

Das
Rückenmark des Proteus anguineus.

Eine histiologische Studie

von

Dr. med. Ferdinand Klaussner.

Mit 2 Tafeln.

Rückenmark des Proteus anguinus

Eine histologische Studie

Dr. med. Ferdinand Klammer

Dr. med.

Verlag von J. Neumann, Neudamm

Unsere Kenntniss vom Bau des Centralnervensystems der Urodelen ist noch eine sehr unvollkommene. Stieda's Abhandlung über das centrale Nervensystem des Axolotl¹⁾ bildet die einzige Grundlage des Wissens auf diesem Gebiete. Derselbe Autor giebt einige kurze Notizen über Hirn und Rückenmark der Salamandrinen und Derotremen. Es war mir daher sehr erwünscht, im histiologischen Laboratorium der anatomischen Anstalt, nachdem ich einige lebende Olme erlangt hatte, die Gelegenheit zu einer Untersuchung des Rückenmarkes dieser Thiere zu erhalten.

Die über den *Proteus anguineus* vorliegende Literatur betrifft die Biologie und Anatomie desselben. Zuerst wird des *Proteus* in Kürze Erwähnung gethan in der anno 1768 erschienenen *Synopsis Reptilium* des Dr. Laurenti, hierauf vier Jahre später, anno 1772 in einer Abhandlung des Dr. Scopoli; dann beschreibt ihn Linnaeus in seinem *Systema naturae*. Anno 1801 erschien eine Beschreibung des Thieres von Hermann und Schreibers. Cuvier und Rudolphi machen genauere Angaben über die inneren Organe des *Proteus*, besonders über die weiblichen Geschlechtsorgane desselben und thaten dieselben, wie Configliacchi meldet, zuerst den Ausspruch: „that the *Proteus* was not a larva, as many had supposed, but a perfect animal“. Die anno 1818 erschienene Monographie Configliacchi's und Rusconi's²⁾ „*Del Proteo anguineo*“ ist sehr schön ausgestattet und enthält zahlreiche vortreffliche Abbildungen; darunter auch eine vom Gehirn und den von demselben abgehenden Nerven; über das Rückenmark liegt weder eine Beschreibung noch eine Abbildung vor.

1) Stieda, Ueber das centrale Nervensystem des Axolotl. Siebold u. Koelliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV. 1875.

2) Configliacchi et Rusconi: *Del Proteo anguineo* di Laurenti. Monographia 1818; und Edinbourgher philos. journal. Vol. IV u. V. 1820.

Damit wäre, nach den mir zu Gebote stehenden Schriftquellen wenigstens, die über den Proteus vorhandene Literatur, so weit sie sich auf die Anatomie des Thieres bezieht, erschöpft; über die Histologie desselben speciell ist aber zur Zeit noch nichts bekannt.

Methode der Untersuchung.

Der lebende Proteus wurde in eine Mischung von einer geringen Menge Chloroform mit Wasser gebracht, wie sie zur Tödtung niederer Wirbelthiere schon lange Zeit in Gebrauch ist. Das Thier endete so in wenigen Minuten.

In erster Linie wurde die Länge des Thieres gemessen, ebenso die Lage der vorderen und hinteren Extremitäten genau bestimmt, wodurch für die spätere Untersuchung die Möglichkeit gegeben war, die ehemalige Lage jedes einzelnen Stückes des Rückenmarkes zu bestimmen. Hierauf wurde der Olm mit Nadeln auf ein Brettchen aufgesteckt, mit dem Rücken nach oben gekehrt, und nun die Wirbelsäule sorgfältig herauspräparirt. Dieselbe wurde in mehrere Theile zerlegt und jedes einzelne Stück in ein eigenes, mit Müller'scher Flüssigkeit gefülltes, mit der fortlaufenden Nummer versehenes Gläschen gebracht. Hierin waren die Objecte je nach Bedarf fünf bis sieben Tage, wurden sodann gut ausgewässert und aus dem Wasser, allmählig steigend, in eine immer stärkere Alkohollösung von 50 %, 70 % und 90 % gebracht. In letzterer blieben sie aufbewahrt. Vor ihrer Verwendung zur mikroskopischen Untersuchung lagen sie auf einige Stunden in absolutem Alkohol. Nach dieser Behandlungsweise liess sich das Rückenmark bei einiger Vorsicht mittels einer feinen Scheere ganz gut aus dem Kanale herauspräpariren, was am frischen Objecte, wenn auch möglich, doch recht mühsam ist. Weil aber nicht allein das Rückenmark, sondern auch die Hüllen und das Verhalten beider zum Rückenmarkkanale berücksichtigt werden sollten, so wurde weiterhin noch folgendes Verfahren eingeschlagen: Das in eben erwähnter Weise erhärtete Object wurde in eine Mischung von

1 % Chromsäure 250,0 g

Aqua destillata 250,0 g

Acid. hydrochloric. 2,5 g

auf zwei bis drei Tage gebracht, dann wieder ausgewässert und hierauf allmählich in immer stärker concentrirte Alkohollösung gelegt und in 90 %iger aufbewahrt. Durch die Einwirkung dieser Chromsäure-Salzsäure-Mischung erwiesen sich die Knochen für die mikroskopische Bearbeitung ganz brauchbar, während das Rückenmark selbst durch eine derartige Behandlungsweise keinerlei Veränderungen erlitt.

Um das Object schnittfähig zu machen, hat sich folgendes Verfahren, das in der Regel angewendet wurde, als ganz vortrefflich erwiesen: Das längere Zeit in absolutem Alkohol liegen gelassene Object wurde aus diesem in ein mit reinem Nelkenöl gefülltes Schälchen gelegt und dies nun unter die Glasglocke einer einfachen Handluftpumpe gebracht. Einige wenige Züge am Stempel derselben waren genügend, die gewünschte Luftleere zu erzielen. Das anfänglich im Nelkenöl schwimmende Präparat liess schon mit den ersten Stempelzügen sehr viele, feine Luftperlen entweichen, die erstlich an der Oberfläche des Präparates sitzend, sich alsdann zu grösseren Luftblasen ausbildeten, die endlich an die Oberfläche der Oelschicht traten und dort platzten. Mit jedem nächsten Zuge entwichen immer spärlichere Luftblasen, bis zuletzt alle Luft aus dem Objecte entwichen und dieses, nun vollkommen durchscheinend, zu Boden gesunken war.

Aus dem Oel kam dasselbe in einen Tiegel mit reinem, mässig erwärmten Paraffin, welcher in einen zweiten, mit warmem Sande gefüllten gebracht wurde; auf diese Weise konnte das Paraffin längere Zeit flüssig erhalten werden. So hergerichtet wurden beide Tiegel nochmals unter die Luftpumpe gestellt und diese in Thätigkeit versetzt. Das warme Paraffin verdrängte das Oel aus dem Gewebe. Der Tiegel stand so lange unter der Pumpe, bis die Masse vollkommen erstarrt war. Hierauf wurde derselbe aus der Pumpe entfernt, das Object in zweckentsprechender Weise heraus- und zugeschnitten und auf ein für die Klemme des Mikrotoms passendes Paraffinstückchen aufgeschmolzen. — In solcher Weise behandelte Objecte können an einem nicht zu kalten Orte viele Monate lang, ohne sich zu verändern, aufbewahrt werden.

Es könnte scheinen, dass diese Methode für sehr feine Gewebe, wie eben das Rückenmark des Proteus, etwas zu roh sei und diese in Folge der vielen Manipulationen reissen oder doch wenigstens die normale

Form und Lagerung der Elemente einbüßen möchten. Dem ist jedoch durchaus nicht so, indem viele Versuche lehrten, dass auch die feinsten Gewebe in keinerlei Weise verändert werden.

Die Schnitte wurden mit dem ausgezeichneten Mikrotom von Jung angefertigt. Vom Messer wurden dieselben direct in Terpentinöl gelegt und so lange darin belassen, bis alles ihnen anhaftende Paraffin sich vollkommen gelöst hatte, worauf sie in absoluten Alkohol transferirt und in diesem belassen wurden.

Als Farbsoffe dienten: Bismarkbraun, Saffranin, Fuchsin, Carmin, die von Norris und Shakespeare¹⁾ empfohlene Färbung, Pikrocarmin, Hämatoxylin und Eosin, endlich noch Fuchsin S₃₀ nach der Vorschrift von Weigert.²⁾

Hämatoxylin erwies sich als sehr brauchbar und war namentlich die Doppelfärbung von Hämatoxylin nach Böhmer mit wässriger Eosinlösung combinirt, ganz ausgezeichnet. — In der Eosinlösung blieben die Schnitte nur kurze Zeit (circa $\frac{1}{2}$ Minute) wurden sogleich in Alkohol absolutus übergeführt, auch hier nicht lange liegen gelassen, sondern alsbald in Nelkenöl gebracht und dann mit Canadabalsam eingebettet. — Für Serienschnitte wurden die Objecte in toto mit Hämatoxylin gefärbt. Sie kamen sogleich vom Mikrotom weg auf das Objectglas 00, das Paraffin wurde durch Terpentinöl entfernt und nun die Schnitte in der gewöhnlichen Weise in Canadabalsam aufbewahrt.

Zum Schlusse dieses Abschnittes sei mit einigen Worten auf die makroskopische Präparation des Rückenmarkes hingewiesen. In der Einleitung wurde schon erwähnt, dass in der Monographie Configliacchi's und Rusconi's keine Abbildung und Beschreibung vom Rückenmark des Proteus gegeben ist. Ich vermuthe fast, dass genannte Forscher bei der Einfachheit der damaligen Technik an der Schwierigkeit der Präparation gescheitert sind; denn bei kleinen Thieren ist es recht mühsam, den Wirbelkanal aufzuschneiden und auch nur ein Stück des Markes ohne Verletzung desselben freizulegen, da die Branchen der Scheere, wenn sie auch noch so spitz und fein sind, bei dem geringen Zwischenraume

1) American. Journal of the medical Sciences. January 1877.

2) Centralblatt für die medicinische Wissenschaft. 1882. Nr. 42.

zwischen Knochen und Mark letzteres immer drücken und quetschen müssen. Jetzt aber ist es bei einiger Uebung gar nicht mehr schwer, das ganze Central- und Spinalnervensystem kleinerer Wirbelthiere mit den Nerven und Ganglien freizulegen, wenn man die von Freud¹⁾ angegebene Methode befolgt, dass man das frei präparirte Rückgrat in eine Mischung von

Concentrirter Salpetersäure (mit Untersalpetersäure) 1 Theil,

Aqua destillata 3 Theile,

Concentrirtes Glycerin 1 Theil

legt, wobei sich die Menge der Untersalpetersäure und die Quantität der Mischung nach der Grösse des Objectes richten. Auf diese Weise gelang es mir Gehirn und Rückenmark des Proteus mit einer grossen Anzahl von Nerven und Ganglien in Zusammenhang, frei zu präpariren. Das Präparat wurde in Calberla'sche Mischung (nemlich Aqua destillata, Glycerin. concentrat., Alcohol. absolut. aä) gelegt und nach eintägigem Verweilen in dieser Mischung in 90%igem Alkohol aufbewahrt. Die zur Zeit schon einige Monate alten Präparate sind noch ganz gut conservirt.

Auch an den gehärteten, dann entkalkten und von Neuem erhärteten Präparaten liessen sich die Wirbelknochen mittels feiner Messer und spitzer Scheeren ganz leicht wegschneiden, so dass bei einiger Vorsicht das Mark ganz unverletzt (mit den abgehenden Nerven) zu Tage trat.

1) S. Freud, Notiz über eine Methode zur anatomischen Präparation des Nervensystems. Centralblatt für die medic. Wissensch. 1879. Nr. 26.

Das Rückenmark des Proteus.

I. Topographische Uebersicht über dasselbe.

Um eine Uebersicht über den Bau des Rückenmarkes vom Proteus zu bekommen, wurden in erster Linie die am makroskopischen Präparate erkennbaren Verhältnisse studirt und hierauf eine grosse Anzahl von Querschnitten aus den verschiedensten Regionen des Markes, sowie Serienschritte angefertigt, denen sich zuletzt zur vollkommenen Orientirung Längsschnitte in verschiedener Richtung anschlossen.

An dem nach der Freud'schen Methode isolirten Rückenmarke liess sich folgendes wahrnehmen: Es erscheint dasselbe (Tafel I Fig. 1) als ein dorso-ventral platt gedrückter, flacher Strang, an welchem sich, entsprechend den vorderen und hinteren Extremitäten eine nur schwach angedeutete Cervical- und Lumbalanschwellung vorfindet. Von letzterer an bekommt das Mark eine mehr cylindrische Form, um schliesslich mit einem ganz feinen Faden zu enden.

Eine schon äusserlich wahrnehmbare Gliederung des Markes, wie sie für mehrere niedere Wirbelthiere, z. B. manche Fische, Schlangen, *Anguis frangilis* in dieser Weise erwiesen ist,¹⁾ dass jedem Spinalnervenglied eine Anschwellung des Rückenmarkes entspricht, konnte nicht bestätigt werden.

Die Länge des Markes ist natürlich verschieden je nach der Grösse des Thieres; bei den von mir präparirten Thieren war das Rückenmark

1) Siehe Citat in Schwalbe-Hofmann's Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881. S. 329 ff.

des einen über 10 cm, das des anderen gegen 12 cm lang, wobei das äusserste Ende des Rückenmarkes, weil makroskopisch wegen seiner Feinheit nicht darstellbar, nicht mit eingerechnet ist. — Die Breite nimmt von vorne nach hinten allmählich ab; die mittlere Breite beträgt circa 1 mm.

Das ganze Mark wird durch eine median liegende, obere und untere Fissur in zwei gleiche Theile getrennt; diese Fissuren dringen aber nicht tief ein; sie bilden nur ganz oberflächliche Rinnen, die sich eine Strecke weit über die Lumbalanschwellung hinaus verfolgen lassen; sobald das Rückenmark Cylinderform annimmt, verschwindet die Fissur.

Jede Hälfte nun entsendet symmetrisch mit der anderen und in bestimmtem Abstände, der sich, je weiter caudalwärts, um so mehr vermindert, in schiefer Richtung nach hinten und aussen obere (dorsale) und untere (ventrale) Wurzeln. Wo diese vom Marke abgehen, ist makroskopisch schwer zu erkennen, da an den Präparaten über dem Marke noch eine feine, faltige Membran (eine Meninx) ausgespannt und selbe wegzupräpariren nicht thunlich war, indem sonst die zarten Nerven gänzlich vom Marke abgerissen wären. Doch erkennt man mit aller Bestimmtheit eine starke, schief nach aussen ziehende, ventrale und eine schwache, mehr in gerader Richtung nach aussen verlaufende, dorsale Wurzel. Beide ziehen zu dem verhältnissmässig starken Ganglion spinale. Die ventrale Wurzel lehnt sich als mächtiger Strang an das Ganglion, die dorsale Wurzel dagegen kommt als dünner Strang in das Ganglion, um dasselbe sogleich wieder, beinahe doppelt so dick, als sie eingetreten war, zu verlassen.

Soviel an den Präparaten zu erkennen war, wechseln die Ganglien nach der jeweiligen Stärke der austretenden Nervenstämmen in ihrer Masse. Die dem Caudaltheile zugehörigen waren ob ihrer Feinheit makroskopisch nicht wahrnehmbar.

Weil im weiteren Verlaufe der Beschreibung auf die Ganglien nicht mehr Rücksicht genommen wird, möchte ich gleich hier auf die Abbildung der Ganglienzellen (Taf. I Fig. 2) verweisen, die viel Aehnlichkeit hat mit der von Stieda¹⁾ gegebenen, welche die Ganglienzellen des

1) l. c. Tafel XIX.

Axolotl darstellt. — Die Spinal-Ganglienzellen des Proteus sind, wie die des Axolotl, mit einem runden, oft excentrisch gelagerten Kern versehen, der einen stark gekörnten Inhalt hat. Während bei den Ganglienzellen des Axolotl ein Kernkörperchen leicht zu erkennen ist, gelingt der Nachweis desselben beim Proteus selten. — Hier wie dort sind die Ganglienzellen mit einer Hülle umgeben, die in unserm Falle reichlich Kerne trägt.

Was die Zahl der Nervenpaare und Ganglien betrifft, so wird sie wohl kleinen Differenzen bei den einzelnen Thieren unterliegen. Conigliacchi zählt bei dem von ihm untersuchten Thiere 59 Wirbel. Diesen würden also etwa ebensoviele Nerven- und Ganglienpaare entsprechen: doch lässt sich die Zahl der Ganglienpaare nicht mit voller Sicherheit eruiren ob der schon früher erwähnten Kleinheit der hinteren. Namentlich unterliegt die Zählung der Ganglien am Caudaltheile wegen der raschen Grössenabnahme besonderen Schwierigkeiten.

Um im weiteren Verlaufe dieser Arbeit allenfallsigen Missverständnissen vorzubeugen, soll gleich hier bemerkt werden, dass ich die bisher üblichen topographischen Bezeichnungen des Rückenmarkes, als z. B. oben, unten, vorderes, hinteres Horn etc. promiscue gebrauche, schlage jedoch vor, die Bezeichnungsweise „dorsal“ und „ventral“ künftighin als jeden Zweifel ausschliessend, einführen zu wollen.

Durchmustert man die Querschnitte des ganzen Markes in den verschiedenen Regionen, indem man in bestimmten Abständen von vorne nach hinten weiter schreitet, so gewahrt man mancherlei Variationen der Bilder in ihrer Umrisszeichnung, sowie bedeutende Differenzen in der Vertheilung der weissen und grauen Substanz (Taf. I Fig. 3).

Im Cervicaltheile hat das Rückenmark die Gestalt zweier aus einander geschlagener, breiter Schmetterlingsflügel, mit einer unteren, ziemlich tief gehenden und einer oberen, etwas seichteren Fissur. — Etwas weiter hinten, in der Gegend zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten runden sich die Spitzen der Flügel ab; obere und untere Fissur sind gleich tief (Taf. I Fig. 3). Weiter hinten wird das Mark platter, die Flügel wieder schmaler. Alle Dimensionen sind um ein Bedeutendes kleiner. Zeigt die Figur 3,3 Aehnlichkeit mit Figur 3,1, so ist das Gleiche der Fall für Figur 3,4 zu Figur 3,2. — Die Flügelform verschwindet nun immer mehr, ebenso flachen sich die Fissuren ab, je

weiter nach hinten man die Querschnitte anlegt (Fig. 3,5, 3,6), bis endlich im caudalen Theil die Form des Querschnittes als eine kleine Scheibe erscheint (Fig. 3,7).

Sind hiemit auch die äusseren Contouren des Rückenmarkes im Allgemeinen gekennzeichnet, so bedarf noch die Lage des Centralkanales und die Anordnung der ihn umgebenden grauen Masse einer weiteren Orientirung. Der im vorderen Theile des Rückenmarkes in der Mitte zwischen oberer und unterer Fissur liegende Centralkanal rückt, je mehr nach hinten, um so mehr ventral, so dass er in der Region der hinteren Extremitäten schon fast an dem Grund der Fissur anliegt; noch weiter caudalwärts verschwindet das Lumen des Kanales. Bei dieser Lageveränderung wechselt das Lumen die Gestalt. Vorne ist es rund, weiter rückwärts queroval, dann wieder rund. Es nimmt von vorne nach hinten an Grösse ab. Diese Art der Lage des Centralkanales, sowie der Wechsel in der Gestalt des Lumens ist aber nicht für den *Proteus* speciell gültig, sondern findet dieses Verhältniss schon im Werke von Bidder und Kupffer: „Ueber die Textur des Rückenmarkes für niedere Wirbelthiere 1857“ genaue Erörterung. — Die Begrenzung des Centralkanales bilden mehrere Zellenreihen, die nach aussen den Uebergang zur grauen Masse vermitteln. Diese selbst nimmt dem Querschnittsbilde entsprechend in ihrer Ausdehnung bald ab, bald zu. Ihre Contouren haben in den vorderen Partien Aehnlichkeit mit der Flügelfrucht des Ahorns. Die Hauptmasse liegt seitlich vom Centralkanal. Je weiter man nach hinten geht, um so mehr verliert sie diese Form, lagert sich dorsal vom Kanale, als konischer Zapfen ihm aufsitzend, um endlich, nachdem kein Kanal mehr vorhanden, als Scheibe, umgeben von spärlicher, weisser Masse, zu erscheinen.

II. Elemente der grauen Substanz

(incl. Centralkanal).

Zu den Elementen der grauen Substanz des Rückenmarkes, den Centralkanal mit inbegriffen, sind zu rechnen:

- | | |
|-------------------|------------------|
| 1. Kegelförmige | } Epithelzellen; |
| 2. Spindelförmige | |
| 3. Körner; | |

4. „Uebergangszellen“;
5. Ganglienzellen;
6. Fibrillenzüge, Netzwerk, Ansammlungen einer fein granulirten Substanz.

1. Die kegelförmigen Zellen gehören dem Epithel des Centralkanales zu (Taf. I Fig. 4); sie bilden die innerste Begrenzungsschichte desselben. Ihre basale Fläche umschliesst das Lumen des Kanales. Das distale Ende derselben zieht sich in einen langen Faden aus. Aehnliche Verhältnisse hat Stieda für Frosch und Axolotl beschrieben. Der Kern der Zelle ist rund oder auch länglich. Diese Zellen liegen dicht an einander, so dass ihre Grenzen sehr schwer zu bestimmen sind.

2. Die Spindelzellen bilden die nächsten Zellenreihen nach den kegelförmigen (Taf. I Fig. 4 und Taf. II Fig. 6). Sie sind also auch noch zum Epithel zu rechnen, welches den Centralkanal begrenzt. Der proximale Fortsatz dieser Zellen ist kurz und fein, der distale Faden sehr lang.

3. Die fein granulirten Körner finden sich in grosser Anzahl in der grauen Masse vor. Sie sind meist rund, einige oval. Die kleinsten Körner haben einen Durchmesser von 5 Mikra; die mittelgrossen, mit ungefähr 13 Mikra bilden die Ueberzahl. Sämmtliche Körner färben sich mit den verschiedensten Farbstoffen sehr intensiv, gerade so, wie es für die Körner des Kleinhirns schon 1858 Gerlach in seinen „mikroskopischen Studien“ nachgewiesen hat.

An vielen Körnern kann man einen ihnen anliegenden, ganz schmalen Protoplasmasaum erkennen, der nur ganz schwach gefärbt ist; hie und da sieht man von demselben feine Spitzen abgehen, welchen Stellen eine stärkere Ansammlung von Protoplasma entspricht. Es ist anzunehmen, dass jedes Korn aus einem Kern besteht, der mit einer schmalen Protoplasmahülle umgeben ist, also einer Zelle gleich zu achten ist; doch muss ich gestehen, dass mir häufig der Nachweis des Protoplasmanmantels nicht gelang, wenn die Abgangsstellen der Fortsätze nicht in der Ebene des Schnittes lagen.

Schwalbe¹⁾ rechnet, wie auch andere Autoren, diese Körner zu den bipolaren Nervenzellen ohne Schwann'sche Scheide. Er

1) Hoffmann-Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie etc. S. 301; II. Band.

sagt: „In diese Abtheilung gehören im Gehirn und in der Retina gewöhnlich schichtenweise gedrängt neben einander liegende, kleine, spindelförmige Nervenzellen, die durch ihren grossen Kern und geringen, meist auf die Kernpole beschränkten Zellkörper ausgezeichnet sind. Man pflegt sie gewöhnlich als ‚Körner‘ zu bezeichnen.“ In demselben Sinne brauche auch ich diese Bezeichnung, da ich durchaus keinen Anhaltspunkt finde, die in Rede stehenden Elemente des Rückenmarkes von denen der Retina, des Kleinhirns etc. zu trennen. Als ausschliesslich bipolar kann ich die Körner insgesamt nicht bezeichnen. Dieses Verhalten träfe nur bei den zum Epithel des Kanales gehörigen zu.

4. Es wurde sub 3 bemerkt, dass man an vielen Körnern einen ganz schwachen Protoplasmasaum sehen könne, der hie und da spitzige Fortsätze aussende. Der Protoplasmasaum kann sich verbreitern, die Fortsätze können sich vergrössern und vermehren; solche Zellen finden sich in den verschiedensten Uebergangsstufen. Sie sind es, welche ich als „Uebergangszellen“ bezeichnet wissen möchte; denn es ist absolut unmöglich, eine Grenze zu ziehen zwischen diesen, den Körnern einerseits und den eigentlichen

5. Ganglienzellen andererseits, die mit ihren grossen, theils runden, theils ovalen Kernen und den hirschgeweihartig verzweigten Fortsätzen bekannte Formen darstellen. Die Kerne der Ganglienzellen haben einen Längsdurchmesser von 30—40 Mikra und einen Breiten-durchmesser von 16—20 Mikra. Dass die Kerne der Ganglienzellen Kernkörperchen besitzen, ist nicht zu bezweifeln; sie wurden an einigen Ganglienzellen ganz sicher gefunden; doch lassen sich dieselben wegen der fein granulirten Beschaffenheit des Kernes schwer nachweisen. Manchmal sieht man die Ganglienzellen durch ziemlich breite Fortsätze mit einander in Verbindung stehen (Taf. I Fig. 4). Dieses Verhältniss hat besonders Carrière¹⁾ an Isolationspräparaten festgestellt. Er benutzte zu seinen Studien das Rückenmark eines vierwöchentlichen Kalbes. An seinen Abbildungen sieht man die Ganglienzellen nicht, wie in meinem Falle, durch einen einfachen, breiten Streifen, sondern durch ein mehr

1) Justus Carrière: „Ueber Anastomosen der Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarkes. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. S. 125. 1875.

oder weniger complicirtes Netzwerk mit einander in Verbindung stehen. Die übrigen Ausläufer der Ganglienzellen vereinen sich beim Rückenmark des Proteus mit dem Netzwerk oder erstrecken sich in die weisse Substanz.

6. Die Fibrillen, welche von den um den Centralkanal gelegenen Zellen abgehen, das über die ganze graue Substanz ausgebreitete Reticulum, sowie die kernlosen, fein granulirten Massen und ihr Verhältniss zu den Körnern und Zellen finden bei der Beschreibung der Topographie der Elemente eine genaue Erörterung. An der gleichen Stelle soll auch das Nähere über Körner, Uebergangszellen und ihr Verhalten zu den übrigen Elementargebilden der grauen Masse beschrieben werden.

III. Der Centralkanal.

Die innere Begrenzung des Centralkanales bilden die breiten Grundflächen der kegelförmigen Zellen (Taf. I Fig. 4 und Taf. II Fig. 6). Diese sind in continuirlicher Reihenfolge um den ganzen Kanal herum gruppiert. Hierauf folgt eine Lage der Spindelzellen und zwar in der Ordnung, dass zwischen die spitzen, distalen Ausläufer der kegelförmigen Zellen sich je eine Spindelzelle mit ihrem centralen Fortsatze einlagert. — Dasselbe Verhältniss hat Stieda bereits für den Axolotl angegeben und eine erläuternde Abbildung beigelegt. Kleine Abweichungen und Unregelmässigkeiten findet man aber selbstverständlich fast an jedem Querschnitte. — Auf die Spindelzellen folgen noch bis drei weitere Reihen von Körnern, die zwar nicht mehr ganz regelmässig angeordnet, doch nach ihrer Gruppierung entschieden noch zum Epithel des Central-Kanales zu rechnen sind. Dafür spricht auch das Verhalten ihrer Ausläufer, indem diese einerseits gegen den Kanal, andererseits auswärts gerichtet sind. Es bewahrt also am Rückenmark des Proteus eine relativ mächtige, aus fünf bis sechs Lagen von Elementen bestehende Schichte den embryonalen Charakter, der sich ja in früher Periode darin ausprägt, dass die gesammte Wand des Nervenrohres aus einem geschichteten Cylinderepithel sich aufbaut, in welcher die Ausläufer der Zellen in radiärer Richtung durch die ganze Dicke der Wand sich erstrecken.

Die feinen peripheren Ausläufer dieser epithelartig geordneten Zellen und Körner bilden bestimmte Fibrillengruppen (Taf. I Fig. 7 und Taf. II Fig. 5). Dorsal und ventral vom Centralkanal und zu seinen beiden Seiten ist eine grössere Anzahl von Zellen angelagert, so dass die den Kanal umgebende Zellenmasse die Form eines Rhomboids hat. — Hier möchte ich gleich bemerken, dass sämtliche, um den Centralkanal gelegenen Elemente sehr dicht an einander gedrängt sind, dichter als in der ganzen übrigen grauen Substanz.

Die von den Zellen ausgehenden Fäden gruppieren sich nun in der Weise, dass dieselben entsprechend den Winkeln des Rhomboids in der Ebene des Querschnittsbildes in Büschel zusammenlaufen (Taf. I Fig. 7), um, eine kurze Strecke mit einander ziehend, sich dann in noch näher zu erörternder Weise zu verhalten.

IV. Topographie der grauen Substanz.

Die graue Masse zeigt am Querschnittsbilde eine Schichtung in drei Zonen:

1. Die innerste Schichte bildet das centrale Epithelstratum, darauf folgt
2. eine hauptsächlich lateral sichtbare, hellere Zone, von vorherrschend fibrillärem Bau, mit vereinzelt Zellen, resp. Körnern, reticuläres Stratum, und endlich
3. eine äussere zellenreiche Zone, die entlang der gesamten äusseren Peripherie gelagert ist (Taf. II Fig. 5) und Taf. I Fig. 7).

1. Die Zone des Epithelstratums anlangend, so sind die dieselbe bildenden Elemente bereits besprochen. Die von dieser Epithelzone des Centralkanales abgehenden Faserbündel sind vier an Zahl, nemlich ein ventral, ein dorsal und zwei lateral gelegene. Sie verhalten sich (zunächst auf dem Querschnittsbilde) in folgender Weise (Taf. II Fig. 5 und Taf. I Fig. 7):

a) Das ventrale Bündel zieht zum Grunde der ventralen Fissur und spaltet sich dann; je eine Hälfte lagert sich an die mediale Fläche

des Vorderstranges der weissen Substanz jeder Seite an (Taf. II Fig. 10), und verschwindet, auswärts ziehend, an der Oberfläche, indem die Fibrillen in die Längsrichtung umbiegend, sich den Fasern der weissen Masse anschliessen. Vor der Spaltung dieses Bündels tritt Kreuzung ein (Taf. I Fig. 8). Die feinen blassen Fibrillen dieses Bündels entsprechen also den Fasern der gekreuzten, vorderen Commissur des Rückenmarkes anderer Vertebraten. Indess findet nicht totale Kreuzung der in einem Querschnittsbilde übersehbaren Fibrillen statt; einige unterliegen derselben nicht, sondern verbleiben auf derselben Seite. Die grosse Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Fibrillen geht jedenfalls aus dem epithelialen Stratum hervor und bei einigen lässt sich mit voller Sicherheit der Abgang von einzelnen Elementen des Stratum nachweisen und hieraus ist der Schluss auf die übrigen gerechtfertigt. Indessen giebt es doch immer auch feine Fasern, die vom lateralwärts gelegenen Theile der grauen Masse kommend, sich diesen Fasern des Epithelstratum anschliessen. Auch Stieda¹⁾ war im Stande, beim Axolotl eine gekreuzte, ventrale Commissur nachzuweisen. Er sagt: „Dicht unter dem Epithel des Centralkanales ziehen spärlich, aber immerhin deutlich, vereinzelt Nervenfasern derart von einer Seite zur andern, dass sie in der Mittellinie sich kreuzen.“ Die Beziehungen dieser Fasern zum Epithelstratum hebt aber Stieda nicht hervor.

b) Das dorsale Bündel sendet constant einen median gelegenen Faden bis zur dorsalen Fissur, wo derselbe in einem Korn endigt. Dieser Faden ist durch seine relative Stärke (Taf. II Fig. 5) und das überraschende Verhalten zu dem erwähnten Korn (auf dem Querschnittsbilde) ausgezeichnet. Es muss also angenommen werden, dass am Grunde der dorsalen Fissur eine einfache Längsreihe von Körnern entlang zieht. Ueber die Natur dieses Fadens und Kornes mich zu äussern, habe ich nicht hinreichend Anhaltspunkte. Möglicherweise ist derselbe nicht nervöser Natur, sondern gehört zu den sogenannten Radiärfasern.

Die feinen Fasern, die ausser diesem Faden das Bündel zusammensetzen, theilen sich in zwei Portionen, die von der Mittellinie abschwenkend gegen die Ursprungsstätte der dorsalen Wurzeln hinziehen und dort in

1) Stieda l. c. S. 292.

ein noch näher zu beschreibendes Verhältniss zu einer hier constant vorkommenden Gruppe von Körnern treten. — An der Theilungsstelle der Fasern in die zwei Portionen findet man am Querschnittsbilde häufig eine kleine Portion fein granulirter Substanz, so dass es manchmal schwer wird, dem Verlaufe der einzelnen Fibrillenbündel zu folgen (Taf. I Fig. 7).

c) Die lateral gelegenen Fibrillenbündel lösen sich, nach verhältnissmässig kurzem Verlaufe nach aussen, in ein feinmaschiges Reticulum auf.

2. Die mittlere Zone wird zum grössten Theile von dem Reticulum ausgefüllt (Taf. I Fig. 6 und Taf. II Fig. 12). An der Bildung desselben betheiligen sich zunächst die von dem lateralen Winkel des Epithelstratums herstammenden Fibrillenzüge. Nachdem sie nur eine kleine Strecke zur Peripherie ihren Weg genommen haben, gehen sie in das hier zunächst in die Augen springende Reticulum über, dessen polygonale Maschen nach den drei Dimensionen des Raumes 10—30 Mikra messen. Auf dem Querschnittsbilde sieht man an den Knotenpunkten der Maschen dunkle Punkte, welche dem Querschnitte auf- oder abwärts steigender Fibrillenzüge entsprechen. In dieser hellen, lateralen Zone sind nur wenige Körner und Uebergangszellen eingelagert. Sie liegen immer in den Knotenpunkten des Netzwerkes, so dass von ihrem Protoplasmamantel die feinen Fäden des Netzes strahlenförmig wegziehen. Je mehr peripher, um so dichter werden die einzelnen Spangen des Netzes. Sie sind an diesen Stellen blasser und lassen den fibrillären Bau hier leichter erkennen.

Wird nun auch die Hauptmasse des Reticulums durch die lateralwärts ziehenden Fibrillen gebildet, so betheiligen sich an dem Aufbau desselben doch auch ein Theil der von der dorsalen und ventralen Zellengruppe des Centralkanales stammenden Fibrillen.

3. Von der äusseren zellenreichen Zone erfordern eine besondere Besprechung:

- a) das ihr zugehörige Reticulum,
- b) die an der äussersten Peripherie gelegene fein granulirte Substanz und
- c) die Körner und Zellen.

a) Das Reticulum wird in dieser Zone nur aus breiten, blassen Strängen gebildet. Nach innen mit dem zarten Reticulum im Connexe, geht es an der Peripherie in die fein granulierte Substanz über. Ausserdem stehen sämtliche an der Peripherie gelagerten Körner und Zellen mit demselben in Zusammenhang.

b) Die fein granulierte Substanz bildet den Rahmen, der die graue Masse umschliesst und von der weissen abgrenzt. Sie ist blass gefärbt, umfasst hie und da längliche Spalten und ist nach innen, wie eben erwähnt, in unmittelbarer Verbindung mit den breiten Strängen des äusseren Netzes. — An ihren dorsalen und ventralen Partien schliesst sie sich theilweise den noch näher zu erörternden Fibrillenzügen an, lateral sendet sie zahlreiche Fortsätze in die weisse Masse.

c) Die Körner und Zellen bilden eine continuirliche Kette, welche die Peripherie der grauen Substanz umsäumt. Sie sind in mässiger Anzahl zwischen den Maschen des Netzwerkes eingestreut; unter den letzteren befinden sich auf fast jedem Querschnittsbilde einige, die mächtige Kerne erkennen lassen. Zwei Portionen dieser peripheren Zone sind vor allen anderen in die Augen springend, nemlich die jederseits ventral und lateral gelegene Gruppe der grossen Ganglienzellen und die jederzeit dorsal von den Zellen des Centralkanales gelagerte, ziemlich scharf abgegrenzte Körnergruppe. Beide erfordern eine eingehende Besprechung:

α) Die ventral und lateral gelegenen grossen, unverkennbaren Ganglienzellen der grauen Masse bilden auf dem Querschnitte eine meist continuirliche Kette von 3—8 Zellen. Am lateralen Ende dieser Kette befindet sich meist die grösste Zelle. An frontalen Längsschnitten, an welchen die Vorderhörner getroffen sind, findet man die Ganglienzellen in zusammenhängender Reihenfolge über einander, mehrfach parallel zu einander gestellt und mit dem proximalen Ende des Längsdurchmessers gegen den Centralkanal, mit dem distalen gegen die weisse Masse gerichtet. Von dieser Gruppe der Ganglienzellen gehen Fortsätze aus, die zur Bildung der ventralen Wurzeln möglicher Weise beitragen.

β) Eine besondere, deutlich abgegrenzte, paarige Gruppe von Körnern liegt dorsal, beiderseits von der Mittellinie. Der aus dem Epithelstratum hervorgehende, dorsale Faserzug schliesst sich dieser Gruppe an, resp. dringt in dieselbe ein. Diese Gruppe entspricht dem dorsalen Horn der

grauen Masse. Die dorsalen Wurzeln entspringen wenigstens zum grössten Theile aus denselben.

Die Wurzeln der Spinalnerven.

Was den Verlauf der ventralen Wurzeln betrifft, so bin ich zu keinen ganz präzisen Resultaten gekommen. An einigen Querschnittsbildern sah ich die im Verhältniss zur dorsalen ungefähr nur ein Dritttheil so mächtige ventrale Wurzel in einem nach aussen offenen Bogen längs der grossen Nervenfasern des Vorderstranges gegen die graue Masse hinziehen, konnte sie jedoch nicht bis zu ihrem Eintritt in dieselbe verfolgen. Der ganzen Richtung des Verlaufes nach müsste sie ventralwärts in der grauen Substanz, in dem Winkel zwischen ventralen und lateralen Fibrillenzug ihren Ausgang nehmen. Ein beweisendes Präparat hiefür konnte ich jedoch, wie gesagt, nicht erhalten; ebenso wenig bin ich im Stande, mich mit Bestimmtheit darüber auszusprechen, ob, und wenn, in welcher Beziehung die grossen Ganglienzellen des ventralen Hornes zu den ventralen Wurzeln stehen.

Bestimmter dagegen kann ich mich über den Ursprung der dorsalen, gedrängt zusammengelagerten Wurzeln aussprechen und lege ich hierauf ein besonderes Gewicht. Man sieht sie aus deutlichen, von einander abgesetzten, stärkeren Bündeln hervorgehen, die von dem Punkte ihres Ausganges von der grauen Masse schräg caudalwärts ziehen. Mit voller Sicherheit vermag ich anzugeben, dass überall, wo das centrale Ende der dorsalen Wurzel vorlag, diese mit der schon erwähnten Körnergruppe des dorsalen Hornes in Verbindung trat. Die Stärke dieser Körnergruppe nach der Zahl der Körner stand an den auf einander folgenden Querschnitten einer Serie in geradem Verhältnisse zu der Stärke der in demselben Schnitte gelegenen Portion der dorsalen Wurzeln. Mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit habe ich (Taf. I Fig. 9) von diesen Körnern ausgehende feine Fasern der hinteren Wurzel sich anschliessen sehen.

An die Hauptmasse der von der Körnergruppe abgehenden Nervenfasern schliessen sich medianwärts einige Fibrillen an, die direct von dem Epithelzellenstratum, das den Centralkanal begrenzt, stammen. Ebenso gesellen sich lateral einige, von der fein granulirten Substanz kommende,

Fibrillen den Nervenfasern der Körnergruppe zu. Die Herkunft der dorsalen Wurzeln ist darnach keine einfache.

Sowie die Nervenfasern das Mark verlassen haben, sind sie mit aller Bestimmtheit als markhaltige zu erkennen; an welcher Stelle sie aber innerhalb des Markes dazu werden, konnte auch bei Anwendung der Weigert'schen Methode nicht mit Sicherheit eruirt werden. — Eine dorsal vom Centralkanale gelegene, quere Commissur existirt nicht.

Alle eben angegebenen Verhältnisse der grauen Masse incl. der Wurzeln beziehen sich auf den Theil des Rückenmarkes, der sich vom Kopf bis zum Sacraltheil erstreckt. Betrachtet man einen Querschnitt, der mehr caudalwärts angefertigt wurde, so ergiebt sich ein ganz anderes Bild. Man sieht den Centralkanal mit seinem Epithelstratum und an dieses anschliessend ringsum einige unregelmässig gestellte Körner und Uebergangszellen, von denen einzelne in die weisse Substanz vorgeschoben sind (Taf. I Fig. 14). Eine Andeutung von Hörnerbildung ist nicht mehr vorhanden. — Gegen das Ende des Schwanzes nimmt das Epithel des Centralkanales fast den ganzen Querschnitt ein. Das Lumen des Kanales schwindet und die Längsfasermasse reducirt sich auf einen schmalen Saum. Die Epithelzellen stehen radienartig, enge neben einander; sie bilden eigentlich nur mehr eine einfache Reihe. Doch sind einige aus der ersten Reihe distalwärts herausgedrängt und liegen nebst einigen Körnern in der noch spärlich vorhandenen weissen Substanz (Taf. I Fig. 15).

V. Elemente der weissen Substanz.

Die Elemente der weissen Substanz bilden, in Kürze angegeben:

1. Die Nervenfasern; sie finden sich in dreierlei Grösse; breite, mittelbreite und feine. Die Nervenfasern machen das Hauptcontingent der weissen Masse aus.

Das Kaliber derselben ergiebt sich auf dem Querschnitte mit folgenden Zahlen:

a) Die breitesten Nervenfasern messen 7—10 Mikra, ihr Axencylinder 2—3 Mikra.

b) Die mittelbreiten haben im Querdurchmesser 4—7, ihr Axencylinder 1,5—2,0 Mikra und

c) die feinsten 2,5—4, ihr Axencylinder 0,1—1,5 Mikra.

2. sind in der weissen Masse eingestreut Körner, Uebergangszellen und hie und da kleine Ganglienzellen, von derselben Beschaffenheit, wie sie sich in der grauen Masse repräsentieren.

3. Kleine, längliche Zellen mit vielen Ausläufern, in ihrer Gestalt den Knochenkörperchen ähnlich. Sie färben sich intensiver als die vorher genannten Elemente. Sie sind vielfach mit ebenfalls dunkel gefärbten Fibrillenzügen in Zusammenhang.

VI. Topographie der weissen Substanz.

Durch das vom Centralkanal aus ventralwärts verlaufende Fibrillenbündel mit seinen eingelagerten Körnern und durch den dorsal ziehenden, einzelnen Faden mit seinem constant an der Fissur vorhandenen Korn wird die weisse Masse in eine rechte und linke Hälfte getheilt.

Die Vertheilung der Nervenfasern nun in der weissen Masse nach ihrer Stärke ist der Art, dass seitlich von der ventralen Fissur die breitesten Fasern gelegen sind; an diese schliessen sich weiter lateralwärts die mittelgrossen an, welche die Hauptmasse der weissen Substanz bilden; zwischen diesen mittelgrossen finden sich vereinzelt breite Nervenfasern eingelagert. Die feinsten Nervenfasern sind constant in dem Raum zwischen der dorsalen Wurzel und der Mittellinie, den Hinterstrang repräsentirend. (Taf. II Fig. 5.)

Nach dem Kaliber der Fasern lassen sich also jederseits drei Strangportionen unterscheiden, die als Vorder-, Seiten- und Hinterstrang zu bezeichnen wären. Eine weiter gehende Sonderung der Längsfaser-masse vorzunehmen, wäre nach der Lagerungsweise, dem Kaliber und Bau der Fasern anatomisch nicht motivirt. Weder der Querschnitt, noch der Längsschnitt bieten Anhaltspunkte dafür.

Diese Strangordnung der Längsfaser-masse, wonach vorne die stärksten, seitlich mittelstarke und im Hinterstrange die Fasern feinsten Kalibers sich finden, hört in der Sakralgegend auf. Der Caudaltheil des Markes enthält nur gleichmässig feine Fasern in der gesamten Peripherie. Die

Längsfasern der weissen Masse sind weit überwiegend markhaltige. Marklose Fasern erscheinen nur ganz vereinzelt im Bilde des Querschnittes, lassen sich aber stets nachweisen.

Das Gefäss-System.

Das Gefässsystem des Rückenmarkes möge hier noch in Kürze erwähnt werden. Es ist sehr einfach. In der ganzen Länge des Markes sieht man (auf dem Querschnitt) an diversen Stellen, namentlich aber an den lateralen Partien aus der das Mark umhüllenden gefässreichen Meninx radiale Gefässe in dasselbe eindringen, die man bis in die graue Substanz hinein verfolgen kann. Ausserdem verlaufen im Cervical- und Brusttheile des Rückenmarkes zu beiden Seiten des Centralkanales seiner Länge nach je ein bis zwei Gefässe mittleren Kalibers. Was zumal abführendes Gefäss sei, liess sich nicht mit Sicherheit feststellen. Hie und da kann man zwischen den longitudinalen und radialen Gefässen Anastomosen wahrnehmen. Die Wandung der Gefässe betreffend, so besteht sie aus einem einfachen oder doppelten Endothelrohr. In der reticulären Substanz selbst könnte ich keine ihr speciell zugehörigen Gefässe nachweisen.

VII. Vergleichung mit dem Rückenmark des Axolotl.

Aus den Urodelen ist nur das Rückenmark des Axolotl einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden¹⁾ und, wie zu erwarten war, findet sich viel Uebereinstimmendes im Bau des Markes des Axolotl und des Proteus; manche Verschiedenheiten indessen, die gleichfalls aufstossen, bestimmen mich, dieselben besonders hervorzuheben.

Zunächst ist auf die Aehnlichkeit der äusseren Gestalt hinzuweisen. In beiden Fällen hat man einen, in dorso-ventraler Richtung abgeplatteten Strang, der erst gegen den Caudaltheil zu cylindrisch wird. Der Querschnitt des Rumpftheiles vom Rückenmark ergiebt daher, wie beim Proteus, das Bild einer Ellipse mit quer gelagerter grosser Axe.

Im Vergleich zum Proteus besteht aber beim Axolotl darin eine Differenz, dass bei letzterem am äussersten Hinterende das Mark wieder

1) von Stieda; siehe Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXV. 1875.

fast bandförmig, platt wird, während es beim *Proteus* cylindrisch bleibt.

Das kreisförmige Lumen des Centralkanales ist beim Axolotl auf der ganzen Länge in der Mitte des Querschnittbildes gelegen, beim *Proteus* aber rückt er im hinteren Theile ventralwärts.

Die äusseren medianen Längsfurchen verhalten sich verschieden; beim Axolotl fehlt jede Spur einer dorsalen Fissur, die beim *Proteus* als Einsenkung zwischen beide Hälften vorhanden ist; dagegen ist die ventrale Längsfurche beim Axolotl viel breiter und tiefer als beim *Proteus*.

Der Querschnitt der grauen Masse zeigt, was ein wesentlicher Unterschied im Aufbaue ist, eine beträchtlich stärkere Ausbildung der dorsalen Hörner beim Axolotl als beim *Proteus*. Dort grenzen sie sich deutlich durch einen lateralen Einschnitt gegen die übrige graue Substanz ab, hier bilden sie einen ganz unbedeutenden Vorsprung dorsalwärts. Stieda giebt an, dass bei *Triton cristatus* gleichfalls dorsale Hörner kaum abgegrenzt sind.

Die Scheidung der grauen Substanz in drei Zonen (vergleiche oben) hebt auch genannter Autor hervor. Die um den Centralkanal gelagerten Elemente, die ich als Epithelstratum zusammengefasst habe, beschreibt Stieda ähnlich, wie ich es von *Proteus* zu schildern versuchte. Doch ist diese Zone nach seiner Zeichnung (l. c. Taf. XIX Fig. 1) nicht so mächtig, als an meinem Objekte. Die Kerne der zweiten und dritten Reihe zeichnet Stieda lang gestreckt (ebendort Fig. 5), während sie beim *Proteus* durchweg rund erscheinen.

Die lateralen Spitzen, in die sich das Epithelstratum beim *Proteus* auszieht, zeichnet und beschreibt Stieda nicht, wohl aber, wenn auch nur andeutungsweise, die ventrale und dorsale. Auch die vier, beim *Proteus* so ausgeprägten Faserbündel sind in seinen Abbildungen nicht vorhanden. Das ventrale Bündel hat Stieda zwar angedeutet, aber die Beziehung zur ventralen, gekreuzten Commissur nicht erkannt. Von den dorsalen Fortsätzen sagt er, dass sie wohl die Pia erreichen, um an derselben zu enden; das würde dem von mir beschriebenen eigenthümlichen Faden

1) Stieda l. c. S. 288, Anmerkung 1.

entsprechen. Dagegen sind ihm die Beziehungen der Hauptmasse dieses dorsalen Bündels zu den hinteren Wurzeln entgangen, wohl desshalb, weil sich beim Axolotl zwischen dem Epithelstratum und dem Strange der hinteren Wurzelfasern eine grössere Strecke von complicirtem Bau eingeschaltet findet, das dorsale Hörn (Stieda) das in dieser Ausdehnung beim Proteus nicht existirt.

Anstatt der aus dem Epithelstratum meines Objectes lateralwärts verlaufenden beiden Faserstränge zeichnet Stieda isolirte, radiär ausstrahlende, feine Fasern. Die dichte Gruppe von Körnern, die beim Proteus das dorsale Horn der grauen Substanz darstellt, ist in dieser Abgrenzung beim Axolotl nicht vorhanden. Doch ist aus Stieda's Fig. 1 zu ersehen, dass an der Basis der dorsalen Hörner sich eine grössere Menge von Körnern ansammelt; das Verhältniss dieser Gruppe zu den hinteren Wurzeln ist aber nicht zu erkennen. Stieda sagt ausdrücklich, dass er ein Hineintreten dieser Wurzelfasern in die Substanz der Hinterhörner nicht habe festhalten können. Eine hintere Commissur fehlt auch beim Axolotl.

Die Verhältnisse der weissen Masse sind bei beiden Thieren so ziemlich dieselben. Doch fehlen dem Proteus jene beiden starken (Mauthner'schen) Fasern, die innerhalb der Vorderstränge der weissen Masse gelagert sind, und welche Stieda im proximalen Theile des Markes bei Fischen, beim Axolotl und bei Triton cristatus gefunden hat.

VIII. Die Rückenmarks-Häute.

Indem ich die Verhältnisse der Wirbelsäule hier übergehe, da mir das Material zu einer eingehenden Schilderung derselben noch nicht in wünschenswerther Vollständigkeit vorliegt, bespreche ich nur die Meningen.

Figur 18 Taf. 1 bietet einen Durchschnitt durch den Wirbelkanal nebst Häuten und Rückenmark. Es fällt die beträchtliche Weite des Kanals in die Augen, die übrigens nach den Regionen differirt. Der vorliegende Schnitt stammt aus der Gegend der vorderen Extremitäten eines grossen Exemplars. Der Wirbelkörper besteht ausserhalb der Chorda aus einer Knorpel- und Knochenschicht, welche die Apophysen entsendet und springt etwas in das Lumen vor. Zu beiden Seiten desselben entstehen hiedurch

Rinnen, die mit lockerem Bindegewebe und Fett ausgefüllt sind. Constant sind hier zwei längsverlaufende Gefässe, ziemlich starken Kalibers, eingebettet.

Die beiden oberen, lateralen Winkel des Kanals, wie sie sich auf dem Querschnittsbilde repräsentiren, sind in ähnlicher Weise mit Bindegewebe und Fett erfüllt, das sich hier zwischen zwei Periostlamellen befindet.

An unserer Figur erkennt man auch seitlich einen kleinen, nach innen vorspringenden Knochenwulst, der zur Befestigung der Hüllen des Markes dient.

Auf das Periost und lockere Gewebe folgt in weitem Abstände nach innen die äussere Meninx. Sie besteht aus einer doppelten Zellenlage; die Zellen sind enge mit einander verbunden und zwar in der Weise, dass die Zellkerne der äusseren Schichte zu den Zellkernen der inneren Schicht alternirend stehen.

Gleichen Befestigungspunkt, wie die äussere, hat auch die innerste, die Gefässe führende Meninx, die Pia. Sie schliesst sich enge an das Mark dorsal und ventral an, während sie lateral weit von demselben (auf unserem Bilde wenigstens) absteht.

An einigen Querschnittsbildern, namentlich von den hinteren Theilen des Markes, sieht man die innere Meninx mit der äusseren durch einige radiär angeordnete Bindegewebsstränge verbunden.

Die innere Meninx hat constant ein grosses, median gelegenes, dorsales und ventrales Gefäss; ebenso finden sich immer ein bis zwei laterale von mittlerer Grösse und kleine an diversen Stellen. Sie bestehen aus einem Endothelrohr und einer äusseren, einschichtigen Zellenlage. Diese Gefässe geben, wie schon früher erwähnt, die in das Mark eindringenden Zweige ab.

Resultate.

Der Schwerpunkt der Ergebnisse liegt in den Verhältnissen der grauen Substanz. Es dürften sich aus dem Dargelegten einige Punkte entnehmen lassen, die von allgemeinerer Bedeutung wären. Ich fasse dieselben in wenigen Sätzen zusammen:

1.

Die graue Masse zeigt in ihrer Zusammensetzung mehrere Zonen, die vom Centralkanal gegen die Peripherie auf einander folgen. Zunächst dem Centralkanal findet sich eine mächtige, epitheliale Zone, deren Elemente in 5—6 Reihen angeordnet sind. Diese Zone wurde centrale Epithelial-Zone genannt. Es folgt darauf eine mittlere Zone von vorherrschend fibrillärem Bau, aus feinen Faserzügen und Faser-netzen bestehend, die reticuläre Zone. An diese schliesst sich eine äussere, zellenreiche Zone, die entlang der Grenze gegen die weisse Masse gelagert ist. — Im Caudaltheil reducirt sich die graue Masse ausschliesslich auf die centrale Epithelialzone.

2.

Von der centralen Epithelial-Zone gehen vier Bündel feiner, blasser Fasern aus. Das vordere (ventrale) Bündel bildet zum Theil die vordere, gekreuzte Commissur, das hintere (dorsale), sich spaltend, liefert jederseits einen Theil der hinteren (dorsalen) Wurzelfasern.

3.

Innerhalb der äusseren, zellenreichen Zone prägen sich zwei Gruppen von Elementen scharf aus, die Gruppe der grossen Nervenzellen an der äusseren Grenze des ventralen Hornes und eine Gruppe von Körnern als dorsales Horn, in welcher die hinteren Wurzelfasern zum grösseren Theil ihren Ursprung nehmen.

4.

Ein grosser Theil der Zellen der grauen Masse zeigt den Charakter von Körnern, d. h. besteht aus einem Kern und einem schmalen Mantel von Protoplasma, von dem zarte Fibrillen theils bipolar, theils multipolar ausgehen.

5.

Zwischen diesen Körnern und den zunächst das Lumen des Centralkanales umgebenden Epithelzellen einerseits, den grossen Nervenzellen andererseits giebt es continuirlich an einander schliessende Grade von

Uebergangsformen, sowohl nach der Grösse der Zellen überhaupt, als auch nach derjenigen ihrer Kerne und als namentlich nach der Mächtigkeit ihres Zellkörpers.

Nachdem die Entwicklungsgeschichte dargethan, dass nicht allein in der ersten Anlage, sondern selbst in einer späteren Periode die Wand des Nervenrohres in ihrer ganzen Dicke aus einem gleichartig gestalteten mehrfach geschichteten Cylinderepithel besteht, dürfte die wichtigste Aufgabe, deren Lösung noch kaum in Angriff genommen ist, darin gegeben sein, darzuthun, wie jenes vielfältige Gewirre, das wir graue Masse nennen, aus solchem Epithel hervorgehe. Dieser epitheliale Bau des Nervenrohres, noch zu dem Zeitpunkte, wo bereits die erste Spur der Längsfaserzüge erscheint, war bereits von Bidder und Kupffer¹⁾ erkannt worden; aber Hensen²⁾ gebührt das Verdienst, den Bau dieses Epithels im Spezielleren untersucht und dargelegt zu haben. Nach seiner Schilderung besteht das Eigenthümliche dieser Struktur darin, dass jede einzelne Epithelzelle durch Ausläufer die ganze, beträchtliche Dicke der Wand durchsetzt und mit dem einen Ende das Lumen des Centralkanales, mit dem anderen die Oberfläche des Nervenrohres erreicht. Hierbei besteht ein Unterschied zwischen den Epithelzellen in der Art, dass ein Theil derselben den Kern vom centralen, ein anderer am peripheren Ende, die Mehrzahl an irgend einer Stelle des intermediären Verlaufes aufweisen. Den Kern umschliesst ein breiter Theil des Zellkörpers; bezeichnet man allein diesen Theil als Zellkörper, und unterscheidet denselben von den Ausläufern, so kann man sagen, dass die Zellkörper sich derart an einander verschoben haben, dass sie in zahlreichen, auf einander folgenden Reihen geordnet sind, mit ihren Ausläufern aber in radiärem Verlaufe, neben einander, die Wand der ganzen Dicke nach durchziehen.

Die gegebenen Elemente, aus denen die spätere, complicirte Struktur des Centralnervensystems, speciell der grauen Masse herzuleiten ist, wären also langgestreckte Epithelzellen, die in fadenförmige Ausläufer sich ver-

1) Bidder und Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1857. Taf. VII, VIII, IX.

2) Hensen, Betrachtungen über Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. von His u. Braune. Bd. I. 1876.

längern. Hensen¹⁾ unterscheidet an dem embryonalen Marke des Kaninchens in jenen frühen Stadien, wo dasselbe in der gesammten Dicke seiner Wand noch den geschilderten, epithelialen Bau zeigt, zweierlei Arten feiner Fasern, die dieses Epithel in radiärer Richtung durchziehen; die einen nennt er Radiärfasern, die anderen Nervenfasern¹⁾ im eigentlichen Sinne, wobei er den ersteren den nervösen Charakter nicht absprechen will. Nach seinen Zeichnungen erscheinen die Radiärfasern, die bis an die Oberfläche des Markes (*membrana prima*) reichen, und dort mit einem verbreiterten Fussende aufhören, als directe Ausläufer der Zellen; die Nervenfasern scheinen den Epithelzellen eher äusserlich anliegend, als wären sie an der Oberfläche derselben entstanden²⁾. Zwischen diesen Fasern treten darnach seitliche Verbindungen auf. In etwas späterem Stadium, etwa um die Zeit der ersten schwachen Spur von äusseren Längssträngen der weissen Masse erkennt Hensen in der Wand des Rohres eine dreifache Schichtung; ein inneres, epitheliales, ein mittleres durchsichtigeres, relativ zellenärmeres und ein äusseres zellenreicheres Stratum. In dem mittleren Stratum laufen die Fasern vorwiegend in kreisförmiger Richtung. Das äussere, zellenreiche Stratum bildet stärkere Anhäufungen um die Eintrittsstelle der vorderen und hinteren Wurzeln. Dieselbe Schichtung lässt sich auch später erkennen, nachdem die Wanddicke beträchtlich zugenommen hat, eine vordere quere Commissur aufgetreten ist, der Vorderseitenstrang und der Hinterstrang bereits stark entwickelt sind. Das epitheliale Stratum ist noch mächtig und weist sechs und mehr Zellen hinter einander auf. Durch sämtliche Verbindungen der Fasern der grauen Masse (d. h. der mittleren und äusseren Schicht) ist ein Reticulum entstanden, das eckige Maschen zeigt und besonders in der mittleren Schichte deutlich ist.³⁾

Die dreifache Schichtung (excl. der weissen Masse) ist auch in einer älteren Zeichnung von Kupffer, von dem Rückenmarke eines Schaf-Embryo von 16 mm Länge nicht zu verkennen.⁴⁾

1) Hensen, l. c. S. 385.

2) l. c. Taf. XI Fig. 53.

3) l. c. Taf. XI Fig. 56.

4) Bidder u. Kupffer l. c. Taf. V Fig. 11.

Nach diesen durch die Entwicklungsgeschichte des Markes der Säugethiere gelieferten Anhaltspunkten lässt sich sagen, dass das Mark des erwachsenen Proteus den embryonalen Charakter des Markes der höheren Wirbelthiere in ausgeprägterem Grade zeigt, als von irgend einem anderen Vertebraten bekannt ist. Die drei aufeinander folgenden Zonen, die Mächtigkeit der Epithelzone, der reticuläre Bau der mittleren, zellenärmeren Zone, der Zellenreichthum der äusseren, die zwei ausgezeichneten Zellengruppen dieser äusseren Zone, Alles dies lässt die Aehnlichkeit des ausgebildeten Rückemarks dieses Thieres mit embryonalen Stadien höherer Thiere nicht verkennen.

Von besonderem Interesse sind die vier Faserbündel, die von der Epithelzone aus strahlen. Ich habe gar keine Anhaltspunkte dafür gefunden, dass zweierlei Fasern hier vorhanden wären, die man als „Radiärfasern“ und „Nervenfasern“ unterscheiden könnte; nur der starke Faden, der am Querschnitt median von dem Epithel zur hinteren Fläche zieht, verhält sich besonders; er erscheint derb, vereinzelt, und erreicht in gestrecktem Verlaufe die Oberfläche. Wenn überhaupt, so könnte hier von einem Gebilde die Rede sein, das sich allenfalls mit den Radiärfasern der Retina vergleichen liesse; aber das Enden in einem an der Oberfläche gelegenen Korn ist wieder besonders. Die übrigen Fasern der Bündel verhalten sich auch bei der stärksten Vergrösserung und bei den verschiedensten Färbungen untereinander gleich und sind so vielfach als directe Ausläufer der Zellen, resp. Körner des Epithels beobachtet worden, dass ich mich für berechtigt halte, nur eine Art derselben anzunehmen.

Bei der Frage nach der Natur derselben kann es sich nur darum handeln, ob sie als epitheliale Gebilde indifferenter Art, oder aber als Nervenfasern aufzufassen sind. Der unmittelbare Zusammenhang mit den Zellen des Epithelstratums schliesst ein Drittes aus.

Für die Nervenatur derselben spricht ihre Beziehung zu zwei Gebilden, die zweifellos aus Nervenfasern bestehen, zu der vorderen gekreuzten Commissur und den hinteren Wurzeln.

Mir liegen Schnitte vor, und zwar aus der Gegend der vorderen Extremitäten, an denen der grössere Theil der sich kreuzenden Fasern aus dem Epithel, ein geringerer aus mehr lateralwärts gelegenen Partien

hervorgeht. Wie ich es in Fig. 8 Taf. I wiedergegeben habe, so lässt sich nicht selten beobachten, dass von einem ganz excentrisch gelegenen Korn des Epithels der Ausläufer ununterbrochen über die Mittellinie hinweg zum Vorderstrang der anderen Seite verläuft. Den Anschluss der Fasern des hinteren Bündels an die dorsale Wurzel zeigt jeder Querschnitt, der den Ursprung der Wurzel voll getroffen hat. (Taf. II Fig. 11.)

So sehr es auch der gangbaren Vorstellung widerstreiten mag, es lässt sich nicht bezweifeln, dass dem mächtigen Epithel um den Centralkanal des Proteus die Bedeutung eines centralen Nervenapparates zukommt.

Die in den Vordersträngen distalwärts verlaufenden Nervenfasern, die in der vorderen Commissur Kreuzung erfahren, treten zum Theil, wenn nicht zum grössten Theil direct in das Epithel, das seinerseits durch die übrigen Bündel Beziehungen nach allen Seiten hat.

Besonderes Gewicht lege ich auf den Nachweis des Zusammenhangs der hinteren Wurzeln mit einer bestimmten Zellengruppe, der, das hintere Horn der grauen Substanz an meinem Objecte repräsentirenden, Gruppe kleiner Elemente, die nach dem Verhältniss des Kernes zu dem nur als Saum sichtbaren Zellkörper oben als Körner bezeichnet worden sind, wenn auch einzelne derselben durch etwas stärkere Entwicklung des Zellkörpers als Uebergangszellen zu bezeichnen wären. Jedenfalls geht die Hauptmasse der Fasern der hinteren Wurzeln aus dieser Zellengruppe hervor und ist es häufig gelungen, den Ausläufer eines Kernes continuirlich eine Strecke weit innerhalb des Wurzelverlaufes zu verfolgen. Ebenso sicher lässt sich sagen, dass die Hälfte des gespaltenen hinteren Faserbündels sich der Wurzel anschliesst. Ob noch ein dritter Ursprung anzunehmen ist, ob also etwa ein jedenfalls geringer Theil aus der reticulären Zone hervorgeht, lasse ich dahingestellt sein; es mag sich so verhalten, indessen finde ich keine sicheren Anhaltspunkte dafür.

Bisher ist nur bei *Ammocoetes branchialis* der Zusammenhang hinterer Wurzelfasern mit Zellen gesehen worden. Freud¹⁾ beschreibt und

1) S. Freud, Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von *Ammocoetes* (*Petromyzon Planeri*). Sitzungsberichte d. k. Akademie d. Wissensch. Bd. LXXV. III. Abth. Wien 1877.

zeichnet ein Verhältniss, wonach bei genanntem Thiere Fasern der hinteren Wurzeln aus grossen Nervenzellen hervorgehen, die eine besondere, hintere Gruppe der grauen Masse darstellen und von dem Autor als Hinterzellen bezeichnet werden. Es sind dieselben Zellen, die Reissner¹⁾ beim entwickelten *Petromyzon fluviatilis* als „grosse, innere Zellen“ beschrieben hat. Langerhans vermuthete bereits einen Zusammenhang dieser Zellen mit der hinteren Wurzel, ohne aber zu den sicheren Resultaten zu kommen wie Freud.²⁾

Dieser Befund weicht also im auffallenden Grade von den Ergebnissen ab, zu denen ich bei *Proteus anguineus* gelangt bin. Hier sind es gerade die kleinsten Elemente, welche ich deshalb als Körner bezeichnet habe, die die specifische Gruppe constituiren, deren Zusammenhang mit den hinteren Wurzeln evident ist. Diese Incongruenz dürfte die Warnung enthalten, nicht aus der Grösse und Gestalt der Zellen auf die Analogie gewisser Gruppen im Rückenmarke weit von einander abstehender Classen schliessen zu wollen.

1) Reissner, *Petromyzon fluviatilis*. Müller's Archiv 1860. S. 545.

2) Freud, l. c. S. 16 ff.

Diese Arbeit wurde im anatomischen Institute zu München, dem ich mehrere Jahre als Assistent angehörte, ausgeführt. Herr Professor Dr. C. Kupffer gab mir die Anregung zu derselben und fühle ich mich verpflichtet, hiefür, sowie für mehrfache, in stets zuvorkommendster Weise gegebene Rathschläge während des Entstehens dieser Arbeit meinen besten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

I.

Ein Stück Rückenmark des Proteus (in der Gegend der hinteren Extremitäten). Vergrößerung $\frac{60}{1}$.

Das Mark ist etwas um die sagittale Axe nach rechts gedreht.

- a) Die das Mark umhüllende innere Meninx.
- b) Ventrale Fissur.
- c) Dorsale Fissur.
- d) Ventrale Wurzel.
- e) Ganglion spinale.
- f) Dorsale Wurzel.
- g, h) Spinalnerven.

II.

Einige Ganglienzellen aus dem Ganglion spinale.
Vergrößerung: März Oc. II. Obj. $\frac{1}{12}$.

III.

(1—7.)

Querschnittsbilder des Rückenmarkes; in bestimmtem Abstände von vorne nach hinten.

IV.

Die Elemente der grauen Substanz. Oc. II. Obj. $\frac{1}{12}$.

- a) Ein einfaches Korn.
- b—h) Verschiedene Formen der Uebergangszellen.
- i, k) Ganglienzellen.
- l) Zwei, durch einen breiten Protoplasma-streifen in Verbindung stehende Ganglienzellen.

- m) Eine kegelförmige Zelle
 - n) Eine spindelförmige Zelle
- } des Central-kanales.

V.

Querschnittsbild des Rückenmarkes. Oc. II. Obj. $\frac{1}{9}$.

- a) Centralkanal; um denselben liegen die Körner und Zellen in Form eines Rhomboids: Centrale Epithelialzone.
- b) Seitlich von dieser die reticuläre, helle Zone.
- c) Die äussere, zellenreiche Zone.
- d) Dorsales Horn.
- e, e) Die ventralen Wurzeln.
- f) Dorsale Wurzel.
- g) Ventrales Fibrillenbündel der Epithelialzone, an der Bildung der vorderen, gekreuzten Commissur theiligt.
- h) Die dorsal ziehende, in einem Korn endigende Radiärfaser.
- i) Die feinen Nervenfasern des Hinterstranges.
- k) Die mittelstarken Nervenfasern des Seitenstranges.
- l) Die starken Nervenfasern des Vorderstranges.

VI.

Schema der grauen Substanz.

- a) Centralkanal.
 - b) Die kegelförmigen
 - c) Die spindelförmigen
 - d) Vordere, gekreuzte Commissur und die ventral ziehenden Fibrillen.
- } Zellen des Central-kanales.

- e) Die isolirte, dorsal ziehende Radiärfaser.
- f) Dorsaler Fibrillenzug, sich spaltend, und je der hinteren Wurzel jeder Seite sich anschliessend.
- g) Dorsales Horn.
- h) Dorsale Wurzel.
- i) Die lateralwärts ziehenden Fibrillen.
- k) Das feinmaschige Reticulum der mittleren Zone.
- l) Die periphere zellenreiche Zone, mit den breiteren Maschen.
- m) Die fein granulirte Substanz.
- n) Die ventral gelegenen Ganglienzellen des ventralen Hornes.

VII.

Schematische Darstellung der vom Centralkanal abgehenden Fibrillenzüge.

- a) Centralkanal.
- b) Die dorsalen Fibrillenzüge.
- c) Fein granulirte Substanz.
- d) Die dorsal verlaufende, in einem Korn endigende Radiärfaser.
- e, e) Die lateralen Fibrillenzüge.
- f, f) Die unteren, ventralen Fibrillenzüge.
- g) Stelle der Kreuzung.

VIII.

Die Commissura inferior. Oc. I. Obj. $\frac{1}{12}$.

IX.

Darstellung einiger direct von den Körnern abgehenden Fibrillen des dorsalen Hornes. Oc. I. Obj. $\frac{1}{12}$.

X.

Die von der centralen Epithelialzone abgehenden lateralen und ventralen Fibrillenzüge. Oc. II. Obj. $\frac{1}{2}$.

- a) Centralkanal.
- b) Die lateralen Fibrillenzüge.
- c) Der ventrale Fibrillenzug (nach der Kreuzung).
- d) Vorderstrang.
- e) Seitenstrang.

Abh. d. II. Cl. d. k. Ak. d. Wiss. XIV. Bd. II. Abth.

XI.

Spezielle Darstellung der von der centralen Epithelialzone abgehenden Fibrillenzüge, sowie des dorsalen Hornes und der dorsalen Wurzel. Oc. II. Obj. $\frac{1}{12}$.

XII.

Spezielle Darstellung des ventralen Hornes. Oc. II. Obj. $\frac{1}{12}$.

- a) Feine Maschen des Reticulums.
- b) Breite Maschen desselben.
- c) Fein granulirte Substanz.
- d) Körner und Uebergangszellen.
- e, e, e) Kette der Ganglienzellen.

XIII.

Längs- (Frontal-) Schnitt durch das Rückenmark (ventral vom Centralkanal). Oc. I. Obj. $\frac{1}{9}$.

- a) Die quer durchschnittenen Fibrillen (ventraler Zug).
- b, d) Weisse Masse.
- c) Ganglienzellen, Körner und Reticulum der grauen Masse.

XIV.

Querschnitte des Rückenmarkes, nach rückwärts von den hinteren Extremitäten. Oc. I $\frac{1}{2}$. Obj. $\frac{1}{9}$.

XV.

Querschnitt des Rückenmarkes. Vom Caudaltheil. Oc. I $\frac{1}{2}$. Obj. $\frac{1}{9}$.

XVI.

Verschiedene Formen der Bindegewebs- und Uebergangszellen der weissen Substanz. Oc. II. Obj. $\frac{1}{9}$.

XVII.

Schema der Blutgefässanordnung im Rückenmark.

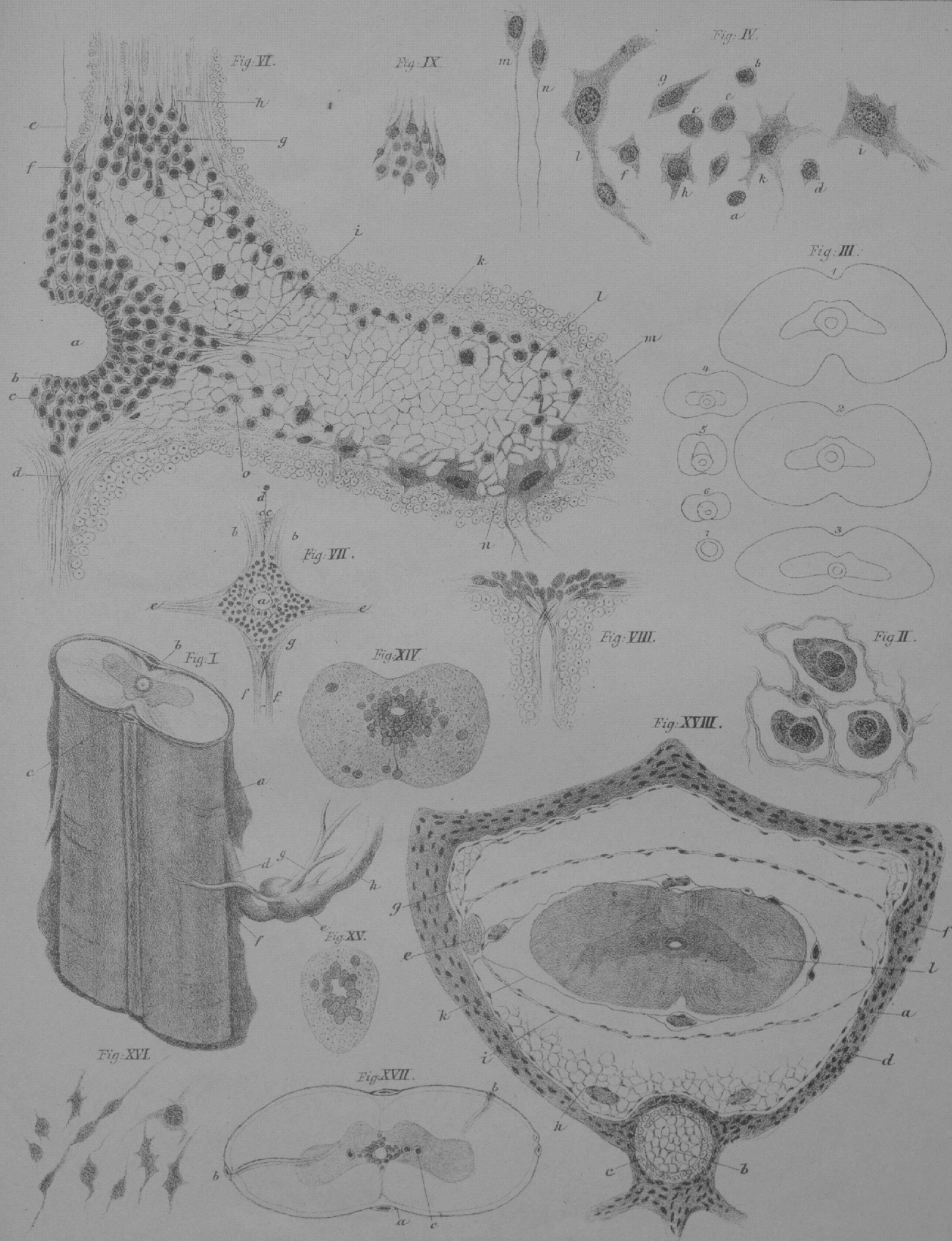
- a) Die innere Meninx mit Gefässen.
- b) Die in das Mark eindringenden Gefässe.
- c, c) Die Gefässe um den Centralkanal.

XVIII.

Querschnittsbild vom Wirbelkanal mit den Hüllen und dem Marke (Gegend der vorderen Extremitäten, schematisch).

- a) Wirbelknochen; nach innen davon eine Knorpelschichte.

- b) Chorda.
- c) Knorpel.
- d) Periostschichte.
- e) Quer durchschnittener Nerv.
- f) Knochenvorsprung, Ansatzpunkt der Meningen.
- g) Bindegewebe und Fett.
- h) Dessgleichen mit eingelagerten Gefässen.
- i) Aeussere Meninx.
- k) Innere Meninx.
- l) Das Rückenmark.



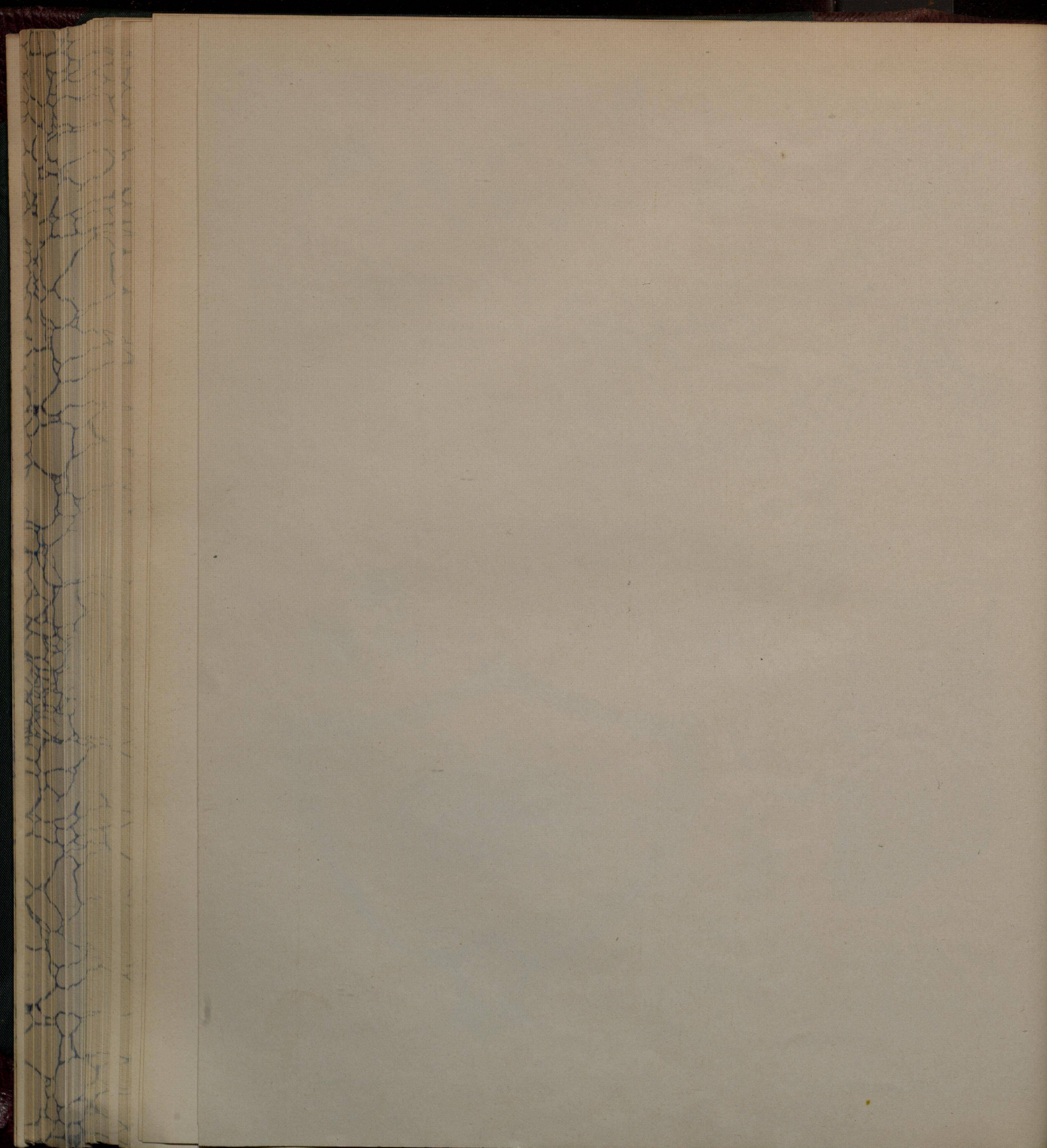




Fig. XII.

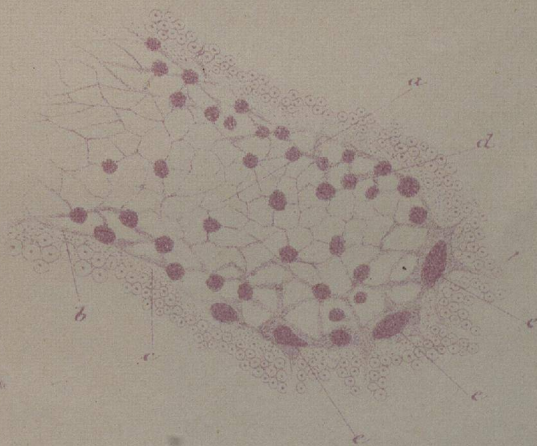


Fig. XIII.

