, wo man der Neuronlehre entgegengetreten ist.

Hochgeehrte Anwesende! Wir sind hier in der medizinischen Hauptgruppe der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte erschienen, um uns Rechenschaft darüber abzulegen, wie es heute, am Ende des Jahrhunderts, das uns die Neuronlehre schenkte, eigentlich mit dieser Lehre steht, wir sind hier zusammengekommen, um in öffentlicher Diskussion die Erfahrungen darüber auszutauschen, wie sie sich bewährt, wie sie sich weiter entwickelt hat. Mir ist dabei die ehrenvolle Aufgabe zugefallen, auf anatomischem und physiologischem Gebiete eine gewisse Unterlage für die Diskussion zu liefern, indem ich versuche, Ihnen in kurzem Ueberblick die wesentlichsten unter den neueren Erfah-

rungen und Ansichten, die zu der Neuronlehre Beziehung haben, ins Gedächtnis zurückzurufen. Das kann leider im engen Rahmen der mir zugemessenen Zeit nur in sehr skizzenhafter Weise geschehen und so erbitte ich mir von vornherein für diesen Mangel Ihre Verzeihung.

\* \* \*

Den Kernpunkt der Neuronlehre bildet der Gedanke, dass Ganglienzelle und Nervenfasern eine einzige Zelle repräsentieren. Der Axencylinder der Nervenfasern mit seinen Kollateralen und Endausbreitungen ist ebenso wie die zahlreichen Dendriten nur ein Fortsatz, ein Ausläufer der Ganglienzelle selbst. Das ist das einzige wesentliche Element der Neuronlehre, alles andere ist sekundäres Beiwerk. Es wird nun zweckmässig sein, sich heute kurz zu erinnern, welche Erfahrungen zur allmählichen Entwicklung dieses Gedankens geführt haben. In dieser Hinsicht darf mein Referat sich auf die notwendigsten Andeutungen beschränken, da ja Waldeyer<sup>1)</sup> schon vor längerer Zeit in seiner bekannten klaren Weise einen eingehenden Bericht darüber gegeben und Robertson<sup>2)</sup> erst vor einem Jahre eine umfangreiche Litteraturübersicht über die neueren Arbeiten auf dem Gebiete der Nervenzellenhistologie zusammengestellt hat.

Die Erfahrungen, aus denen die Neuronlehre sich entwickelt hat, sind auf ganz verschiedenem Boden erwachsen, auf anatomischem, entwicklungsgeschichtlichem und experimentellem Gebiete.

Die Keime der anatomischen Erkenntnis reichen am weitesten zurück. Schon seit den Doktordissertationen von Remak (1838) und Helmholtz (1842) ist ein Zusammenhang von Ganglienzellen und Nervenfasern bekannt, und Deiters machte zuerst darauf aufmerksam, dass sich an jeder Ganglienzelle zwei verschiedene Arten von Ausläufern unterscheiden lassen, die Proto-

---

1) Waldeyer, „Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems“. In Deutsche med. Wochenschr., 1891.

2) Robertson, „Normal and pathological histology of the nerve-cell“. In Brain, Part LXXXVI, 1899, p. 203.

plasmafortsätze, die in grosser Zahl vom Zellkörper entspringen und sich baumartig verzweigen, und der Axencylinderfortsatz, der direkt in den Axencylinder eines Nerven übergeht. Ueber das Verhalten und die Beziehungen der beiden Arten von Ausläufern verschiedener Ganglienzellen untereinander ist indessen erst durch die Einführung der Golgi'schen Methode der Silberimprägnation nach und nach Klarheit gewonnen worden. Golgi selbst entdeckte mit dieser Methode die Kollateralen des Axencylinders und fand, dass der Axencylinder und seine Verzweigungen nirgends mit Protoplasmafortsätzen anderer Ganglienzellen in direkte

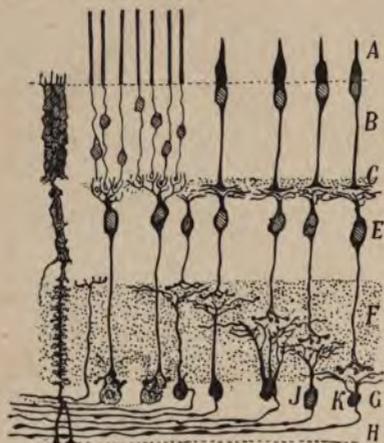


Fig. 1.

Transversalschnitt durch die Retina eines Säugetieres. A Stäbchen- und Zapfenschicht, B äussere Körnerschicht, C Zwischenkörnerschicht, E innere Körnerschicht, F feinkörnige Molekularschicht, G Ganglienzellschicht, H Optikusfaserschicht.

Nach Ramón y Cajal.

Verbindung treten. Dagegen nahm er Anastomosen unter den Axencylinderkollateralen benachbarter Nervenfasern an, besonders bei denjenigen Ganglienzellen, deren Axencylinder ganz kurz ist und sich in der grauen Substanz in zahllose Verästelungen aufspaltet (II. Typus Golgi's). Durch die Annahme massenhafter Anastomosen dieser Art kam Golgi zu der Vorstellung eines feinen Nervennetzes, wie es Gerlach vorher durch Anastomosen der Protoplasmafortsätze entstehend angenommen hatte. Indessen die mit der Methode

Golgi's ausgeführten Untersuchungen Ramón y Cajals<sup>1)</sup> (seit 1888) führten zu der Ueberzeugung, dass in Wirklichkeit da,

1) Eine ausführliche Angabe der älteren Litteratur zur Neuronlehre bis 1892 findet sich ausser bei Waldeyer (l. c.) und Robertson (l. c.) auch bei S. Ramón y Cajal: „Nuevo concepto de la histología de los centros nerviosos“. In La Revista de ciencias médicas de Barcelona núms 16, 20, 22 y 23 de 1892.

wo Anastomosen zu sein schienen, keine Kontinuität, sondern nur ein Kontakt besteht, dass also weder die Protoplasmafortsätze noch die Nervenfortsätze von zwei verschiedenen Ganglienzellen miteinander verschmelzen (Fig. 1), Beobachtungen, die bekanntlich von Kölliker, Lenhossék, van Gehuchten mit der Golgi'schen Methode, von Retzius, Biedermann und anderen mit der Ehrlich'schen Methylenblaumethode in vollem Umfange bestätigt wurden. Damit war der Ganglienzellkörper mit seinen Protoplasmafortsätzen oder Dendriten und mit seinem Axencylinder oder Nervenfortsatz als ein einziger, selbständiger Elementarorganismus vom Werte einer einzigen Zelle erkannt, damit war eine histologische Einheit aus dem Faser- und Zellengewirr des Nervensystems herausgeschält, die von Waldeyer in glücklichster Weise auch durch die Namengebung charakterisiert wurde. Der Name hat häufig nicht geringen Einfluss auf die Schicksale des Kindes und so kann man wohl sagen, dass der Name „Neuron“ in diesem Falle zum guten Teile dazu beigetragen hat, die neue Erkenntnis über die wissenschaftliche Welt zu verbreiten.

Vielleicht noch klarer und noch prägnanter gestaltete sich der Begriff des Neurons durch die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Forschung. Dass das Nervensystem in der Embryonalentwicklung aus der ektodermalen Medullarplatte hervorgeht, die sich bald als Medullarrohr von der übrigen ektodermalen Zellschicht nach innen zu abschnürt, war schon länger bekannt. Die Entwicklung der Zellen, aus denen später die Neurone hervorgehen, ist dagegen erst durch die neueren Untersuchungen, besonders durch die grundlegenden Arbeiten von His<sup>1)</sup> vollständig aufgeklärt worden. Schon in einem sehr

---

1) His, „Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente“. (Referat in der anatomischen Sektion des internationalen medizinischen Kongresses zu Berlin.) In Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abtlg., Supplementband 1890.

Ders., „Ueber den Aufbau unseres Nervensystems“. In Verhandlungen der Ges. Deutscher Naturforscher und Aerzte, Allgemeiner Teil, 1893. Diese beiden Vorträge geben eine Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Resultate bis 1893.

frühen Stadium der Entwicklung findet man zwischen den säulenförmigen Epithelzellen der Medullarplatte kugelige Zellen mit klarem Protoplasmaleib, die „Keimzellen“ der Neurone (Fig. 2 u. 4).

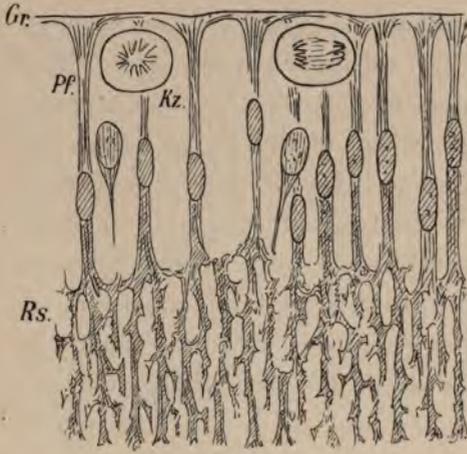


Fig. 2.

Querschnitt durch die Medullarplatte.  
Pf Pfeilerzellen des Epithels, Kz Keimzellen der  
Neurone. Nach His.

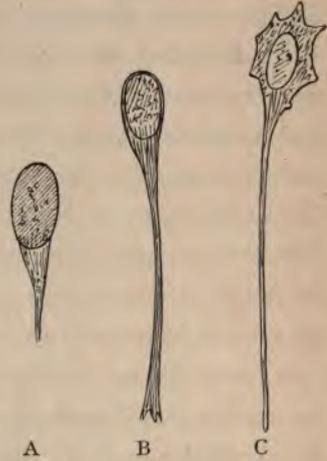


Fig. 3.

Neuroblasten in drei verschiede-  
nen Entwicklungsstadien A B C.  
Nach His.

Diese Zellen spitzen sich bald nach aussen hin zu und bilden, indem ihre dem grossen Zellkern einseitig aufsitzende Spitze von Protoplasma immer weiter und weiter zu einem Faden auswächst, die „Neuroblasten“ (Fig. 3 u. 4). Der Faden bildet den künftigen Nerven. Erst viel später entwickeln sich die Dendriten, dadurch, dass vom Zellkörper erst kurze, dann immer länger werdende und baumartig sich verästelnde Ausläufer ausgehen. Damit ist das Neuron im wesentlichen fertig, die weitere Entwicklung beruht nur in einer reicheren Entfaltung und Verzweigung der verschiedenen Fortsätze. Dabei ist es von Interesse, dass die ontogenetische Entwicklung, wie Ramón y Cayal gezeigt hat, die Stammesentwicklung im wesentlichen rekapituliert (Fig. 5). Aus diesem Verlauf der Entwicklung, der von verschiedenen Forschern, wie Kupffer, Vignal, His, Ramón y Cajal, Lenhossék und anderen in allen wesentlichen Momenten übereinstimmend geschildert worden ist, geht mit voller Klarheit die cellulare Einheitlichkeit des ganzen

Neurons hervor. Ganglienzellkörper, Nervenfortsatz und Dendriten sind Differenzierungen einer einzigen Zelle.

Mit gleicher Deutlichkeit führten die experimentellen Erfahrungen zu demselben Ergebnis, ja van Gehuchten<sup>1)</sup> legt sogar in einer Verteidigung der Neuronlehre vom vorigen Jahre auf diese Erfahrungen das entscheidende Gewicht. Nachdem Waller schon im Jahre 1852 gezeigt hatte, dass eine Nervenfasern degeneriert, wenn ihr Zusammenhang mit der dazugehörigen Ganglienzelle durchtrennt wird, hat diese Thatsache methodisch die weiteste Verwertung gefunden für den Nachweis des Verlaufs der Nervenfasern im Centralorgan und die Ermittlung ihrer zugehörigen Ganglienzellen. Besonders haben v. Gudden, v. Monakow, Ranvier und Forel<sup>2)</sup> die Degenerationserscheinungen auf das eingehendste studiert und dabei festgestellt, dass nicht bloss das periphere Ende einer Nervenfasern nach ihrer Durchschneidung degeneriert, sondern dass auch der centrale Ganglienzellkörper bestimmte gesetzmässige Veränderungen durchmacht. Es hat sich dann weiter herausgestellt, dass diese retrograden Veränderungen, welche nach Durchschneidung eines Nerven auftreten, sich ganz allein im Gebiet des durchschnittenen Nerven und seiner Ganglienzelle abspielen und an den Grenzen dieses Gebietes auch ihre Grenze

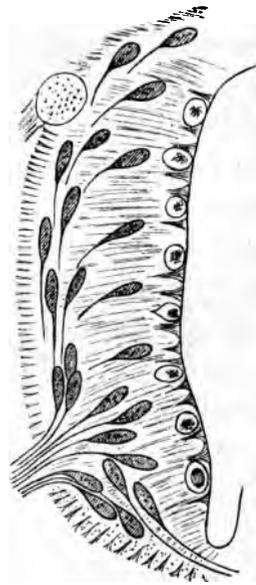


Fig. 4.

Querschnitt durch das Medullarrohr (eine Hälfte). An der inneren Oberfläche (rechts) liegen noch Keimzellen. Nach aussen Neuroblasten, deren Ausläufer sich zu einem Nerven vereinigen. Nach His.

1) van Gehuchten, „La doctrine des neurones et les théories nouvelles sur les connexions des éléments nerveux“. In Journal de Neurologie 1899, 5. Okt.

2) Forel, „Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse“. In Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten, 1887, Bd. XVIII, p. 162.

finden. Erst sehr viel später kann in gewissen Fällen auch ein zweites benachbartes Gebiet indirekt dadurch beeinflusst werden. Alle diese Verhältnisse weisen darauf hin, dass zwischen Ganglienzelle und Nerv eine enge nutritorische Beziehung besteht, die nur verständlich ist, wenn man den Axencylinder als einen direkten Ausläufer der Ganglienzelle auffasst, kurz, wenn das Neuron eine einzige Zelle ist.

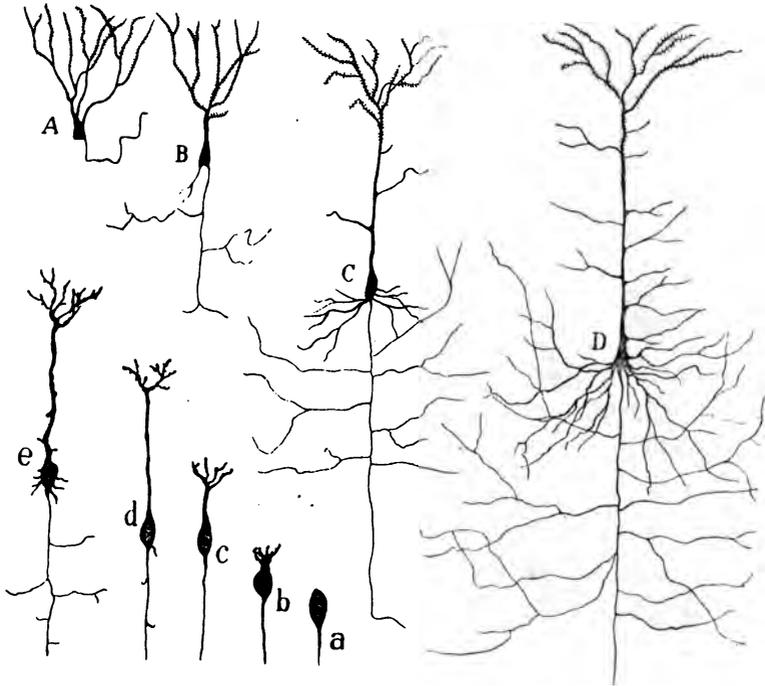


Fig. 5.

Entwicklung der Pyramidenzellen. Die obere Seite giebt die phylogenetische Entwicklung an und zwar A vom Frosch, B von der Eidechse, C von der Ratte, D vom Menschen. Die untere Reihe zeigt die ontogenetische Entwicklung der Neuroblasten in 5 verschiedenen Stadien a—e. Nach Ramón y Cajal.

Das sind in kurzen Zügen die Erfahrungen, aus denen die Neuronlehre erwuchs.

\* \* \*

Seitdem ist ein Decennium vergangen. Bei dem grossen Eindruck, den die Neuronlehre machte, bei der regen Thätigkeit, die sie hervorrief, musste sich in dieser Zeit eine Fülle von neuen

Erfahrungen sammeln. Man suchte tiefer in die feineren und feinsten Bauverhältnisse des Neurons einzudringen, man suchte die Beziehungen der einzelnen Neurone zu einander genauer zu erforschen, man suchte auch die funktionelle Bedeutung der einzelnen Differenzierungen des Neurons zu ermitteln. Es krystallisierten sich spezielle Probleme aus, über deren Beantwortung die Ansichten auseinander gingen. Die Richtigkeit der neuen Lehre wurde in Frage gezogen, ja von einzelnen wurde die Neuronlehre bereits vollständig verworfen. So entstanden gewisse Streitfragen, die mehr und mehr in den Vordergrund traten. Unsere heutige Aufgabe ist es, die wichtigeren dieser Streitfragen eingehender zu erwägen und die Ansichten der verschiedenen Forscher darüber zu erörtern.

Prüfen wir zunächst die Streitfragen, die sich *auf anatomischem Gebiet* erhoben haben, so beginnen wir zweckmässig mit der Frage nach der feineren Innenstruktur des Neurons und seiner Teile.

Mit der Vervollkommnung der mikroskopischen Technik, mit der Erfindung der modernen Fixierungs-, Einbettungs-, Tinctions- und Imprägnationsverfahren

musste begreiflicherweise auch das Bedürfnis entstehen, die älteren Vorstellungen über die Struktur der Ganglienzellen und Nervenfasern zu kontrollieren, zu berichtigen, zu vertiefen. So ist eine lange Reihe von Untersuchungen entstanden, die zum Teil zu ganz divergenten Resultaten geführt haben.

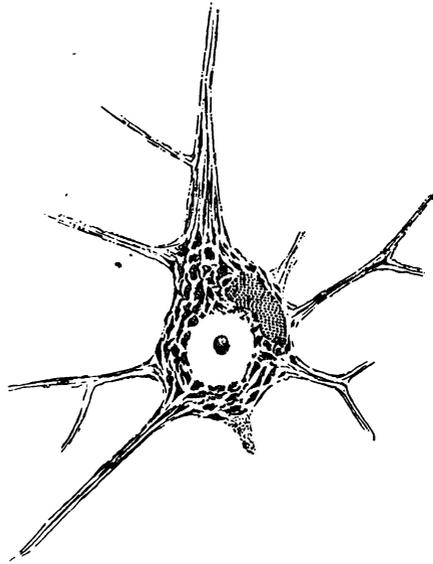


Fig. 6.  
Ganglienzelle nach Nisslscher Methode gefärbt. Nach Edinger.

Einen wichtigen Fortschritt in der Darstellung einzelner Bestandteile des Ganglienzellkörpers verdanken wir der Methode Nissls. Nissl<sup>1)</sup> hat gezeigt, dass sich bei Behandlung der Zellen mit basischen Anilinfarbstoffen eigentümliche, durch das ganze Protoplasma zerstreute, grobe, schollenartige Massen des centralen Zellkörpers sowohl wie der Dendriten intensiv mit dem Farbstoff durchtränken, während das dazwischen gelegene Protoplasma mit seinem Zellkern, sowie der Nervenfortsatz ungefärbt bleiben. Die Zelle gewinnt bei dieser Behandlungsweise ein gegigertes Aussehen, das den chromatophilen Schollen den Namen „Tigroïdkörper“ eingetragen hat (Fig. 6 u. 22). Eine gleichartige Beschaffenheit scheinen die Tigroïdkörper in den verschiedenen Ganglienzellformen, wie Nissl selbst wiederholt betont, übrigens nicht zu haben. Bei starker Vergrößerung lassen die Nisslschen Körper eine Zusammensetzung aus feinsten Körnchen erkennen, die durch eine farblose Grundmasse zusammengehalten werden. Es ist nun für die Frage nach der Präexistenz der Nisslschen Tigroïdschollen von Bedeutung, dass es Becker<sup>2)</sup> gelungen ist, mit Neutralrot die Tigroïdschollen und ihre Körnerstruktur intra

---

1) Nissl, „Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde“. In Neurol. Centralblatt, 1885.

Ders., „Ueber den Zusammenhang von Zellstruktur und Zellfunktion in der centralen Nervenzelle“. In Tageblatt d. 61. Vers. Deutsch. Naturforscher u. Aerzte zu Köln 1888, p. 194.

Ders., „Ueber die Veränderungen der Ganglienzellen im Facialiskern des Kaninchens nach Ausreissung des Nerven“. In Allgem. Zeitschr. für Psychiatrie, 1892, Bd. XLVIII, p. 197.

Ders., „Ueber experimentell erzeugte Veränderungen an den Vorderhornzellen des Kaninchenrückenmarkes“. In Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie, 1892, Bd. XLVIII, p. 675.

Ders., „Mitteilungen zur Anatomie der Nervenzellen“. In Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie, 1894, Bd. I, p. 370.

Ders., „Ueber die sogenannten Granula der Nervenzellen“. In Neurol. Centralblatt 1894, p. 676.

Ders., „Kritische Fragen der Nervenzellenanatomie“. In Neurolog. Centralblatt 1896, p. 98.

2) Becker, „Eine neue Nervenzellenfärbung (Fibrillen)“. In Neurol. Centralblatt 1895, p. 618.

vitam sichtbar zu machen. Dadurch gewinnt es einige Wahrscheinlichkeit, dass die Nisslschen Schollen auch in der normalen, lebendigen Ganglienzelle als differente Gebilde des Protoplasmas vorhanden sind. Auch Lenhossék<sup>1)</sup> glaubt sich an frischen Spinalganglienzellen von dem Vorhandensein Nisslscher Körperchen überzeugt zu haben. Was der Nisslschen Färbemethode aber eine besondere Bedeutung verleiht, das ist die Tatsache, dass die Tigroïdschollen bei verschiedenen funktionellen Zuständen einer und derselben Zelle ein sehr charakteristisches Verhalten zeigen, so dass es vielleicht in absehbarer Zeit gelingen dürfte, mit einer gewissen Sicherheit aus dem histologischen Bild den entsprechenden physiologischen oder pathologischen Zustand der betreffenden Zellen gewissermassen abzulesen.

Bilden die Nisslschen Körperchen also unter bestimmten Bedingungen für die gegebene Zellart wohl charakterisierte Elemente des Protoplasmas, so entsteht die Frage nach der Natur der Grundsubstanz des Protoplasmas, in welcher die Schollen eingebettet liegen. Diese mit der Nisslschen Methode ungefärbt bleibende Grundsubstanz wurde anfangs vielfach für vollkommen homogen und strukturlos gehalten. Indessen durch die Arbeiten von Flemming<sup>2)</sup>, Dogiel<sup>3)</sup>, Becker<sup>4)</sup>, Nissl<sup>5)</sup>, Cox<sup>6)</sup>, Mari-

---

1) Lenhossék, „Ueber Nervenzellenstrukturen“. In Verhandl. der Anat. Gesellsch., Berlin 1896.

2) Flemming, „Ueber den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugtieren und Bemerkungen über die centralen Zellen“. In Arch. f. mikrosk. Anat., 1895, Bd. XLVI.

Ders., „Ueber die Struktur centraler Nervenzellen bei Wirbeltieren“. In Anatom. Hefte, 1896.

Ders., „Die Struktur der Spinalganglienzellen bei Säugetieren“. In Arch. f. Psychiatrie, 1897, Bd. XXIX.

3) Dogiel, „Die Struktur der Nervenzellen der Retina“. In Arch. f. mikr. Anat., 1895, Bd. XLVI.

Ders., „Der Bau der Spinalganglien bei Säugetieren“. In Anatom. Anzeiger, 1896.

4) Becker, l. c.

5) Nissl, l. c.

6) Cox, „Die Selbständigkeit der Fibrillen im Neuron“. In Internation. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., 1898, Bd. XV.

nescio<sup>1)</sup>) und vielen anderen hat sich bei der grösseren Zahl der Forscher mehr und mehr die Ueberzeugung Bahn gebrochen, dass die achromatische Grundsubstanz des Protoplasmas einen fibrillären Bau besitzt. Nur in manchen Einzelheiten gehen die Ansichten der Forscher, welche sich von einer fibrillären Struktur der protoplasmatischen Grundsubstanz überzeugt haben, auseinander. So besonders in Bezug auf Form und Verlauf der Fibrillen. Während die einen wie Ramón y Cajal, van Gehuchten und Mann eine mehr retikuläre Anordnung der Fibrillensubstanz annehmen, finden andere, wie Flemming und Marinesco einen mehr langgestreckten, wellenförmigen Verlauf derselben. Es muss dabei berücksichtigt werden, dass sich die Ganglienzellen aus verschiedenen Gebieten des Centralnervensystems und von verschiedenen Objekten auch in diesem

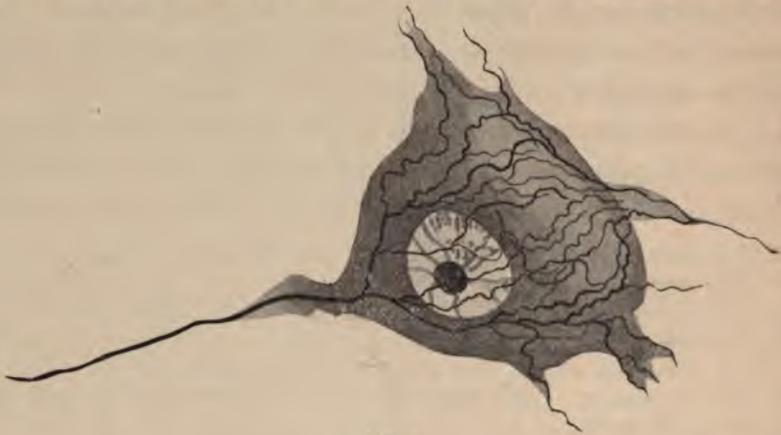


Fig. 7.

Ganglienzelle aus dem Bauchstrang des Regenwurms mit starker austretender Primitivfibrille, welche sich aus den Neurofibrillen eines leitenden Gitters im Protoplasma zusammensetzt. Dünner Primitivfibrillen treten an anderen Punkten in die Zelle und in das Gitter ein. Nach Apáthy.

1) Marinesco, „Nouvelles recherches sur la structure fine de la cellule nerveuse et sur les lésions produites par certaines intoxications“. In Presse medic. 1897.

Ders., „Recherches sur l'histologie fine des cellules du système sympathique“. In Revue Neurologique 1898.

Ders., „Recherches sur la biologie de la cellule nerveuse“. In Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiologische Abtlg., 1899.

Punkte offenbar sehr verschieden verhalten, und dass die Methode der Darstellung auf die Bilder von sehr grossem Einfluss ist.

An wirbellosen Tieren hat Apáthy<sup>1)</sup> schon seit 1885 mit besonderen Methoden der Vergoldung sehr scharfe Bilder von Fibrillen in der Ganglienzelle erhalten (Fig. 7). Apáthy, dessen Präparate, wie ich mich selbst zu überzeugen Gelegenheit hatte, die Fibrillen zum Teil mit einer wunderbaren Klarheit zur Anschauung bringen, hat gefunden, dass bei Würmern im Ganglienzellkörper ein sehr weitmaschiges Gitterwerk von Neurofibrillen vorhanden ist, das je nach der Natur der Ganglienzelle eine verschiedene Anordnung zeigt. In den sensiblen Zellen ist dieses Fibrillengitter, das durch wirkliche Anastomosen der Fibrillen entsteht, vorwiegend in den peripheren Teilen des Protoplasmas entwickelt, in den motorischen findet sich ausserdem noch ein mit dem peripheren durch radiäre Fäden anastomosierendes, etwas derberes Netz in einiger Entfernung um den Zellkern. Die sichtbaren Neurofibrillen Apáthy's sind aber nach seiner Annahme selbst noch aus allerfeinsten Elementarfibrillen zusammengesetzt, die sich nicht mehr isoliert darstellen lassen. Das sind nach ihm die eigentlichen leitenden Grundelemente des Nervensystems.

Bethe<sup>2)</sup>, der sich ebenfalls von der Existenz der Fibrillen

---

1) Apáthy, „Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden?“ In Biol. Centralblatt, 1889, Bd. IX.

Ders., „Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen“. In Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, 1897, Bd. XII. Hier findet sich eine Zusammenfassung der Resultate Apáthys.

Ders., „Bemerkungen zu Garbowskis Darstellung meiner Lehre von den leitenden Nervenlementen“. In Biol. Centralblatt, 1898, XVIII.

2) Bethe, „Das Nervensystem von Carcinus Maenas“. In Arch. f. mikrosk. Anat., 1897, Bd. L u. LI.

Ders., „Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen von Menschen und anderen Wirbeltieren“. In Morphol. Arbeiten von Schwalbe, 1898, Bd. VIII.

Ders., „Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung“. In Biol. Centrabl., 1898, XVIII.

Ders., „Ueber die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen“. In Arch. f. mikrosk. Anat., 1900, Bd. LV.

im Protoplasma überzeugt hat, findet bei Wirbeltieren im Gegensatz zu den Wirbellosen gewöhnlich kein intracelluläres Gitterwerk. Die Fibrillen anastomosieren hier nicht miteinander, sondern verlaufen ohne Verbindungen nur mit einzelnen Verzweigungen im Protoplasma zwischen den Nissl'schen Schollen (Fig. 8). Eine Ausnahme bilden nach Bethe bei den Wirbeltieren nur die Spinalganglienzellen und die Zellen des Lobus electricus der Zitterfische (*Torpedo marmorata*). Hier finden sich echte Gitterwerke der Fibrillen in der Zelle.

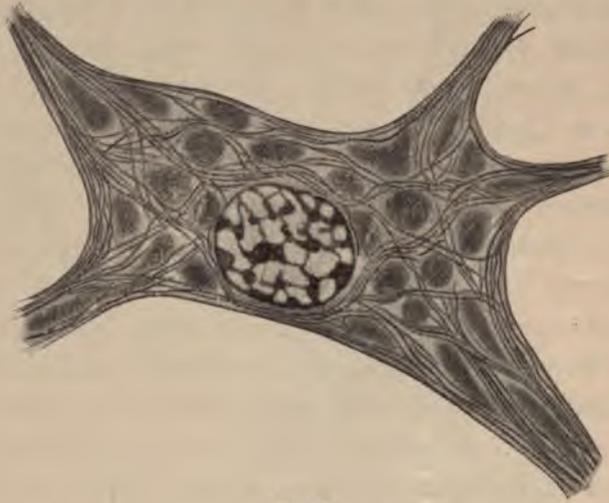


Fig. 8.

Ganglienzelle aus dem Facialiskern eines eben ausgewachsenen Kaninchens. Man sieht gleichzeitig die Fibrillen und die Nissl'schen Tigroidschollen.  
Nach Bethe.

Endlich hat auch Golgi<sup>1)</sup> schon früher und soeben wieder in einer kurzen Mitteilung auf Grund von Präparaten seines Schülers

---

1) Golgi, „Intorno alla struttura delle cellule nervose“. In Boll. della Soc. Med.-Chirurg di Pavia, 1898, Fasc. I.

Ders., „Sulla struttura delle cellule nervose dei Gangli spinali“. Ebenda, 1898, Fasc. II.

Ders., „Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei Gangli spinali“. Ebenda, 1899.

Ders., „Intorno alla struttura delle cellule nervose della corteccia cerebrale“. In Verhandl. d. anat. Ges. XIV zu Pavia 1900.

Veratti Fibrillen in der Ganglienzelle beschrieben, die ganz den Apáthy'schen Fibrillen zu entsprechen scheinen (Fig. 9), doch legt Golgi wie immer in der Deutung der fraglichen Gebilde grosse Zurückhaltung an den Tag.

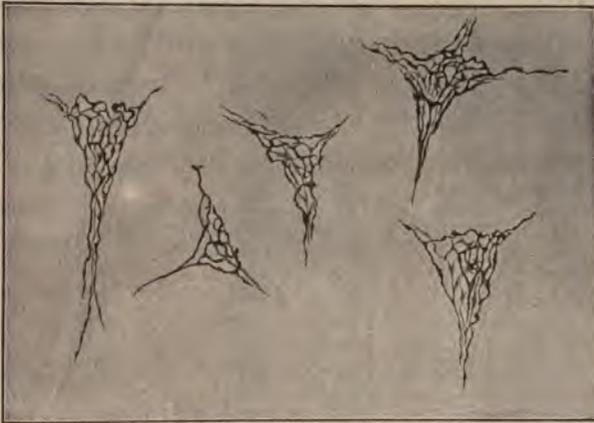


Fig. 9.

Ganglienzellen mit intracellularen Fibrillennetzen. Nach Golgi.

Holmgren<sup>1)</sup> dagegen, der sich in den Ganglienzellen von einem System lymphatischer Kanälchen überzeugt zu haben glaubt, ähnlich wie Adamkiewicz es vor längerer Zeit von Capillargefässen geschildert hat, deutet auch die von Golgi mit Silberchromat dargestellten Fibrillen als solche Lymphkanälchen des Zellprotoplasmas.

Von den meisten Autoren, welche Fibrillen im Protoplasma gefunden haben, wird angenommen, dass diese in einer homogenen Grundmasse liegen. So unterscheidet z. B. Marinesco, die verschiedenen Elemente des Ganglienzellkörpers zusammenfassend, drei Bestandteile des Protoplasmas: 1. Die chromatophile Tigroïdsubstanz; 2. die achromatische Fibrillensubstanz und 3. die achromatische amorphe Grundsubstanz.

Die beiden letzteren Elemente setzen nach der Mehrzahl der Autoren auch den Nervenfortsatz zusammen (Fig. 10 u. 11). Wohl

1) E. Holmgren, „Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen“. In Bonnet-Merkels Anatom. Heften, Bd. XV, 1900.

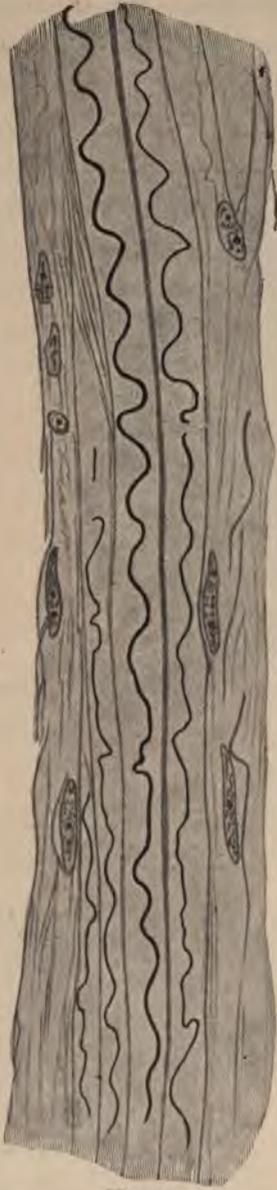


Fig. 10.



Fig. 11.

Nervenlaser aus dem Ischiadicus vom Frosch. In der Mitte eine Ranviorsche Einschnürung. Nach Bethe und Mönckeberg.

Fig. 10. Mehrere motorische Nervenfasern, jede mit ihrer geschlängelten Primitivfibrille von Hirudo. Nach Apáthy.

alle Autoren, die eine fibrilläre Substanz im Ganglienzellprotoplasma gefunden haben, betrachten die feinen Fibrillen des Axencylinders als ihre Fortsetzung. Allein nach den Befunden von Bethe, ebenso wie von Apáthy gehen nicht alle Fibrillen des Ganglienzellkörpers in die Fibrillen des Axencylinders über, sondern ein grosser Teil derselben verbindet lediglich einzelne Dendriten der gleichen Zelle untereinander, eine Angabe, die auch Mann<sup>1)</sup> auf Grund einer eigenen Methode bestätigt.

In scharfem Gegensatz zu dem Bilde, das man auf Grund einer vergleichenden Uebersicht über alle diese Angaben vom

Bau des Neurons gewinnt, stehen nun die Ergebnisse der Untersuchungen von Bütschli und Held.

1) Gustav Mann, „Die fibrilläre Struktur der Nervenzellen“. In Verhdl. d. Anat. Ges. zu Kiel 1898.

Bei seinen ausgedehnten Studien über die Wabenstruktur des Protoplasmas und ihre Verbreitung in den verschiedenen Zellformen hat Bütschli<sup>1)</sup> auch Ganglienzellen und Nerven einer eingehenden Prüfung unterworfen und hat sich hier ebenfalls von einer echten Wabenstruktur überzeugen können. Das Protoplasma der Ganglienzelle zeigt in seiner Grundsubstanz einen schaumigen Bau und in die Knotenpunkte der Wabenwände sind, wie überall, die geformten Inhaltsbestandteile des Zellkörpers eingelagert. Auch der Zellkern hat eine gleichmässig feinwabige Struktur. Beim Axencylinder konnte Bütschli die Wabenstruktur ebenfalls deutlich erkennen (Fig. 12), und zwar haben hier die

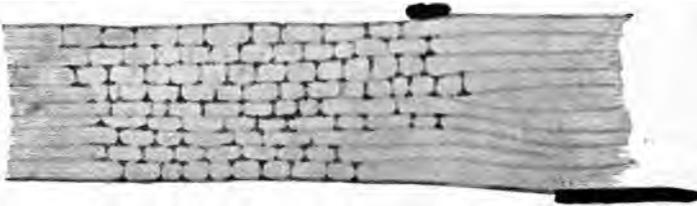


Fig. 12.

Isolierter Axencylinder aus dem Ischiadicus des Frosches.  
Nach Bütschli.

Wabenräume eine sehr charakteristische, langgezogene Form, so dass die Längswände ziemlich lang, die quer zur Längsaxe des Nerven gerichteten Wabenwände dagegen kurz sind. Dadurch entsteht im Axencylinder das Bild einer fibrillären Streifung, weil das Auge die schmalen Querwände vernachlässigt und nur die langgezogenen, in grader Linie sich fortsetzenden Wabenwände in der Längsaxe des Nerven berücksichtigt.

Im wesentlichen dieselben Strukturverhältnisse findet Held<sup>2)</sup> bei seinen Erythrosin-Methylenblau-Präparaten (Fig. 13). Allein Held fühlt sich nicht berechtigt, aus den an fixiertem Material beobachteten Wabenstrukturen einen Schluss auf die Struktur des

1) Bütschli, „Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma“. Leipzig, Engelmann, 1892.

2) Hans Held, „Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze“. Zweite Abhandlung. In Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1897.

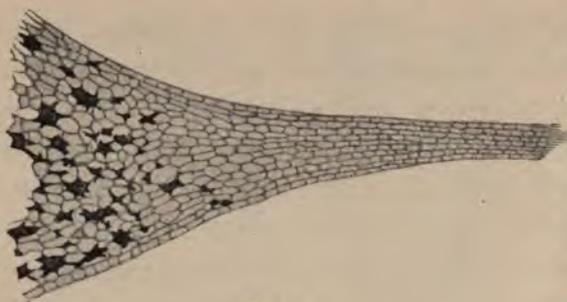


Fig. 13.

Ganglienzellstück mit Axencylinderursprung von einer Vorderhornzelle aus dem Lumbalmark des Rindes. Die Nisslschen Tigroïdschollen sind schwarz. Nach Held.

intakten, lebendigen Objekts zu ziehen. Er hat sich überzeugt, dass die Fixierungsmittel entmischend und dadurch vacuolisierend auf homogenes Protoplasma wirken. Die Tigroïdkörper hält er

für „Fällungsgranula“. Am frischen lebendigen Präparat einer Nervenfasern gelang es ihm nicht, mit Immersionssystemen irgend eine Struktur zu entdecken. Daher lässt er die Frage nach der wirklichen Struktur der Ganglienzelle und des Nervenfortsatzes überhaupt offen.

Ich glaube, eine gewisse Zurückhaltung in Bezug auf die Uebertragung der am fixierten und gefärbten Präparat gefundenen Verhältnisse auf die des intakten, lebendigen Objekts kann nicht genug empfohlen werden, vor allem in den Fragen, die sich auf die allerfeinsten Innenstrukturen beziehen. Jedenfalls bedarf es einer ausserordentlich vorsichtigen Kritik der Grenzen, innerhalb deren man vom einen auf das andere zu schliessen berechtigt ist. Man hat als Hauptargument für die Berechtigung der Annahme gewisser Strukturen im lebendigen Neuron so oft die Thatsache ins Feld geführt, dass sich die gleiche Struktur mit mehreren ganz verschiedenen Methoden darstellen lasse. Dieses Argument ist aber mindestens von sehr zweifelhaftem Werte. Ich habe vor einigen Jahren Gelegenheit gehabt, vollkommen hyalines Protoplasma, nämlich das Protoplasma der Pseudopodien von *Hyalopus Dujardinii* lebend in verschiedenen physiologischen Zuständen mit starken Vergrösserungen zu untersuchen und habe dabei gefunden, dass die verschiedenartigsten Reize, chemische, mechanische, elektrische, wenn sie an den Pseudopodien die Kontraktionsphase der

Protoplasmabewegung, also Retraktion der Pseudopodien, veranlassen, eine Entmischung des vollkommen hyalinen Protoplasmas herbeiführen, die im Auftreten von feinsten Vacuolen und in der Entstehung der typischen Bütschli'schen Wabenstruktur ihren Ausdruck findet<sup>1)</sup>. Und dieselbe Erscheinung stellt sich ein, wenn das Protoplasma abstirbt. Hier haben wir also ein sehr deutliches Beispiel dafür, wie die allerverschiedenartigsten Einwirkungen immer ein und dieselbe Strukturbildung erzeugen, und das ist auch ohne weiteres verständlich, wenn wir an eins der Fundamentalgesetze der ganzen Physiologie denken, an das Gesetz von der spezifischen Energie der lebendigen Substanz. Alle lebendige Substanz hat eine Neigung, auf äussere Einwirkungen mit dem Ablauf ganz spezifischer Prozesse zu antworten, gleichgültig, welcher Qualität diese Einwirkungen sein mögen, und so muss man sich sagen: Die Thatsache, dass bei den verschiedensten Abtötungsweisen, ja auch beim allmählichen Absterben des frischen Präparats, die gleichen Bilder entstehen, beweist noch nicht, dass diese Bilder auch wirklich die Verhältnisse des intakten Lebens zum Ausdruck bringen. Dann aber vergegenwärtige man sich nur einerseits, was alles bei den verschiedenen Methoden mit dem lebendigen Präparat geschieht, und andererseits, wie ungeheuer labil alle lebendige Substanz ist! Ich erinnere auch zur Kritik der einschlägigen Fragen an die ausgezeichneten Untersuchungen von Fischer<sup>2)</sup> über die künstliche Herstellung bestimmter Strukturen in ganz homogenen Eiweisslösungen. Nach alledem können wir wohl sagen: diese oder jene Präparate zeigen uns übereinstimmend in schönster und klarster Weise Fibrillen, wir können auch sagen, die Annahme, dass im intakten Neuron eine fibrilläre Struktur besteht, hat aus diesen oder jenen Gründen eine sehr grosse Wahrscheinlichkeit

---

1) Verworn, „Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes“. In Pflügers Arch., 1896, Bd. LXIII.

2) Fischer, „Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas“. Jena, Gustav Fischer, 1899.

— ich selbst kann mich dieser Ueberzeugung auch nicht verschliessen — aber wenn wir ganz streng und gewissenhaft sein wollen, müssen wir doch gestehen, dass bis jetzt ein absolut bindender Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme nicht besteht. Es ist immer gut in der Naturforschung, wenn man sich stets bewusst bleibt, wo die Thatsache aufhört und wo die Ueberzeugung anfängt. Aus diesem Gesichtspunkte erscheint der Standpunkt Held's, der sich scheut, die Erfahrungen vom fixierten Präparat ohne weiteres auf die Verhältnisse des lebendigen Objekts zu übertragen, durchaus gerechtfertigt.

Mit der Frage nach der inneren Struktur des Neurons hat sich durch die neueren Untersuchungen aufs allerengste verknüpft die Frage nach den anatomischen Beziehungen verschiedener Neurone zu einander.

Seit den Untersuchungen von Ramón y Cajal hat sich in der Neuronlehre mehr und mehr die Ueberzeugung Bahn gebrochen, dass die einzelnen Neurone nirgends durch direkte Kontinuität miteinander in Zusammenhang stehen, dass also jedes Neuron anatomisch vollkommen isoliert sei. Ja, einzelne Forscher, wie Bronly und Hedley, haben bereits kühne Analogien zwischen der Erregungsleitung von Neuron zu Neuron und den Leitungsverhältnissen in sogenannten Cohärenern gezogen und haben auf Grund dieser angeblichen Analogieen die Bedeutung von elektrischen Strömen für therapeutische Zwecke hervorgehoben. Dem gegenüber möchte ich daran erinnern, dass selbst Ramón y Cajal schon in einzelnen Fällen Anastomosen zwischen den Fortsätzen verschiedener Neurone fand, so im Sympathicus der Wirbeltiere und bei manchen Wirbellosen, z. B. den Insekten. Allein, waren dies immerhin nur vereinzelte Fälle, so haben nach Golgi besonders Apáthy, Held und Bethe ganz allgemein beim erwachsenen Tier Kontinuitätsbeziehungen zwischen den einzelnen Neuronen beschrieben. Allerdings sind diese Zusammenhänge nicht mit der Golgi'schen Methode darzustellen. Der Golgi-

schen Methode wird von den betreffenden Forschern vorgeworfen, dass sie die Verhältnisse geradezu fälscht.

Held<sup>1)</sup> hat mit seiner Methode am fixierten und gefärbten Präparat gefunden, dass bei jungen Tieren die Neurone zwar noch voneinander isoliert sind, dass aber bei erwachsenen Individuen in den verschiedensten Partien des Centralnervensystems Konkreszenzen zwischen den Neuronen bestehen, derart, dass man überhaupt kaum eine scharfe Grenze zwischen der Axencylinderendausbreitung des einen und dem Zellkörper resp. den Dendriten des anderen erkennen kann. Die Wabenvacuolen gehen auf allerfeinsten Schnittpräparaten kontinuierlich zwischen beiden ineinander über, und es „erscheint ein und dieselbe feinste Plasmamasse als trennende Linie zweier Maschenreihen oder als trennende Wand zweier Vacuolenreihen, von denen die eine dem Axencylinder, die andere der Zellgrundsubstanz selbst anzugehören scheint“. Das macht es wahrscheinlich, dass auch im intakten Organismus wirkliche Konkreszenzen zwischen verschiedenen Neuronen vorkommen.

In ganz anderer Weise stellt Apáthy<sup>2)</sup> den Zusammenhang der nervösen Elemente im Centralnervensystem der Würmer dar. Seine Befunde erinnern lebhaft an die Nervennetze von Gerlach und von Golgi. Es treten nämlich die sensiblen Nervenfasern in das Ganglion ein, um sich zum Teil direkt in die sensiblen Ganglienzellen zu begeben, wo sie das intracellulare Gitterwerk bilden helfen, zum Teil aber um ausserhalb der Ganglienzellen aufzufasern und durch feinste Anastomosen mit den Neurofibrillen anderer Fasern ein diffuses extracelluläres Gitterwerk zu erzeugen. Von letzterem sammeln sich einzelne feinere Fäden zu dickeren Bündeln und treten in sensible Ganglienzellen ein, wo sie sich an der Bildung des intracellularen Gitterwerks beteiligen. Durch

---

1) Held, „Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Zweite Abhandlung. In Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abtlg., 1897. Ders., Desgleichen. Dritte Abhandlung. Ebenda, Supplementband 1897.

2) Apáthy, l. c.

das diffuse extracellulare Elementargitter sind die Fibrillen auch mit den motorischen Ganglienzellen verbunden, in die sie, aus dem Gitterwerk kommend, eintreten, um hier gewöhnlich zwei miteinander zusammenhängende intracelluläre Gitter, ein peripheres und ein centrales zu bilden, die durch austretende Fasern die motorischen Nerven nach der Peripherie entsenden (Fig. 14). Das leitende Grundelement des ganzen Nervensystems ist also nach Apáthy allein die Nervenfibrille. Die Fibrillen ziehen ohne Unterbrechung von der Peripherie nach dem Centrum und vom Centrum nach der Peripherie. Im Centrum bilden sie ein diffuses Elementargitter ausserhalb der Zellen und an dieses Gitter schliesst sich das Gitterwerk innerhalb der Ganglienzellen durch Kontinuität unmittelbar an. Die Fibrillen ziehen also durch die Ganglienzellen hindurch, die nur in ihre Bahnen eingelagert sind. Ein Anfang oder ein Ende von Fibrillen in einer Ganglienzelle kommt nicht vor. Es besteht vielmehr eine ununterbrochene Kontinuität der Fibrillen im ganzen Körper. Ja, auch an der Peripherie bilden die Fibrillen wieder in den Epithelzellen, Sinneszellen etc. durch Anastomosen Gitter, so dass es wahrscheinlich auch an der Peripherie kein Ende der Fibrillen giebt. Das ist in kurzen Zügen die Vorstellung, die Apáthy auf Grund seiner Präparate vom Bau des Nervensystems gewonnen hat. Er findet diese Verhältnisse in allen wesentlichen Punkten auch bei Wirbeltieren.

Aehnliche Ergebnisse hat Bethe<sup>1)</sup> mit seinen Methoden erhalten. Auch nach seinen Befunden an Wirbellosen sowohl wie an Wirbeltieren haben die Fibrillen nicht in den Ganglienzellen Ursprung oder Ende, sondern durchziehen die Ganglienzellen nur und bilden ausserhalb derselben ein Gitter- oder Netzwerk. Bei den verschiedenen Tierklassen ist aber das Verhältnis der Ganglienzellen zu den Fibrillen ein sehr verschiedenes. Bei den Arthropoden erscheint das extracellulare Fibrillengitter ungewöhnlich entwickelt und nur verhältnismässig wenige Fibrillen des-

---

1) Bethe, l. c.

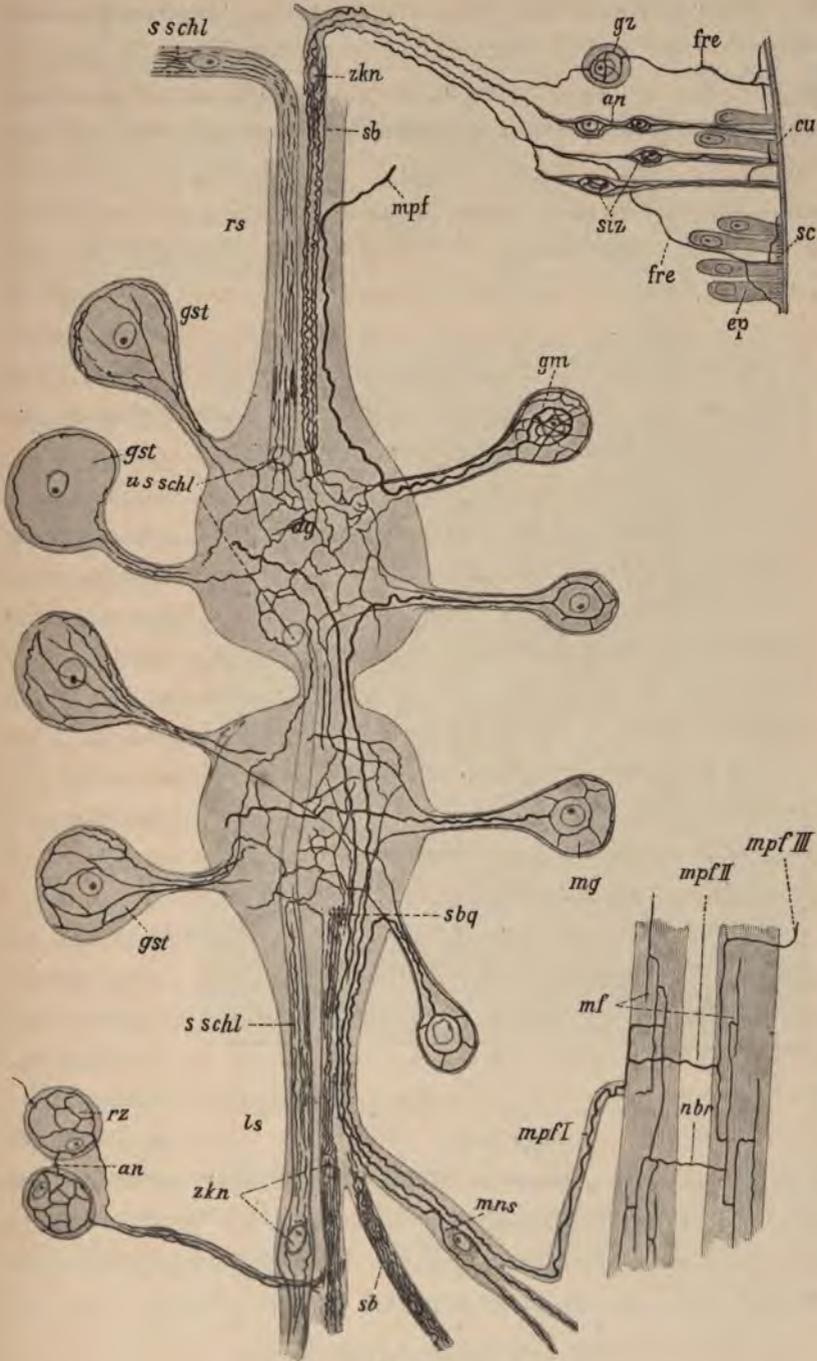


Fig. 14.

Fig. 14. Schematische Darstellung von Verlauf und Verbindungen der leitenden Bahnen in einem transversalen Schnitt von Hirudo. Rechts und links die zwei Ganglienhälften mit motorischen *mg* und sensorischen *gst* Ganglienzellen. *an* leitende Anastomose, *cu* Cuticula, *ep* Epithelzellen, *fre* freie, intercellulare Endverzweigung einer leitenden Primitivfibrille, *gz* Ganglienzelle, *mf* Muskelfibrille, *mns* motorische Nervenzelle (nicht Ganglienzelle!), *mpf* motorische Primitivfibrille, *nbr* leitende Brücken zwischen Muskelfasern, *sb* sensorischer Nerv (eine Art), *sbq* und *usschl* Stellen, wo ein sensorischer Nerv in der centralen Faser Masse in eine longitudinale Richtung umbiegt, *sc* Subcuticularschicht der Epidermis, *sschl* sensorischer Nerv (andere Art), *siz* epitheliale Sinneszelle, *zkn* Kern einer Nervenzelle (nicht Ganglienzelle!)

Nach Apáthy.



Fig. 15.

Ganglienzellen mit pericellularen Netzen.  
Nach Golgi.

selben gehen durch die Ganglienzellen hindurch, wo sie Netze bilden. Die Mehrzahl tritt gar nicht mit Ganglienzellen in direkte Beziehung. Bei den Wirbeltieren dagegen läuft die grosse Mehrzahl der Fibrillen durch die Ganglienzellen hindurch, aber ge-

wöhnlich ohne hier Netze zu bilden. Die Fibrillen anastomosieren erst in dem die Ganglienzellen umgebenden Gitterwerke, durch das sie in kontinuierliche Verbindung mit den Aufsplitterungen fremder Axencylinder zu treten scheinen. In seiner neuesten Arbeit<sup>1)</sup>

1) Bethe in Arch. f. mikrosk. Anat., 1900, Bd. LV.

glaubt Bethe dieses pericellulare Gitterwerk in dem von Golgi<sup>1)</sup> beschriebenen pericellularen Netz (Fig. 15) wieder erkennen zu müssen (Fig. 16), das Golgi selbst für ein Neurokeratingitter ansieht, das aber bereits

Held<sup>2)</sup> und Semi Meyer<sup>3)</sup>, die es ebenfalls fanden, als nervös betrachteten, während es Apáthy<sup>4)</sup> neuerdings für ein stützendes Gliagitter erklärt. Indessen drückt sich Bethe in dieser letzten Arbeit äusserst vorsichtig darüber aus. Es besitzt für ihn nur „einen hohen Grad von „Wahrscheinlichkeit“,

dass die „Golginetze“, wie er sie nennt, nervöser Natur sind und mit den Axencylinderaufsplitterungen fremder Neurone direkte Anastomosen eingehen. Bethe betont wiederholt, dass seine Auffassung nur als eine „Deutung“ seiner Befunde zu betrachten sei und dass es ihm vollkommen fern liege, diese Deutung als eine Thatsache hinzustellen.

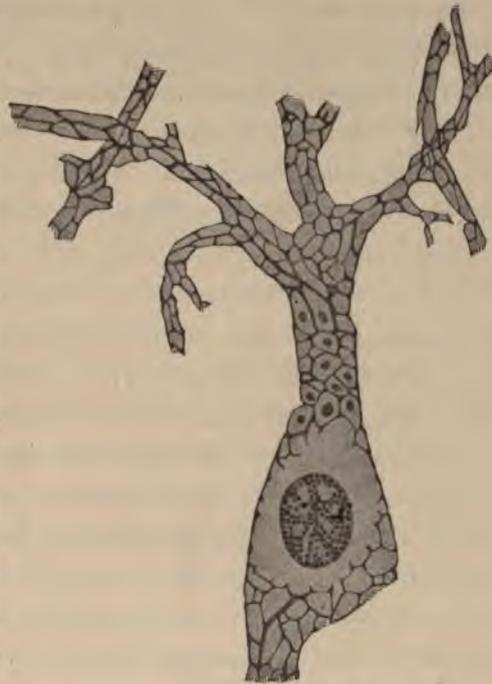


Fig. 16.

Ganglienzelle mit pericellularem Gitter aus dem Nucleus dentatus eines Hundes. Das Golginetz ist gefärbt, der Zellkörper ungefärbt. Ueber dem Kern, der gefärbt ist, ist ein Stück des Netzes abgeschnitten. Nach Bethe.

1) Golgi in Boll. della Soc. Med.-Chir. di Pavia, 1898.

2) Held in Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtlg., Suppl. 1897.

3) Semi Meyer, „Ueber die Funktion der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen“. In Ber. d. mathem.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, Okt. 1897.

Ders., „Ueber centrale Nervenendigungen“. In Arch. f. mikroskop. Anat., 1899, Bd. XLV.

4) Apáthy, „Bemerkungen zu Garbowski etc.“ In Biol. Centralblatt 1898, XVIII, p. 708.

Semi Meyer, der die pericellularen Gitterwerke mit der Methylenblaumethode untersucht hat, betrachtet dieselben in Uebereinstimmung mit Held als Endausbreitungen des Axencylinders, aber er findet im Gegensatz zu Held nirgends direkte Zusammenhänge derselben mit dem von ihnen umgebenen Ganglienzellkörper resp. seinen Dendriten, die ebenso wie die centralen Zellkörper von diesen Netzen umspinnen werden können. Bei aller Innigkeit der Verbindung der Elemente liegt nach seinen Befunden „kein Grund vor, die Kontakttheorie fallen zu lassen“.

Dagegen ist Nissl<sup>1)</sup> auf Grund der Apáthy'schen und selbst der Bethe'schen und Held'schen Angaben bedingungslos der Annahme eines überall kontinuierlichen Fibrillengitters beigetreten und hat die Vorstellung entwickelt, dass das, was man bei Wirbeltieren als graue Substanz bezeichnet, identisch sei mit dem Netzwerk oder Neuropil der Wirbellosen. Was die graue Substanz histologisch charakterisiere, sei nicht, wie man bisher annahm, der Reichtum an Ganglienzellen, sondern das zwischen und in den Zellen überall vorhandene Netzwerk. Damit sei „über die Neuronenlehre endgültig der Stab gebrochen“.

Sie sehen also, verehrte Anwesende, auch in der Frage nach den histologischen Beziehungen zwischen den einzelnen Neuronen wieder die weitgehendsten Differenzen: auf der einen Seite vollständige Isolierung und lediglich Kontaktbeziehungen, auf der anderen Konkreszenzen durch direkte Kontinuität der protoplasmatischen Substanz der Neurone, auf der dritten Kontinuität durch feinste durchlaufende Fibrillen und deren Gitter. Wenn man sich danach fragt, was nun bei den neueren Untersuchungen Positives in dieser Frage herausgekommen ist, so muss man wiederum sagen: unbestrittene Thatsachen nicht, und es bleibt auch hier wieder abzuwarten, was die Zukunft allmählich als gesicherte Erkenntnis feststellen wird. Wenn man aber auf Grund der neue-

---

1) Nissl, „Nervenzellen und graue Substanz“. In Münchener med. Wochenschrift, 45. Jahrg., 1898, Bd. II, p. 988.

ren Forschungen sich vorläufig ein Bild machen will, das die meiste Wahrscheinlichkeit für sich hat, so wird man annehmen, dass die Neurone bei erwachsenen Tieren *in vielen Fällen* durch direkte Kontinuität ihrer lebendigen Substanz oder besonderer fibrillärer Differenzierungen miteinander in innigerem Zusammenhang stehen.

\* \* \*

Blicken wir uns nunmehr nach den *entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen* um, die in letzter Zeit auf dem Gebiete der Neuronlehre gemacht sind, so müssen wir gestehen, dass hier die Forschung nicht mit der regen Tätigkeit auf histologischem Gebiete gleichen Schritt gehalten hat. Etwas wesentlich Neues, das über die grundlegenden Untersuchungen des vorhergehenden Decenniums bemerkenswert hinausginge, liegt hier mit einer einzigen Ausnahme eigentlich kaum vor. Aber diese eine Ausnahme setzt sich auch in einen tiefgehenden Gegensatz zu den Anschauungen der Forscher, die durch ihre entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen die Neuronlehre mit begründen halfen. Ich muss mich in Rücksicht auf die Kürze der mir zu Gebote stehenden Zeit darauf beschränken, die Ansichten Apáthy's<sup>1)</sup>, die ich hier im Auge habe, in grobem Umriß zu skizzieren.

Während die neueren entwicklungsgeschichtlichen Forscher an Wirbeltieren sämtlich übereinstimmend gefunden hatten, dass Ganglienzelle und Nervenfasern aus der Differenzierung einer einzigen Zelle, des „Neuroblasten“, hervorgehen, kommt Apáthy bei wirbellosen Tieren zu einem gänzlich abweichenden Ergebnis, das in engem Zusammenhang steht mit seinen Anschauungen von der Selbständigkeit und Kontinuität der fibrillären Substanz im ganzen Nervensystem. Apáthy hat auf Grund des histologischen Verhaltens der Neurofibrillen, die immer nur die Ganglienzell-

---

1) Apáthy, l. c.

körper durchziehen, ohne irgendwo in ihnen zu endigen, ferner auf Grund des Vorkommens gewisser Zellkerne zwischen den Neurofibrillen, und endlich auf Grund embryologischer Verhältnisse die Ueberzeugung gewonnen, dass die Neurofibrillen nicht von den Ganglienzellen produziert werden, sondern von eigenen Zellen, aus denen sie erst in die Ganglienzellen ebenso wie in die peripheren Elemente hineinwachsen. Der Durchgang durch die verschiedenen Zellen findet nach seiner Meinung auf dem Wege überall vorhandener intercellularer Protoplasmabrücken statt, die von der ersten Teilung der Eizelle an bei allen Teilungen zwischen den Teilzellen restieren sollen. Apáthy unterscheidet demnach scharf zwischen Ganglienzellen und Nervenzellen. Die letzteren produzieren die leitende Fibrillarsubstanz, die ersteren werden erst sekundär von den Fibrillen durchwachsen und dienen diesen nur als Umlagerungsstationen, aus denen sie in anderen Richtungen und anderen Gruppierungen wieder austreten.

Diese Auffassung steht zu allen bisherigen Erfahrungen in einem solchen Gegensatz, dass sie fast überall dem grössten Misstrauen begegnet ist. Mancher wird sich des Eindruckes nicht erwehren können, dass dieselbe mehr dem Wunsche entsprungen sein möchte, für die Vorstellung von der histologischen Selbständigkeit der leitenden Fibrillen auch eine embryologische Stütze zu gewinnen, als einer ganz unbefangenen Deutung der Präparate. In der That ist es auch Apáthy bisher nicht gelungen, einen wirklich bindenden Beweis für seine Auffassung zu liefern, von der Art, wie ihn die anderen Forscher durch die genaue entwicklungsgeschichtliche Verfolgung des Neuroblasten bei Wirbeltieren für ihre Ansicht beigebracht haben. Apáthy kann nur eine Reihe von Argumenten und Stützen für seine Deutung ins Feld führen, die aber einen hartnäckigen Zweifler nicht zu bekehren im stande sind. Und hartnäckigster Zweifel ist bei so abweichenden Ansichten und in so wichtigen Fragen eine unbedingte Forderung der strengen Wissenschaft.

Es ist ihm daher auch, wie er selbst sagt<sup>1)</sup>, „vorläufig ganz gleichgültig, wenn man seine Auffassung „bloss als Hilfhypothese zur besseren Uebersicht der histologischen Thatsachen betrachten will“. Das zeigt deutlich, dass er den Schwerpunkt seiner Auffassung auf die rein histologische Seite verlegt.

Sie sehen also, es fehlt viel daran, dass die entwicklungsgeschichtlichen Vorstellungen von Apáthy heute schon als ein sicherer Faktor bei der Bildung unserer theoretischen Anschauungen vom Aufbau des Nervensystems in Rechnung gestellt werden könnten. Die Wissenschaft kann hier vorläufig nur den Standpunkt einnehmen, abzuwarten, ob dieselben durch künftige Forschungen wirklich unumstösslich bestätigt werden. Vorläufig stehen Apáthy's Ansichten noch isoliert und jede Bestätigung fehlt.

\* \* \*

*Die physiologische Forschung* hat sich bisher an der Behandlung der Neuronlehre und ihrer Probleme nur sehr wenig beteiligt. Es liegt das wohl zum grössten Teil daran, dass die physiologische Forschung von der anatomischen immer erst eine gewisse Grundlage erhalten muss. Die Physiologie ist daher, wie das die Geschichte dieser Wissenschaft auf das Deutlichste zeigt, hinter der Anatomie gewöhnlich um eine Phase der Entwicklung zurück, und das gilt ganz speziell auch in der Physiologie des Nervensystems. Nun hat die anatomische Forschung eine so rapide Entwicklung im letzten Decennium durchgemacht und ihre Ergebnisse sind noch immer so wenig konsolidiert, dass es durchaus begreiflich erscheint, wenn die Physiologie vorläufig noch eine mehr abwartende Haltung eingenommen hat. Wenn aber Hoche<sup>2)</sup> in seinem vortrefflichen Bericht über die Neuron-

---

1) Apáthy, „Das leitende Element etc.“ In Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, 1897, Bd. XII, p. 584.

2) Hoche, „Die Neuronenlehre und ihre Gegner“. Berlin, Hirschwald, 1899, p. 43.

lehre und ihre Gegner sagt: „Die Physiologie wird überhaupt wenig Beweismaterial für oder gegen die Neuronlehre beibringen können,“ so ist das nur für einzelne Punkte zutreffend. Es haben sich aber trotz der mangelhaften physiologischen Unterlagen doch auf Grund der histologischen Befunde, sowie auf Grund eines Versuchs von Bethe (siehe unten) eine Reihe von Streitfragen physiologischer Natur ergeben, in denen, wie ich zu zeigen hoffe, auch die rein physiologische Forschung bemerkenswerte Beiträge zu liefern imstande ist.

Die physiologischen Streitfragen betreffen zum Teil die Beziehungen der Neurone untereinander, zum grösseren Teil aber die funktionelle Bedeutung der einzelnen Teile des Neurons und ihrer Innenstrukturen. Ich möchte die wichtigeren dieser Streitfragen ganz kurz erörtern.

Da ist zunächst eine der am lebhaftesten diskutierten Fragen die Frage nach der „Plasticität“ der Dendriten. Die Vorstellung von der Plasticität der Dendriten erwuchs auf dem Boden der Kontaktlehre. Die auffallende Aehnlichkeit, welche die Dendriten vieler Ganglienzellen im Golgi-Präparate mit den durch Reize erregten und in Retraktion begriffenen Pseudopodien mancher Rhizopodenzellen zeigen, regte bei einzelnen Forschern die Frage an, ob etwa die Dendriten mit ihren feinsten Endverzweigungen eine ähnliche Kontraktilität besässen, wie die Pseudopodien der Rhizopoden. Die Aehnlichkeit der Bilder ist in der That frappant. An der gereizten Rhizopodenzelle (Fig. 17) sowohl, wie am Neuron (Fig. 18 B) zeigen die feinsten Ausläufer ganz übereinstimmend kleine Verdickungen, Knoten-, Kugel-, Spindelbildungen, welche die Bezeichnung des „moniliformen“ oder rosenkranzartigen Zustandes nahelegten. In anderen Fällen dagegen zeigen die Dendriten ebenso wie die Pseudopodien der ungereizten Rhizopodenzelle wieder vollständig glatten Contour (Fig. 17 a, Fig. 18 A). Die physiologische Tragweite der Frage sprang sofort in die Augen, denn wenn die Dendriten wirklich eine gewisse Kontraktilität besitzen, so muss ihr jeweiliger Retraktionszustand

selbstverständlich auf die Erregungsübertragung von Neuron zu Neuron und damit auf den Ablauf der physiologischen Prozesse im Centralnervensystem einen gradezu massgebenden Einfluss haben. Die Frage wurde daher aufs Eifrigste studiert. Rabl-Rückhardt<sup>1)</sup> zuerst und später eine ganze Reihe von anderen angesehenen Forschern, besonders in Frankreich und Belgien, wie Lépine<sup>2)</sup>,

Mathias Duval<sup>3)</sup>, Azoulay<sup>4)</sup>, Demoor<sup>5)</sup>, Stefanowska<sup>6)</sup>, Soukhanoff<sup>7)</sup>, Querton<sup>8)</sup> und viele andere, glaubten sich in der That teils aus theoretischen Gründen, teils durch Vergleichung von Gehirnschnitten, die nach der Golgischen Methode in

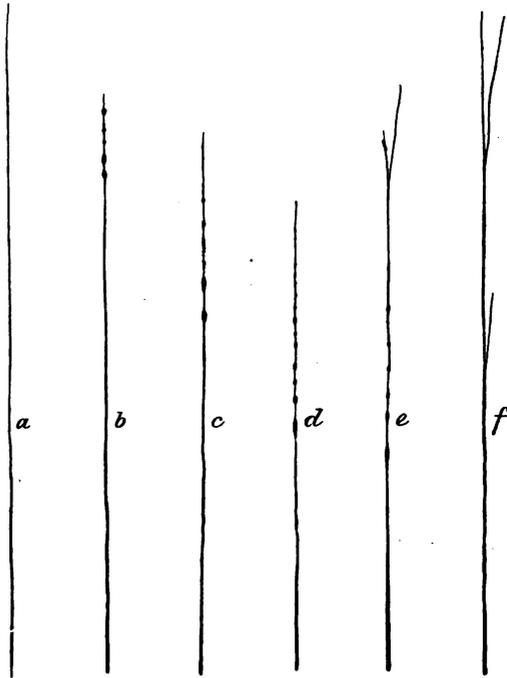


Fig. 17.

Pseudopodium von Orbitolites. *a* Bei \* durchschnitten. *b* Reizerfolg (Kugelbildung des Protoplasmas nur auf die nächste Umgebung der Reizstelle beschränkt). *e-f* Stofftransport. Die gereizten Massen werden auf dem Pseudopodium entlang nach dem centralen Zellkörper transportiert, ihre Substanz breitet sich allmählich wieder aus (*e, f*), während das unge reizte Protoplasma keine Erregungserscheinungen zeigt, sondern centrifugal weiterfließt, so dass sich das Pseudopodium bald wieder verlängert (*e, f*).

(Verworn, Allgemeine Physiologie.)

1) Rabl-Rückhardt, „Sind die Ganglienzellen amöboïd?“. In Neurolog. Centralblatt 1890.

2) Lépine, „Un cas d'hystérie à forme particulière“. In Revue de médecine 1894 (August).

3) Mathias Duval, „Hypothèse sur la physiologie des centres nerveux. Théorie histologique du sommeil.“ In Comptes rendus de la soc. de biol. 1895 (Februar).

verschiedenen Zuständen der Erregung und Ruhe behandelt waren, von einem mehr oder weniger grossen Grade amöboïder Beweglichkeit überzeugt zu haben. Die Beweglichkeit sollte zwar keine vollkommen amöboïde sein, wohl aber sollte innerhalb gewisser Grenzen eine Retraktivität der feinsten Dendritenenden bestehen, die man als „Plasticität“ bezeichnete. Nach Reizungen der verschiedensten Art (elektrische, chemische) sollten die feinsten Dendritenenden, durch die das Neuron mit den Nervenendausbreitungen anderer Neurone in Kontakt steht, eine Strecke weit retrahiert werden, so dass der Kontakt unterbrochen wird, während in der Ruhe der Kontakt sich durch Neuausstreckung wieder herstellt. Kaum hatte sich diese Ueberzeugung gebildet, so waren auch schon die entsprechenden physiologischen und psychologischen Theorien da. Die „Théorie histologique du sommeil“ von Mathias Duval war eine der ersten, die grösseres Aufsehen machten. Nach dieser Theorie des französischen Histologen werden die Dendriten der Grosshirnrinde durch die fortdauernd während des

---

4) Azoulay et Klippel, „Les altérations des cellules de l'écorce cérébrale dans la paralysie générale“. In Comptes rendus de la soc. de biol. 1894.

Ders., „Psychologie histologique et texture du système nerveux“. In l'année psychologique, 2<sup>e</sup> année, 1895.

5) Demoor, „La plasticité morphologique des neurones cérébraux“. In Travaux de l'institut Solvay, 1896, Fasc. I.

Ders., „Le mécanisme et la signification de l'état moniliforme des neurones“. In Travaux de l'institut Solvay, 1898, Fasc. I, Tome II.

6) Stefanowska, „Les appendices terminaux des dendrites cérébraux“. Ebenda, 1897, Fasc. 3, Tome I.

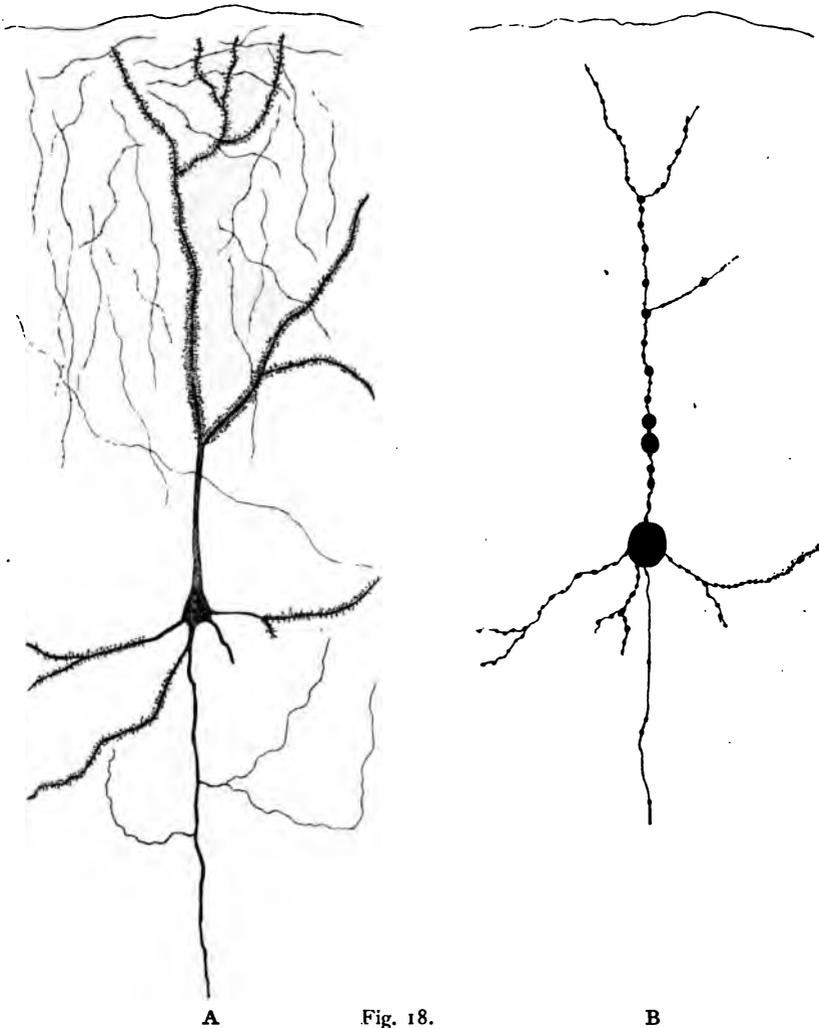
Dies., „Localisation des altérations cérébrales produites par l'éther“. Ebenda, 1900, Tome III, Fasc. 3.

Dies., „Sur le mode de formation des varicosités dans les prolongements des cellules nerveuses“. Ebenda, 1900, Tome III, Fasc. 3.

7) Soukhanoff, „La théorie des neurones en rapport avec l'explication de quelques faits psychique normaux et pathologiques“. In Arch. de Neurol., 1897, Mai und Juli.

8) Querton, „Le sommeil hibernant et les modifications des neurones cérébraux“. In Travaux du laboratoire de l'institut Solvay, Tome II, Fasc. I, 1898, p. 47.

Die ausführliche Literatur über diesen Gegenstand findet sich zusammengestellt bei Demoor und Querton in Trav. de l'inst. Solvay, 1898, Tome II, Fasc. 1.



A Normales Neuron. B Neuron in gereiztem Zustande.  
Nach Querton.

Tages einwirkenden Sinnesreize nacheinander zur Retraktion gebracht und damit entsteht die Dissociation des Bewusstseins im Schlaf. Während der Ruhe strecken sich die Dendriten wieder mehr und mehr aus, bis der Kontakt und damit die Möglichkeit bewusster Thätigkeit wieder hergestellt ist.

Ich muss es mir versagen, Ihnen die seltsamen Konsequenzen auszumalen, zu denen diese Theorie, die doch kaum das oberflächlichste Nachdenken befriedigen kann, führen muss. Wie wäre es auf Grund dieser Theorie möglich, den Moment des Einschlafens stunden-, ja tagelang hinauszuziehen, wie wäre es denkbar, dass man mitten in der Nacht plötzlich geweckt werden könnte, und wie schön wäre es, wenn man niemals eher aufzustehen brauchte, bis die Dendriten ihren Anschluss wieder erreicht hätten!

Aber bei dieser Schlaftheorie ist es leider nicht geblieben. Alle möglichen Erscheinungen sind der histologischen Analyse unterworfen worden. Eine wahre Begeisterung hat sich in der histologischen Erklärung der verschiedensten physiologischen, psychologischen und pathologischen Zustände und Vorgänge entwickelt. Der Winterschlaf, die Narkose, die Hypnose, die

Hemmungserscheinungen, die Vaguswirkung aufs Herz und viele andere verwickelte Dinge sind histologisch in einfachster Weise erklärt worden. Man hat sich in diesen Dingen während der letzten Jahre förmlich überboten. Und das alles auf Grund der Bilder von fixierten und imprägnierten Silberpräparaten!

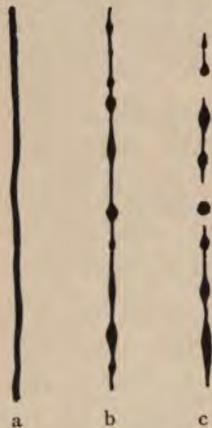


Fig. 19.

Glatte Muskelfasern von Ctenophoren (*Beroë ovata*). a Normal, b, c im moniliformen Zustande absterbend. (Verworn.)

Zur Beleuchtung des Wertes solcher Bilder für die Erkenntnis der Verhältnisse am lebendigen Objekt möchte ich nur ein Beispiel anführen. Die dünnen, glatten Muskelfasern der Ctenophoren (Fig. 19) nehmen beim Absterben oder bei der Einwirkung starker Reagentien ein deutlich perlschnurförmiges oder „moniliformes“ Aussehen an<sup>1)</sup>. Im normalen Leben des Tie-

1) Verworn, „Die Bewegung der lebendigen Substanz“. Jena, Gustav Fischer 1892.

res, selbst bei stärkster Kontraktion, beobachtet man davon niemals etwas. Die Fasern sind in physiologischen Zuständen immer glatt. Wie kann man demnach die Verhältnisse des toten Präparats in so subtilen Fragen ohne weiteres auf das lebendige Objekt übertragen wollen!

Schon mehrfach ist von verschiedenen Forschern gegen die Plasticitätslehre mit Recht geltend gemacht worden, dass auch kein Schatten eines Beweises für Kontraktionserscheinungen der Dendriten unter physiologischen Verhältnissen bestehe. Einen direkten experimentellen Nachweis aber, dass es sich hier tatsächlich um Produkte der Methode handelt, haben im verflossenen Jahre zwei amerikanische Forscher, Frank und Weil<sup>1)</sup>, erbracht, indem sie 43 Tiere, hauptsächlich Kaninchen, teils in normalem, teils in verschiedenen Narkose- und Vergiftungszuständen gleichmässig mit vier verschiedenen Modifikationen der Golgischen Methode behandelten. Der Erfolg war vernichtend. An dem gleichen normalen oder vergifteten Objekt gab jede Methode ihre spezifischen Bilder. Die eine zeitigte die schönsten moniliformen Zustände, die andere gar keine. Dagegen gab die gleiche Methode an den verschiedensten Objekten stets im wesentlichen übereinstimmende Bilder, beispielsweise zeigte die langsame Golgische Methode stets ein fast absolutes Fehlen aller Rosenkranzformen. Das mag zur Kritik der „Plasticität“ genügen.

Eine Streitfrage von hohem physiologischem Interesse ist dagegen die Frage nach der funktionellen Bedeutung des Ganglienzellkörpers mit seinen Dendriten. Dass die Nervenfasern die Aufgabe der Erregungsübertragung hat, ist niemals bestritten worden. Die bisher allgemein gültige Vorstellung aber, dass die Ganglienzelle in die Bahn der Erregungsübertragung oder kurz der Leitung mit eingeschaltet sei, hat in neuester Zeit

---

1) R. Weil und R. Frank: „On the evidence of the Golgi methods for the theory of neuron retraction“. In Archives of Neurology and Psychopathology, 1899, Tom. II.

Widerspruch erfahren. Schon früher hat Nansen<sup>1)</sup> die Ansicht ausgesprochen, dass die Ganglienzellen lediglich eine nutritorische Funktion hätten und Ramón y Cajal<sup>2)</sup> hat für die sogenannten unipolaren Ganglienzellen, deren einfacher Nervenfortsatz sich T-förmig gabelt, die Theorie aufgestellt, dass die Erregungsleitung den Ganglienzellkörper, der nur trophische Bedeutung habe, gar nicht zu passieren brauche. Bethe<sup>3)</sup> glaubt nun neuerdings durch ein Experiment mit Sicherheit bewiesen zu haben, „dass die Ganglienzellen (d. h. der kerntragende Teil des Neurons) zu den wesentlichen Erscheinungen des Reflexes nicht notwendig sind, dass nämlich der Muskeltonus nicht von der Ganglienzelle besorgt wird, dass ein geordneter Reflex ohne Ganglienzelle möglich ist und ihre Anwesenheit zum Zustandekommen der Reizsummation nicht nötig ist“. Der viel citierte Versuch Bethe's ist bekanntlich kurz folgender. Beim Taschenkrebs werden die Ganglien gebildet von einem dichten Filzwerk, dem Neuropil, das an seiner Oberfläche die birnförmigen Endkörper der Ganglienzellen mit ihrem Zellkern trägt. In dieses Neuropil treten die peripheren Nerven ein. Es gelang nun Bethe in einigen Fällen, das Gehirnganglion, welches die Reflexe der 2. Antenne vermittelt, von seiner Nachbarschaft so zu isolieren, dass es nur mit den ein- und austretenden Nerven der Antenne zusammenhing, und ihm dann seinen Mantel von soliden Ganglienzellendkörpern mit ihren Zellkernen abzuschälen. Der Erfolg war folgender. Nachdem sich das Tier erholt hatte, stellte sich auch der Tonus der Antennenmuskeln

---

1) Nansen, „The structure and combination of the histological elements of the central nervous system“. In Bergens Museums Arsberetning for 1886, Bergen 1887.

2) S. Ramón y Cajal, „Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas“. In Revista trimestral micrographica, marzo 1897, Vol. II, Fasc. I.  
Ders., „El sistema nervioso del Hombre y de los Vertebrados“, Madrid 1897, Fasc. I.

3) Bethe, „Das Nervensystem von Carcinus maenas“. In Arch. f. mikrosk. Anat., 1897, 1898, Bd. L u. LI.

Ders., „Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung“. In Biol. Centralblatt 1898, XVIII.

wieder her, die Reflexe der Antenne wurden prompt ausgeführt, die Reflexerregbarkeit war etwas gesteigert und bei Anwendung von unterschwelligem Reizen waren Summationserscheinungen zu sehen. „Dieses Verhalten zeigt die Antenne nur noch am Tage nach der Operation.“ Am zweiten Tage schon nimmt die Reflexerregbarkeit ab, am dritten oder vierten ist sie völlig erloschen.

Die Tragweite dieses Experiments hinsichtlich der Frage nach der physiologischen Funktion der Ganglienzelle ist unbegreiflicherweise weit überschätzt worden, von anderen noch mehr als von Bethe selbst. Es ist daher an der Zeit, endlich einmal ganz scharf zu fixieren, was dieser Versuch beweist und was er nicht beweist. Was er beweist, ist nur das, dass ein Reflex beim Taschenkrebs eine Zeit lang noch möglich ist, wenn man den kernhaltigen Teil der centralen Ganglienzelle seines Reflexbogens abgeschnitten hat. Thatsächlich bleibt nämlich bei Bethe's Versuch ein Teil der Ganglienzelle erhalten, nämlich ein Stück des ins Neuropil führenden Protoplasmastiels und die ganze Summe der Dendriten, also eine nicht unbeträchtliche Menge von Zellprotoplasma. Nun ist es, wie ich selbst und viele andere in zahllosen mikroskopischen Experimenten an einzelnen Zellen gezeigt habe, eine der verbreitetsten Erscheinungen der ganzen Zellphysiologie, dass auch kernlose Protoplasmamassen einer Zelle mehr oder weniger lange, in manchen Fällen viele Tage lang, am Leben bleiben und ihre Fähigkeit, auf Reize in ihrer charakteristischen Weise zu reagieren, vollständig bewahren können. Es ist also, wie auch Edinger<sup>1)</sup> und Lenhossék<sup>2)</sup> schon bemerkt haben, gar keine auffallende Erscheinung, wenn durch kernlose Massen von Ganglienzellprotoplasma bei manchen Kaltblütern noch einige wenige Tage lang Reflexe

---

1) Edinger auf dem IV. internat. Physiol. Kongress zu Cambridge 1898 in der Diskussion über den Vortrag Demoors; „La signification de l'état moniliforme des neurones cérébraux“.

2) Lenhossék, „Kritisches Referat über die Arbeit A. Bethe's: »Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung«“. In Neurolog. Centralblatt 1899.

vermittelt werden können. Was aber der Bethe'sche Versuch nicht beweist, ist, dass die Ganglienzelle zum Zustandekommen des Reflexes, wenn auch nur für kurze Zeit, entbehrlich wäre und dass der Erregungs- oder Leitungsvorgang die Ganglienzelle überhaupt nicht passiere. Die Einschränkung Bethe's, dass er nur den kernhaltigen Teil des Ganglienzellkörpers gemeint habe, möchte ich noch besonders hervorheben. Diese Auffassung von einer normalen Zelle klingt doch sehr merkwürdig. Sie ist gerade so seltsam, als wenn man bei einer Pigmentzelle oder Bindegewebszelle nur das um den Kern gelegene Protoplasma als Zelle betrachten oder als wenn man bei einer Rhizopodenzelle die Pseudopodien nicht mit zur Zelle gehörig ansehen wollte. Bethe giebt mit dieser seltsamen Einschränkung selbst zu, dass andere Teile des Protoplasmas noch erhalten geblieben sind. Dann aber ist der Versuch völlig belanglos und die Vorstellung, dass die Erregung die Ganglienzelle unter normalen Verhältnissen nicht passiere, bleibt, um es mit Bethe's eigenen Worten auszudrücken, die er in der gleichen Frage den Ausführungen Cajal's gegenüber braucht<sup>1)</sup>, „eine Hypothese wie viele andere, gegen die ebensoviel oder mehr spricht als für sie und die ohne Schaden für die Wissenschaft ungedruckt hätte bleiben können“. In Wirklichkeit aber verhält sich Bethe bei seinen theoretischen Spekulationen, die er an die Mitteilung seines Versuchs in reicher und anregender Fülle anschliesst, so, als ob er die obige Einschränkung gar nicht gemacht hätte. „Der Tonus der Muskeln, der motorische Impuls, die Reizschwelle, die Summation der Reize, die Koordination einfacher und komplizierter Reflexe sind ohne Ganglienzellen möglich und es ist anzunehmen, dass auch normalerweise die Ganglienzellen nicht bei diesen Dingen beteiligt sind“, sagt Bethe. Alle diese Vorgänge finden nach seiner Vorstellung im Fibrillengitter des Nervensystems statt, und auch „alles Psychische ist ein Spiel der Reize der Aussen-

---

1) Bethe in Biol. Centralblatt 1898, XVIII.

welt im Fibrillengitter des Gehirns“. Mag man diese Ansicht von der Rolle der Ganglienzellen anderweitig für begründet halten oder nicht, das Bethesche Experiment beweist weder etwas dafür, noch dagegen.

Inzwischen ist von physiologischer Seite die Frage, ob die Nervenleitung notwendig den Ganglienzellkörper passieren muss, an einem anderen Objekt experimentell geprüft worden. Steinach<sup>1)</sup> hat an den Spinalganglien des Frosches Versuche gemacht, indem er die Ganglienzellen durch Anämisierung des Ganglions zur Degeneration brachte. Er fand in solchen Fällen, dass durch Reizung der sensiblen Nerven noch 10—14 Tage nach der Anämisierung Reflexe zu erzielen waren. Die histologische Untersuchung während dieser Zeit ergab eine mehr oder weniger weitgehende Degeneration der Ganglienzellen. Steinach schliesst daraus, „dass die centripetale Erregungsleitung durch die weitestgehende Unabhängigkeit von den Spinalganglienzellen ausgezeichnet ist.“ Steinach ist aber vorsichtig, er verallgemeinert sein Resultat nicht und betont ferner ausdrücklich, dass er auf Grund seiner Versuche sich nicht berechtigt sieht, „den Zufluss von Erregungen zur Spinalganglienzelle überhaupt zu bestreiten“.

Das Ergebnis der Versuche Steinachs ist ungemein bestechend. Ich möchte aber auch hier darauf aufmerksam machen, dass wohl einige Bedenken noch nicht ganz auszuschliessen sind. Einerseits wäre es, trotz Steinachs grosser Sorgfalt, doch denkbar, dass die Ganglienzellen während der Versuchszeit noch auf irgend einem Wege, wenn auch in spärlicher Masse, Sauerstoff erhalten haben. Andererseits sehe ich nicht, nach welchem Kriterium man an einer stark veränderten Ganglienzelle im histologischen Präparat mit Sicherheit entscheiden will, ob dieselbe noch leitungs-fähig ist oder nicht. Ich glaube, dass man in letzterer Hinsicht sich sehr leicht täuschen kann. Wenn ich eine Erfahrung mitteilen darf, die ich bei Gelegenheit von Stoffwechselversuchen an

---

1) Steinach, „Ueber die centripetale Erregungsleitung im Bereiche des Spinalganglions“. In Pflüger's Arch., 1899, Bd. LXXVIII.

Infusorienzellen gemacht habe, so kann ich berichten, dass diese Organismen sich in einigen Hungerversuchen so stark verändert fanden, dass niemand sie hätte wiedererkennen können (Fig. 20). Ihr Zellkörper war durch eine Anzahl grosser kugliger Vacuolen nicht nur vollkommen deformiert, sondern auch in seiner Struktur

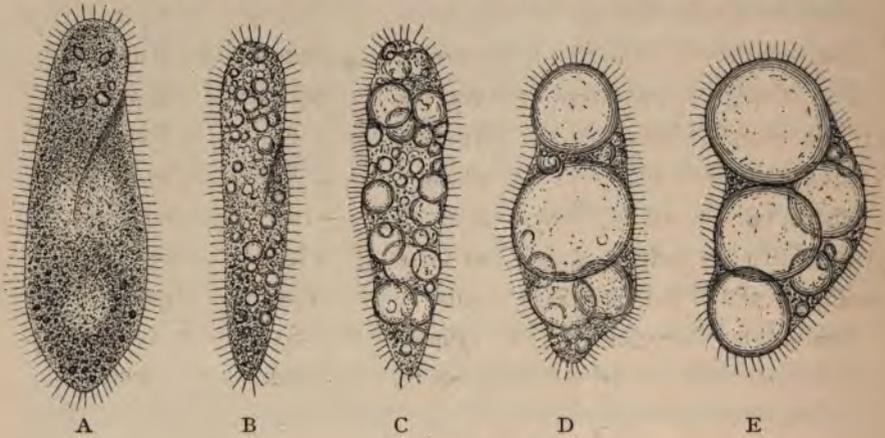


Fig. 20.

*Paramaecium aurelia*. A normal; B, C, D, E mit zunehmender Vacuolisierung und Formveränderung des Zellkörpers (Verworn).

in tiefgehendster Weise verändert. Trotzdem bestand bis kurz vor dem Tode noch Wimperbewegung und Erregbarkeit, und die Tiere konnten durch Darreichung geeigneter Nahrung in zwei Tagen wieder zu ihrem völlig normalen Zustande zurückgeführt werden. Aehnliche Verhältnisse können im Steinachschen Experiment an den Spinalganglienzellen vorliegen. Man wird daher, wie das Steinach auch selbst gethan hat, noch einige Vorsicht üben müssen, ehe man weitgehende theoretische Folgerungen an das Experiment anknüpft. Im übrigen würde es wohl nirgends auf Widerspruch stossen, wenn man annähme, dass durchaus nicht alle Inhaltsbestandteile des Ganglienzellkörpers am Leitungsvorgange beteiligt sein müssen, und dann ist es kein grosser Schritt mehr zu der Vorstellung, dass in manchen Ganglienzellarten, wie z. B. in den unipolaren Spinalganglienzellen, die leitende Substanz nur an einer Seite des Zellkörpers differenziert

wäre, kurz, dass der Zellkörper den Nervenfasern ansässe, wie etwa der Zellkörper den kontraktilen Fibrillen bei manchen glatten Muskelzellen wirbelloser Tiere. Nur dürfte man solche Verhältnisse nicht verallgemeinern, und dieser Fehler wird gerade den Ganglienzellen gegenüber leicht gemacht. Die Neurone bei den verschiedenen Tieren und in verschiedenen Teilen des Nervensystems bieten ganz verschiedenartige Verhältnisse und für die Neurone vom Typus der Vorderhornzellen dürfte jedenfalls die Theorie van Gehuchstens<sup>1)</sup> und Ramón y Cajals<sup>2)</sup> Gültigkeit haben (Theorie der dynamischen Polarisierung der Neurone), nach welcher unter normalen physiologischen Verhältnissen die Leitung von den Spitzen der Dendriten centripetal zum Zellkörper, durch diesen hindurch, und centrifugal im Axencylinder erfolgt, so dass die Dendritenenden Aufnahmeorgane, die Axencylinderendausbreitungen Abgabeorgane der physiologischen Impulse vorstellen<sup>3)</sup>.

Allein bei der Frage nach der physiologischen Funktion des Ganglienzellkörpers handelt es sich nicht bloss um den einen Punkt, ob die Erregungsleitung den Zellkörper passiere oder nicht, es handelt sich hier noch um etwas für den Physiologen viel Wichtigeres, nämlich um die Frage, ob und inwieweit die Ganglienzelle im Centralnervensystem an den spezifischen Funktionen des letzteren beteiligt ist. Liefert die Ganglienzelle den Nerven Erregungsimpulse von bestimmter

---

1) van Gehuchten, „La structure des centres nerveux: la moelle épinière et le cervelet“. In *La Cellule*, 1891, Tom. VII, Fasc. 1.

2) Ramón y Cajal, „Signification fisiologica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las células de la substancia gris“. In *Revista de ciencias medicas de Barcelona* 1891.

3) Bezüglich der Anwendung dieses Gesetzes auf die Spinalganglien siehe: van Gehuchten, „Anatomie du système nerveux de l'homme“. Louvain 1897, 2<sup>e</sup> Édition, p. 214.

Lugaro, „A proposito di alcune varianti alla formula della polarizzazione dinamica“. In *Monitore zoologico italiano*, anno VIII, 1897, n. 4.

Pugnat, „De l'importance fonctionnelle du corps cellulaire du neurone“. In *Revue neurologique* 1898.

Art, ist sie an den Erregbarkeitsveränderungen der Centra beteiligt, beeinflusst sie die Dauer und den Ablauf der Erregungen, unterhält sie andauernde Erregungen, sind die verschiedenen Ganglienzellen spezifischer Erregungsvorgänge fähig, d. h. besitzen sie eine spezifische Energie, oder aber spielt sich das alles, wie Bethe meint, nur im Fibrillengitter des Nervensystems ab und sind die Ganglienzellen nur nutritorische Centra für einen bestimmten Fibrillenbezirk. Ich glaube, in diesen Fragen kann die physiologische Forschung ein entscheidendes Material beibringen.

Stellt man sich auf den Standpunkt Bethes und nimmt man mit ihm und Apáthy an, dass überall ein kontinuierliches Fibrillenwerk vorhanden sei und dass überhaupt „keine anderen Unterschiede in der Funktion der verschiedenen leitenden Bahnen bestehen, als dass sie in der Regel in verschiedenen Richtungen leiten“<sup>1)</sup>, so bleiben die meisten der bekannten nervösen Erscheinungen vollkommen unbegreiflich, denn die physiologischen Thatsachen zeigen uns, dass sich die centralen Teile in jeder Beziehung gänzlich anders verhalten als die peripheren Nervenstämme.

Ich will nicht auf die schon mehrfach citierten Angaben von Helmholtz, von Wundt und von Gad und Joseph eingehen, nach denen die Erregungsleitung im Centrum mehr Zeit in Anspruch nimmt als im peripheren Nerven. Ich will auch nicht näher eingehen auf die schon von Semi Meyer mit Recht geltend gemachte Thatsache, dass Hermann und Bernstein bei Reizung des motorischen Nerven keine „negative Schwankung“ des Nervenstromes durch das Centrum hindurch im sensiblen Nerven erhalten konnten, während sie in umgekehrter Richtung, also im normalen Reflexbogen, immer zu finden ist. Ich möchte vielmehr einige physiologische Thatsachen beibringen, die bisher

---

1) Apáthy, In Biol. Centralbl. XVIII, 1898, p. 710.

nur wenig oder noch gar nicht für die vorliegende Frage verwertet worden sind.

Biedermann<sup>1)</sup> hat vor kurzem in diesem Zusammenhange daran erinnert, dass bestimmte Gifte auf das Centrum viel schneller und intensiver wirken als auf die Nervenstämmе. So ist in gewissen Stadien der Aether- oder Chloroformnarkose die Erregbarkeit der Centra aufgehoben, aber nicht die der peripheren Nerven. Auch in der Asphyxie zeigen sich die Centra unerregbar, nicht aber die peripheren Nerven. Biedermann weist ferner darauf hin, dass die Centra in hohem Grade die Fähigkeit der Erregungssummation besitzen, die z. B. beim Rückenmark des Frosches durch starke Abkühlung ins Ungeheure gesteigert werden kann, während sie den peripheren Nerven fast vollständig fehlt. Das alles zeigt deutlich, dass die centralen Teile des Nervensystems wesentlich anders beschaffen sein müssen als die peripheren.

Eine direkte Widerlegung der Ansicht, dass die Ganglienzellen nur nutritorische Funktionen haben sollen, scheinen mir aber die Thatsachen der Ermüdung zu liefern. Es ist seit langer Zeit bekannt, dass die Leitfähigkeit der peripheren Nervenstämmе überhaupt nicht ermüdet. Dagegen kann man die centralen Teile des Nervensystems durch andauernde adäquate Reizung sehr leicht bis zur vollständigen Unerregbarkeit bringen. Um etwas über den Stoffwechsel der nervösen Centra bei angestrengter Thätigkeit und über die Ursachen der Ermüdung zu ermitteln, habe ich vor einiger Zeit Versuche angestellt, die demnächst veröffentlicht werden sollen. Ich möchte hier nur als eins der Ergebnisse hervorheben, dass die Unerregbarkeit der Centra in der Ermüdung, wie beim Muskel, aus zwei ganz verschiedenen Komponenten resultiert, die ich schon früher als Ermüdung im engeren Sinne und als Erschöpfung scharf unterschieden habe, nämlich aus einer Vergiftung durch Kohlensäure

---

1) Biedermann, „Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes“. In Pflüger's Arch., 1900, Bd. LXXX.

und vielleicht auch andere im Wasser lösliche Stoffwechselprodukte und aus einer Erschöpfung des zur Arbeit nötigen Ersatzmaterials, und zwar zunächst des Sauerstoffvorrates, den die Centra besitzen. Zur Zeit, wo bereits völlige Unerregbarkeit der Centra eingetreten ist, hat sich die Erregbarkeit und Leitfähigkeit der Nerven noch nicht im geringsten verändert. Man sieht also, dass die nervösen Centra einen unvergleichlich intensiveren Stoffwechsel haben als die peripheren Nervenstämme, was ja bekanntlich auch anatomisch schon in dem unverhältnismässig viel grösseren Gefässreichtum zum Ausdruck kommt. Man könnte freilich die Sache so auffassen, dass die centralen Fibrillengitter wegen ihrer fehlenden Schutzhüllen und des grösseren Gefässreichtums der Centralorgane den etwa aus der angestregten Thätigkeit der Muskeln stammenden und im Blute cirkulierenden giftigen Stoffwechselprodukten mehr ausgesetzt seien, als die von dicken Hüllen umgebenen und spärlicher vom Blute durchströmten Nervenfasern und dass sie deshalb früher gelähmt werden. In der That haben mir meine Versuche gezeigt, dass die Selbstvergiftung durch die eigenen Stoffwechselprodukte schon zur vollkommenen Unerregbarkeit der Centra führt; ehe noch ihr Sauerstoffvorrat vollständig erschöpft ist. Indessen ich habe die Selbstvergiftung dadurch ausgeschaltet, dass ich eine künstliche Cirkulation mit sauerstoffreier Kochsalzlösung einrichtete, so dass die Lähmung schliesslich nur durch Erschöpfung der Reservevorräte entstand. Auch unter solchen Bedingungen war das Resultat dasselbe. Wie soll man sich nun diese ungeheure Verschiedenheit der centralen und peripheren Teile in ihrer Abhängigkeit von den Ersatzstoffen nach der Betheschen Auffassung denken? Wenn die Ganglienzellen nur nutritorische Funktionen haben, so müssten ja grade die centralen Teile, die in unmittelbarstem Zusammenhang mit den Ganglienzellen stehen, zu allerletzt in ihrer Erregbarkeit und Leitfähigkeit ermüden. Ich sehe nicht, wie man diese Thatsachen mit der genannten Auffassung vereinigen kann.

Schliesslich noch eins. Wir wissen seit langer Zeit, dass manche Gifte, wie z. B. Morphinum, in die Blutbahn gebracht, nur auf bestimmte Teile des Centralnervensystems wirken. Einer meiner Schüler, Herr Baglioni, wird in einer im Druck befindlichen Arbeit zeigen, dass das durch seine höchst charakteristischen Wirkungen ausgezeichnete Strychnin im Rückenmark ganz allein nur auf die sensiblen Elemente der Hinterhörner wirkt und dort die Erregbarkeit in ungeheurer Masse erhöht, und dass Carbolösungen von bestimmter Konzentration umgekehrt grade die motorischen Elemente der Vorderhörner in gesteigerte Erregbarkeit versetzen. Wie können diese Gifte, die doch zu allen Teilen des Nervensystems dringen, nur an ganz bestimmten Stellen ihre spezifische Wirkung entfalten, wenn doch die Fibrillensubstanz anatomisch sowohl wie funktionell überall gleich sein soll? Hier können doch zweifellos nur die spezifischen Eigenschaften bestimmter Elemente der Centra verantwortlich gemacht werden, die etwas anderes sind, als die gewöhnliche leitende Fibrillensubstanz.

Ich könnte noch eine lange Reihe von physiologischen Thatsachen anführen, die alle in demselben Sinne sprechen, und wollte ich auf das psycho-physiologische Gebiet hinübergehen, so könnte ich vor allem die „spezifische Energie der Sinnessubstanzen“ anführen. Indessen mögen die mitgeteilten Beispiele genügen. Sie zeigen alle übereinstimmend zur völligen Evidenz, dass die Annahme einer kontinuierlichen und funktionell überall gleichartigen Fibrillensubstanz als alleiniges Substrat der nervösen Vorgänge sich mit den physiologischen Thatsachen nicht vereinigen lässt. Die Physiologie hat gute Gründe gehabt, als sie die spezifisch-nervösen Vorgänge in die Ganglienzellen verlegte und sie hat heute noch viel mehr Gründe, daran festzuhalten.

Endlich bleibt noch übrig, die Ansichten zu betrachten, welche über die funktionelle Bedeutung der von den verschiedenen Forschern gefundenen Innenstrukturen geäußert worden sind. Auch hier gehen die Meinungen zum Teil weit auseinander. Während die Mehrzahl der Forscher, die sich von der Existenz von Fibrillen im Neuron (sowohl im Nerven wie im Zellkörper) überzeugt haben, annimmt, dass die Fibrillen das leitende Element im Neuron seien, ist eine kleine Anzahl von Forschern abweichender Ansicht. Schon seit langer Zeit und vor kurzem erst wieder hat Leydig<sup>1)</sup> die Ansicht vertreten, der sich Nansen<sup>2)</sup>, Rohde<sup>3)</sup> und B. Friedlaender<sup>4)</sup> angeschlossen haben, dass nicht die Fibrillen resp. das Netzwerk („Spongio-plasma“ Leydig's) das Leitende seien, sondern vielmehr die homogene, flüssige Grundsubstanz („Hyaloplasma“ Leydig's), in der die Fibrillen und Netze eingebettet liegen.

In gänzlich abweichender Weise ist neuerdings von Holmgren<sup>5)</sup> das von Golgi, Veratti und anderen mit Chrom-

---

1) Leydig, „Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere“, 1883.

Ders., „Zelle und Gewebe“. Bonn 1885.

Ders., „Altes und Neues über Zellen und Gewebe“. In Zool. Anzeiger 1888.

Ders., „Der reizleitende Teil des Nervengewebes“. In Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abtlg., 1897.

2) Nansen, l. c.

3) E. Rohde, „Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen“. In Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1891.

Ders., „Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. In Zoologische Beiträge, herausgegeben von Schneider, Breslau 1891.

4) B. Friedlaender, „Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus“. In Zeitschr. f. wiss. Zool., 1888.

Ders., „Ueber die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden“. In Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, 1889.

Ders., „Altes und Neues zur Histologie des Bauchstrangs der Regenwürmer“. In Zeitschr. f. wiss. Zool., 1894.

Ders., „Ueber Regeneration herausgeschnittener Teile des Centralnervensystems von Regenwürmern“. In Zeitschr. f. wiss. Zool., 1895.

5) E. Holmgren, „Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen“. Wiesbaden 1900.

silber in der Ganglienzelle dargestellte intracellulare Gitter- oder Netzwerk auf Grund eigener Untersuchungen sogar für ein System von Lymphkanälchen erklärt worden.

Auch das pericellulare Fibrillengitter, das Golgi, Semi Meyer, Held, Bethe und andere beobachtet haben, wird von manchen als höchstwahrscheinlich nicht nervös angesehen, so, wie bereits bemerkt, von Apáthy<sup>1)</sup> als Gliagitter, von Golgi<sup>2)</sup> als Neurokeratingerüst.

Fragt man bei diesem Stande der Dinge, welche Beweise für die Ansicht vorliegen, dass die in den Präparaten von den verschiedenen Forschern beobachteten Fibrillen thatsächlich nervös leitende Elemente vorstellen, so muss man leider wieder sagen: exakte Beweise existieren dafür nicht. Unter der Voraussetzung, dass die in den Präparaten beobachteten Fibrillen wirklich präformierte Bestandteile des lebendigen Neurons sind, liegt es ja zweifellos ungemein nahe, anzunehmen, dass sie auch das leitende Element im Neuron sind, denn der alte Vergleich der Nerven mit Telegraphendrähten lauert nun einmal wegen seiner plastischen Anschaulichkeit mehr oder weniger bewusst immer noch im Hintergrunde aller unserer Betrachtungen über die Funktion der nervösen Elemente. Allein es kommt hier nicht auf naheliegende Vergleiche an, sondern darauf, ob wirklich Anhaltspunkte für diese Anschauung existieren, und da muss man wohl als eins der triftigsten Argumente dafür die Angabe Apáthy's betrachten, dass unter den zahlreichen verschiedenen Arten von Fibrillen, die er im Nervensystem mit verschiedenen Methoden darstellen konnte, allein die Neurofibrillen eine ununterbrochene Kontinuität im ganzen Nervensystem besitzen sollen. Das würde allerdings darauf hindeuten, dass sie auch zu Trägern der nervösen Leitung geeignet sind. Aber auf der anderen Seite ist damit doch

---

1) Apáthy, „Bemerkungen zu Garbowski etc.“ In Biol. Centralblatt XVIII, 1898.

2) Golgi, „Intorno alla struttura delle cellule nervose“. In Boll. della Soc. Med.-Chir. di Pavia 1898.

nicht erwiesen, dass nicht die protoplasmatische Zwischensubstanz ebenfalls volle Kontinuität besäße. Es bliebe also immer noch die Leydig'sche Vorstellung, dass diese das leitende Element sei, unwiderlegt. Mönckeberg und Bethe<sup>1)</sup> erblicken nun einen „stringenten Beweis“ dafür, dass die Fibrillen allein das leitende Element sein können, in ihrer Beobachtung, dass an den Ranvier'schen Schnürringen nur die Fibrillen allein von einem Nerven-segment in das andere kontinuierlich übergehen, während alle anderen Elemente und besonders auch die perifibrillare Grundsubstanz hier eine Kontinuitätsunterbrechung erfahren. Allein auch dieser Beweis büsst leider viel von seiner Kraft ein, wenn man die von Mönckeberg und Bethe gegebenen Abbildungen betrachtet (Fig. 21). Hier ist gar nicht die Rede davon, dass die peri-

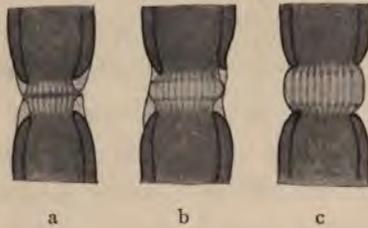


Fig. 21.

Nervenfasern von Torpedo mit Ranvierschem Schnürring. a in Osmiumsäure, b und c in destilliertem Wasser mit Säurefuchsin im Zusatz.

Nach Mönckeberg und Bethe.

fibrillare Substanz an den Segmentgrenzen eine Kontinuitäts-trennung zeigt, sondern man sieht bloss eine Differenzierung am Schnürring, die, selbst wenn sie nicht ein Produkt der Methode ist, doch schlechterdings nicht beweisen kann, dass das perifibrillare Protoplasma hier eine Kontinuitätstrennung und damit eine Unterbrechung seines von Leydig supponierten Leitungs-

vermögens erfährt. Die substantielle Kontinuitätsunterbrechung ist nur eine subjektive Deutung von Mönckeberg und Bethe, die sehr an Wert verliert im Hinblick auf den Umstand, dass die Verfasser eben die Fibrillen von vornherein als leitende Elemente betrachten.

1) Mönckeberg und Bethe, „Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen.“ (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der normalen Nervenfasern.) In Arch. f. mikrosk. Anat., 1899, Bd. XLV.

Mögen wir also aus diesem oder jenem Grunde mit noch so grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Fibrillen das Leitende im Nerven sind, so dürfen wir doch nicht vergessen, dass es sich hier vorläufig nur um eine Wahrscheinlichkeit handelt. An einen „stringenten Beweis“ für oder gegen die eine oder die andere Ansicht ist jedenfalls bisher nicht zu denken.

Nicht besser steht es mit der Frage nach der Bedeutung der chromatophilen Tigroïdschollen im Ganglienzellkörper und seinen Dendriten. Die verbreitetste Ansicht in dieser Frage ist die, dass die Tigroïdschollen ein Reservematerial in der Ganglienzelle bilden, das bei angestrenzter Thätigkeit oder bei Regenerationsvorgängen im Bereich des Neurons verbraucht wird. Diese Ansicht stützt sich hauptsächlich darauf, dass die Tigroïdschollen in diesen Zuständen der „Chromatolyse“ unterliegt, bei der die Substanz der Schollen mehr oder weniger vollständig verschwindet (Fig. 22 B)



A                      Fig. 22.                      B  
Motorische Zellen aus dem Lum-  
balmark des Hundes. A Normal,  
B ermüdet.

Nach Gustav Mann.

resp. sich im Protoplasma staubartig verteilt, während der Zellkörper und Zellkern auch anderweitige tiefgehende Veränderungen durchmacht, wie sie besonders eingehend von Hodge<sup>1)</sup>, Mann<sup>2)</sup>,

1) Hodge, „A mikroskopical study of changes due to functional activity in Nerve cells“. In Journal of Morphology, 1892, Vol. VII.

2) Gustav Mann, „Histological changes induced in sympathetic, motor, and sensory nerve cells by functional activity“. In Journ. of Anat. and Physiol., 1894, Vol. XXIX.

Lugaro<sup>1)</sup>, Nissl<sup>2)</sup>, Goldscheider und Flatau<sup>3)</sup>, Marinesco<sup>4)</sup>, Pick<sup>5)</sup>, Guerrini<sup>6)</sup> und anderen studiert worden sind.

Allein aus derselben Thatsache, dass die rege Thätigkeit des Neurons in den Veränderungen der Tigroïdschollen einen so augenfälligen Ausdruck findet, haben Lugaro und vor allem Marinesco gerade den entgegengesetzten Schluss gezogen, dass diese Schollen unmöglich bloss Reservematerial vorstellen können, dass sie vielmehr der Sitz besonders intensiver Stoffwechselforgänge sein müssen. Marinesco stellt die Hypothese auf, dass

1) Lugaro, „Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali“. In *Lo sperimentale*, giornale med. anno XLIX sez. Biol., 1895, Fasc. II.

Ders., „Sul valore rispettivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma delle cellule nervose“. In *Rivista di patologia nervosa e mentale*, Vol. I, 1896. Fasc. I,

Ders., „Sulle alterazioni delle cellule nervose nell' ipertermia sperimentale“. *Ebenda*, 1898.

2) Nissl, „Ueber experimentell erzeugte Veränderungen an den Vorderhornzellen des Rückenmarks bei Kaninchen“. In *allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie*, 1892, Bd. XLVIII.

Ders., „Ueber die Veränderungen der Nervenzellen nach experimentell erzeugter Vergiftung“. In *Centralblatt f. Nervenheilkunde*, 1896.

3) Flatau, „Einige Betrachtungen über die Neuronenlehre im Anschluss an frühzeitige, experimentell erzeugte Veränderungen der Zellen des Oculomotoriuskerns“. In *Fortschritte d. Med.*, 1896.

Ders., „Neue experimentelle Arbeiten über die Pathologie der Nervenzelle“. (Sammelreferat.) In *Fortschritte d. Med.*, 1897.

Goldscheider u. Flatau, „Beiträge zur Pathologie der Nervenzelle“. In *Fortschritte d. Med.*, April 1897.

Ders., „Weitere Beiträge zur Pathologie der Nervenzellen“. *Ebenda*, August 1897.

4) Marinesco, „Pathologie générale de la cellule nerveuse, lésions secondaires et primitives“. In *Presse médicale* 1897.

Ders., „Nouvelles recherches sur les lésions des centres nerveux consécutives à l'arrachement des nerfs“. In *Comptes rendus de la Soc. médic. des hôpitaux de Paris*, Juni 1898.

Ders., „Recherches sur la biologie de la cellule nerveuse“. In *Arch. f. Anat. u. Physiol., physiolog. Abtg.*, 1899.

5) F. Pick, „Ueber morphologische Differenzen zwischen ruhenden und erregten Ganglienzellen“. In *Deutsche Med. Wochenschr.*, 1898, Nr. 22.

6) Guerrini, „Preliminary account of the influence of fatigue on the structure of the nerve-cells“. In *Lancet*, Oct. 1899.

die Tigroïdschollen chemische Verbindungen von grosser potentieller Energie enthalten, die sich bei Reizanstössen entladen und die Impulse liefern, die der Zellkörper weiterhin entsendet. Marinesco bezeichnet daher ihre Substanz als „Kinetoplasma“.

Alles das sind indessen vorläufig blosser Spekulationen und es bleibt auch hier abzuwarten, was weitere Forschungen in diesen Fragen ergeben werden. Jedenfalls dürfte aber ein weiteres Studium des Parallelismus zwischen bestimmten scharf genug charakterisierten funktionellen Zuständen des Neurons und den entsprechenden histologischen Bildern sich als ausserordentlich fruchtbar erweisen. Ueberhaupt eröffnet der weitere Ausbau der Neuronlehre in jeder Hinsicht einer cellularphysiologischen Behandlungsweise der wichtigsten physiologischen Probleme gerade auf einem der interessantesten Gebiete der ganzen Physiologie eine unabsehbare Perspektive.

\* \* \*

Ich bin am Ende meines Berichts. Fasse ich schliesslich das Ergebnis zusammen bezüglich der Frage, wie steht es heute mit der Neuronlehre, so muss ich sagen: Die anatomischen und physiologischen Untersuchungen des letzten Decenniums haben nicht vermocht die Neuronlehre zu erschüttern. Man hat vielfach Gespenster gesehen, man hat Einwände gegen die Neuronlehre finden wollen, wo davon nicht die Rede sein konnte, man hat die Neuronlehre schon als gestürzt betrachtet, und das alles, weil man sich einen gewissen starren Begriff von der Neuronlehre zurecht gemacht hatte, indem man ganz unwesentliche Elemente als integrierende Bestandteile der Lehre ansah. Der Kern der Neuronlehre liegt, wie schon eingangs betont, in der Auffassung des Ganglienzellkörpers mit seinem Nervenfortsatz und seinen Dendriten als cellulare Einheit. Ob die einzelnen Neurone immer nur durch blossen Kontakt zusammenhängen oder ob in manchen Fällen kontinuierliche Uebergänge oder sogar reichliche Anastomosen zwischen ihnen bestehen durch Fibrillen oder protoplasmatische Konkreszenzen, das sind zunächst ganz nebensächliche

Fragen, das ändert an der Neuronlehre nicht mehr als die Inter-cellularbrücken an der Zellenlehre. Auch wenn es sich zeigen sollte, dass in manchen Neuronen eine Leitung unter Umgehung des Ganglienzellkörpers stattfinden kann, so thut das der Fruchtbarkeit der Neuronlehre für die physiologische Forschung keinen Abbruch. Der Begriff des Neurons und damit die Neuronlehre selbst wäre erst dann und nur dann erschüttert, wenn es gelungen wäre, zu zeigen, dass das, was wir als eine cellulare Einheit betrachten, in Wirklichkeit aus mehreren Zellen besteht. Diesen Beweis einwandsfrei zu erbringen haben aber auch die Apáthy'schen Untersuchungen bisher nicht vermocht. Dagegen dürften die neueren Erfahrungen, abgesehen von vielen wertvollen Einzelthatsachen und Anregungen, die sie geliefert haben, den einen grossen Nutzen für die Neuronlehre besitzen, dass sie die Lehre davor bewahrt haben, zu einem starren Schema zu verknöchern, wozu sie auf dem besten Wege war. Das Neuron ist nicht überall das gleiche Ding, das uns etwa die Golgi-Bilder in den Vorderhörnern des Rückenmarks zeigen. Das Neuron ist mannigfaltig und vielgestaltig, je nach seinem Ort und seiner Funktion. Die Natur lässt sich eben nicht in ein enges Schema zwingen. Ich glaube daher, dass die neueren Erfahrungen statt die Neuronlehre zu erschüttern, sie im Gegenteil gefördert und einer weiteren und freieren Ausgestaltung entgegengeführt haben. Mit diesem Ergebnis meines Referats möchte ich schliessen.

---

**Biedermann**, W., Professor der Physiologie in Jena, Elektrophysiologie. Preis: brosch. 18 Mark, geb. 20 Mark.

**Buschan**, G., Dr. med. et phil., Bibliographischer Semesterbericht der Erscheinungen auf dem Gebiete der Neurologie und Psychiatrie. Erster Jahrgang, 1895. Preis: 5 Mk. 60 Pf. Zweiter Jahrgang, 1896. Preis: 8 Mk. 80 Pf. Dritter Jahrgang, 1897/98. Preis: 10 Mk. 50 Pf. Vierter Jahrgang, 1898. Erste Hälfte 1898. Preis: 5 Mk. 50 Pf. Zweite Hälfte 1899. Preis: 7 Mk. Fünfter Jahrgang, 1900. Erste Hälfte. Preis: 6 Mark.

**Binswanger**, Dr. Otto, u. S. Professor der Psychiatrie und Direktor der psychiatrischen Klinik zu Jena, Die Pathologie und Therapie der Neurasthenie. Vorlesungen für Studierende und Aerzte. 1896. Preis: brosch. 9 Mark, geb. 10 Mk. 20 Pf.

**Hoffa**, Professor Dr. Albert in Würzburg, Die Orthopädie im Dienste der Nervenheilkunde. Mit 80 Abbildungen im Text. (Abdruck aus den „Mitteilungen aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie“, herausgegeben von J. Mikulicz, Breslau und B. Naunyn, Strassburg. 5. Bd., 1900.) 1900. Preis: 4 Mark.

**Mach**, Dr. Ernst, Prof. an der Universität in Wien, Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Mit 36 Abbildungen im Text. Zweite, vermehrte Auflage der „Beiträge zur Analyse der Empfindungen“. 1900. Preis: broschiert 5 Mark, elegant gebunden 6 Mark.

**Redlich**, Dr. Emil, Privatdozent, Assistent der psych. Klinik von Prof. v. Wagner in Wien, Die Pathologie der tabischen Hinterstrangserkrankung. Ein Beitrag zur Anatomie und Pathologie der Rückenmarkshinterstränge. (Aus dem Laboratorium von Prof. Obersteiner in Wien.) Mit 4 lithogr. Tafeln und 7 Abbildungen im Text. 1897. Preis: 8 Mark.

**Retzius**, Dr. Gustaf, Prof. in Stockholm, Das Menschenhirn. Studien in der makroskopischen Morphologie. 1896. Mit 96 Tafeln in Lichtdruck und Lithographie und 96 Blatt Erklärungen. In zwei Bänden gebunden. Preis: 100 Mark.

**Rieger**, Dr. Conrad, Prof. der Psychiatrie in Würzburg, Die Castration in rechtlicher, sozialer und vitaler Hinsicht betrachtet. 1900. Preis: 3 Mark.

**Rohde**, Dr. Friedrich, Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten. Mit einem Vorwort von Professor Dr. Binswanger in Jena. Preis: 3 Mark.

LANE MEDICAL LIBRARY

This book should be returned on or before  
the date last stamped below.

Scha

Reflex  
Preis

Schl

tumo

aus A  
bildung

Stern

Berüch  
Herze  
Krank  
1900.

Tuko

z. Aufl  
Preis

Weis

verwa

Auflage

111.

est, Suggestion

Studie über die  
Textabbildungen.

er Klinik, Bei-

- und Wirbel-

er med. Fakultät  
foln und 47 Ab-

traumatische

Studien mit  
krankheiten des  
(Hilfs-)Heft:  
des Blutes,  
unde: 12 Mark.

örper. Studien

Übersetzung der  
Mit 2 Tafeln.

an der Universität

über Vererbung und

Abbildungen im Text, Zweite

Inhalt: Ueber die Dauer des Lebens (1882). — Ueber die Vererbung (1883). —  
Ueber Leben und Tod (1884). — Die Kontinuität des Keimplasmas als  
Grundlage einer Theorie der Vererbung (1885). — Die Bedeutung der  
sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie (1886). — Ueber die Zahl  
der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. (1887).  
— Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigen-  
schaften (1888). — Ueber die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen  
(1889). — Ueber den Rückschritt in der Natur. (1886). — Gedanken über  
Musik bei Tieren und beim Menschen (1889). — Bemerkungen zu einigen  
Tagesproblemen (1890). — Amphimixis oder die Vermischung der Indi-  
viduen (1891).

Ziehen, Dr. Th., Prof. a. d. Universität Jena, Centralnervensystem.

I. Teil. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rücken-  
marks. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns. I. Abschnitt.  
Mit 94 teilweise farbigen Abbildungen. Preis: 14 Mark, für die Abonnenten  
des Handbuchs der Anatomie: 11 Mark.

— Leitfaden der Physiologischen Psychologie. Mit 27 Abbildung.

im Text. Fünfte teilweise umgearbeitete Auflage. 1900. Preis: broschiert  
5 Mark, gebunden 6 Mark.



