Beiträge

zur

Kenntnis der Nervenfasern.

Von

Theodor Boveri.

Mit 2 Tafeln.

(Aus dem histiologischen Laboratorium zu München.)

Beiträge zur Kenntnis der Nervenfasern.

Die nachstehenden Untersuchungen wurden zum grössten Teil während des Winter- und Sommersemesters 1883/84 im hiesigen histiologischen Laboratorium angestellt. Sie erstrecken sich sowohl auf die peripheren markhaltigen Nervenfasern, als auch auf die specifischen Fasern des sympathischen Systems und jene des Olfactorius. Ich beginne die Darstellung mit den ersteren.

I. Die periphere markhaltige Nervenfaser

A. der Amphibien und höheren Wirbeltiere.

Die folgenden Ergebnisse beziehen sich der Hauptsache nach auf die Fasern des Frosches; allein einzelne Control-Untersuchungen berechtigen zu der Annahme, dass dieselben im wesentlichen auch für die Nervenfasern der höheren Wirbeltiere Geltung haben.

Methode der Untersuchung.

Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildeten die Silberniederschläge, wie sie durch Behandlung mit schwacher Höllensteinlösung an frischen Nervenfasern hervorgerufen werden können. Das Bestreben, die mannichfaltigen Bilder, die sich dabei zeigen, aus dem Bau der Fasern zu erklären, führte dazu, dieselben an der Hand anderer Methoden zu studieren. Da sich jedoch an der intakten Faser, mag sie nun im lebenden Zustand oder nach Behandlung mit irgend einer conservierenden Flüssigkeit untersucht werden, nur ein sehr mangelhafter Einblick in die inneren Strukturverhältnisse gewinnen lässt, schlug ich ein Verfahren ein, das im hiesigen histiologischen Laboratorium bereits früher

bei den Untersuchungen des Herrn A. Maley [1]) sich bewährt hatte. Dasselbe besteht in der Anfertigung möglichst dünner Längsschnitte durch in Osmiumsäure gehärtete Nervenstämme. Die Methode an und für sich wurde, soviel mir bekannt, zuerst von Key und Retzius [2]) benützt; allein sie diente diesen Forschern weniger zum Studium der Nervenfasern selbst, als vielmehr dazu, das Verhalten des Endoneuriums zu zeigen.

Soll die erwähnte Methode vor Zupfpräparaten einen Vorteil gewähren, so müssen die Schnitte so dünn sein, dass dadurch zugleich die einzelnen Nervenfasern in Längsschnitte zerlegt werden. Bei der gegenwärtigen Vollkommenheit der Schneidetechnik ist denn nun auch diese Forderung nicht schwierig zu erfüllen. Ich verfuhr folgendermassen: Der einem frisch getöteten Frosch rasch und möglichst ohne Zerrung ausgeschnittene Nervus ischiadicus wurde, nach Ranvier's Vorschrift ausgespannt, auf etwa vier Stunden in eine $^1/_2$ %ige Lösung von Ueberosmiumsäure gebracht, dann einige Stunden in destilliertem Wasser ausgewaschen und nun in 90 %igem Alkohol nachgehärtet. Dem so behandelten Nerven wurde eine etwa 6 mm lange möglichst gerade Portion entnommen, 24 Stunden in einer conc. wässerigen Lösung von Säure-Fuchsin gefärbt und hierauf ebenso lange in absolutem Alkohol ausgewaschen. Zum Behuf des Schneidens wurde das Objekt in Paraffin eingebettet. Zur Orientierung, die natürlich eine möglichst genaue sein muss, benutzte ich den vortrefflichen hiezu construierten Apparat von Jung, der die minimalsten Aenderungen der Richtung mit Leichtigkeit ausführen lässt. Greift die Schneide des Messers das cylindrische Objekt in der ganzen Länge einer Mantellinie an und gelingt es nun, bei Drehung der Mikrometerschraube um 3 — 4 Teilstriche (an dem Jung'schen Mikrotom) Schnitte zu erhalten, so werden dieselben dem gewünschten Zweck vollkommen entsprechen.

Bevor ich daran gehe, eine Beschreibung der so erhaltenen Bilder zu geben, möchte ich mich etwas eingehender über die Zuverlässigkeit

---

1) Kupffer, Ueber den „Axencylinder" markhaltiger Nervenfasern. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Cl. d. k. bayer. Ak. d. Wiss. 1883. Heft III. Maley, Zur Kenntnis d. markhaltigen Nervenfasern Inaug.-Dissertation. München 1883.

2) Key und Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1876.

derselben aussprechen. Seit Ranvier's epochemachenden Arbeiten hält man die Osmiumsäure bei richtiger Anwendung wohl allgemein für ein vollkommenes Fixationsmittel der Nervenfasern und speciell der Markscheide. Da sich nun durch diese Säure sehr verschiedene Bilder der Markscheide hervorrufen liessen, so wurden darauf auch verschiedene Anschauungen über die Struktur derselben begründet (Lantermann [1]), Golgi [2]). In neuester Zeit suchte Pertik [3]) in einer sehr wertvollen Arbeit über Myelin und Nervenmark diese verschiedenen Erscheinungen in einheitlicher Weise zu erklären. Er gelangt zu dem überraschenden Resultat, dass sich die Osmiumsäure nicht direkt mit dem Nervenmark verbindet, sondern nur unter Auftreten von Myelinformationen [4]), so dass bei einer vollständigen Fixation das Nervenmark in toto jenen Umformungsprozess durchgemacht haben muss. Dann erst wird es in Form kleiner schwarzer Körnchen fixiert. Diesem Resultat muss ich widersprechen, d. h. ich muss behaupten, dass die Osmiumsäure im Stande ist, das Nervenmark direkt zu fixieren. Ich verweise dabei auf Fig. I. Taf. I. Die hier gegebenen Abbildungen sind alle drei ein und demselben Präparate entnommen, einem Schnitt, der in der oben beschriebenen Weise angefertigt worden war. Fig. I. a. gehört einer Faser an, die ganz an der Peripherie des Nerven gelegen ist, c. einer solchen aus der Achsengegend, b. liegt zwischen beiden. Hier lässt sich also die Wirkungsweise der Osmiumsäure in ihren einzelnen Stadien verfolgen. Und zwar sind diese nicht etwa nach der Zeit zu unterscheiden, während welcher die einzelnen Fasern der Säurewirkung ausgesetzt waren, sondern vielmehr nach den verschiedenen Concentrationsgraden, in denen die Osmiumsäure mit jeder Faser in Berührung kam. Die peripher gelegenen Fasern wurden sofort von einer 0,5 %igen Lösung bespült; je näher eine Faser der Achse lag, in desto verdünnterem Zustand kam die Säure mit ihr in Berührung.

---

1) Lantermann, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIII.

2) Golgi, Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali. Arch. per le scienze med. 1881.

3) Pertik, Untersuchungen über Nervenfasern. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XIX.

4) Zum Verständnis des Folgenden sei bemerkt, dass Pertik in zweckmässiger Weise scharf zwischen Nervenmark und Myelin unterscheidet; das letztere ist eine bei der Verflüssigung auftretende Form des Nervenmarks, dieses demnach eine myelinogene Substanz.

Pertik gibt nun richtig an, dass mit steigender Verdünnung der Lösung die Entwicklung von Myelinformationen zunehme und dass der Charakter derselben sich mehr und mehr demjenigen nähere, der bei reiner Wasserwirkung erscheint. Daraus scheint mir aber direkt zu folgen, dass nicht die Osmiumsäure die Bedingung für das Auftreten der Myelinformation abgibt, ja dass sie im Gegenteil demselben geradezu hinderlich ist, sondern dass es sich hier um die Wirkung des Wassers handelt, neben dem die Säure immer weniger zur Geltung kommen kann. Ihre Beteiligung an dem Umformungsprozess scheint sich nur darin zu äussern, dass sie die Wirkung des Wassers je nach ihrer Stärke in bestimmter Weise modificiert.

Pertik stützt sich wesentlich darauf, dass bei vollkommener Fixation die Markscheide aus einer dunkel schwarzen, harten, brüchigen Masse bestehe, dass sie bedeutend verschmälert und unregelmässig gerunzelt sei, Erscheinungen, die durch die Zerstörung von Myelinformationen hervorgerufen sein sollten. Allein diese Angabe ist nicht unbedingt richtig. Es gibt vielmehr auch eine vollständige Fixation, bei der die Markscheide weder verschmälert, noch gerunzelt, noch brüchig ist, sondern wo sie vollkommen sowohl die Formen und Dimensionen, als auch das ganz homogene Aussehen der lebenden Faser bewahrt (Fig. I. a.). Dass aber eine solche Faser jenen ganzen die Form so bedeutend alterierenden Umwandlungsprozess durchgemacht und schliesslich doch ihre alte Form wieder erlangt habe, das wird wohl niemand glauben. Hier haben wir demnach ohne Zweifel eine direkte Fixation des Nervenmarkes vor uns. Solche Fasern scheint Pertik nicht zu Gesicht bekommen zu haben und es ist dies bei dem Verfahren, das er zur Erlangung normaler Bilder einschlug, auch leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass bei einem in der beschriebenen Weise behandelten Frosch-Ischiadicus kaum die zwei äussersten Faserlagen ein vollkommen normales Aussehen zeigen.

Während ich mit den Deutungen, die Pertik den Bildern Golgi's und Lantermann's gibt, insofern übereinstimme, als auch ich dieselben auf die Entwicklung von Myelinformationen zurückführe, glaube ich ihm in Bezug auf die nähere Begründung in einigen Punkten widersprechen zu müssen. Pertik bildet in Fig. IV. eine Faser ab, die ungefähr mit meiner Fig. I. b. übereinstimmt und in der er, wie nebenbei bemerkt sein mag, die nor-

male Struktur vollkommen erhalten sieht. Die Markscheide beschreibt er hier als aus einer homogenen farblosen (myelinogenen) Grundsubstanz mit dicht eingelagerten durch Osmiumsäure geschwärzten Körnchen bestehend. In der That kann die intakte Faser leicht diesen Eindruck hervorrufen. Dünne Schnitte jedoch lehren (Fig. I. b.), dass gerade umgekehrt farblose Punkte oder Tröpfchen in eine homogenegrau gefärbte Masse eingelagert sind, so dass sich dieses Verhalten direkt an das von Lantermann beschriebene anreiht, wo grössere ungefärbte Tropfen durch eine graue ebenfalls homogene Zwischensubstanz getrennt sind (Fig. I. c.). Zwischen beiden Bildern finden sich alle Uebergänge. Nach Pertik, der in den geschwärzten Partien die am meisten umgeformten sieht, wären die genannten Erscheinungen nur so zu erklären, dass entweder bei der Umwandlung des Markes in Myelin je nach der Concentration der Säure kleinere oder grössere annähernd runde Portionen des Markes zurückblieben, oder aber, dass zunächst alles Mark in Myelin umgewandelt werde und dass die Osmiumsäure bei der Fixierung rundliche Inseln dieser Substanz gleichsam ausspare. Die letztere Annahme ist ganz undenkbar, die erstere aber zum mindesten unwahrscheinlich. Viel plausibler erscheint es, dass sich die entstehende Myelinformation in Form kleinerer oder grösserer Tröpfchen in dem noch unveränderten Marke absetzt, so dass also bei den erwähnten Bildern der grau gefärbte Teil das am wenigsten modificierte Mark darstellen würde, ein weiterer Grund für die Annahme einer direkten Fixierung des Markes durch die Osmiumsäure.

Was Pertik's Versuche an den myelinogenen Extracten betrifft, so scheinen mir dieselben gleichfalls nicht einwurfsfrei zu sein. Sicherlich vernachlässigt er auch hier die Wasserwirkung zu sehr. Um ein reines Resultat der Osmiumsäurewirkung zu erhalten, müsste man mit wasserfreien Dämpfen dieser Substanz arbeiten. Lässt man solche auf isolierte frische Nervenfasern einwirken, so rufen sie durchaus keine Myelinformationen hervor, sondern fixieren das Mark direkt und ohne Veränderung mit gleichmässiger homogener Graufärbung.

Ich glaube demnach behaupten zu dürfen, dass die Osmiumsäurelösung bei richtiger, d. h. solcher Concentration, bei der nicht nebenbei das Wasser zur Wirkung kommen kann (zwischen 0,5 und 1%) und bei

direkter Einwirkung die Markscheide lebender Fasern so zu conservieren vermag, dass wir aus den so erhaltenen Bildern sichere Schlüsse auf die normale Form und Struktur derselben ziehen dürfen. Mit viel geringerer Bestimmtheit lässt sich dies für den Achsencylinder behaupten; denn hier fehlt uns die Controle der Beobachtung im lebenden Zustand. Ich werde auf diesen Punkt unten noch einmal zurückkommen und wende mich nun zur Beschreibung der einzelnen Faserbestandteile, wie sie an den Längsschnitten sich darstellen.

a. Ergebnisse der Längsschnitte.

Hinsichtlich der Schwann'schen Scheide scheinen seit Ranvier [1]) die meisten Forscher darin übereinzustimmen, dass dieselbe aus annähernd gleich langen Hohlcylindern besteht, die unter eigentümlichen Modificationen (Ranvier'che Einschnürung) durch Kittsubstanz mit einander vereinigt sind. Boll [2]) und Rawitz [3]) stehen allerdings dieser Anschauung entgegen, indem sie die Schwann'sche Scheide continuirlich über die Schnürstelle hinwegziehen lassen. Da jedoch einerseits Boll seine Angabe nicht auf direkte Beobachtung stützt, sondern daraus ableitet, dass der unter gewissen Umständen in den Nervenfasern auftretende „Markstrom" stets die Einschnürung passiert und nie an derselben austritt, eine Thatsache, die für die Continuität der Schwann'schen Scheide durchaus nicht beweisend ist, andererseits Rawitz zwar direkte Beobachtungen ins Feld führt, diese aber, wie seine Zeichnungen lehren, sich nicht wirklich auf die Schwann'sche Scheide, sondern auf den (durch Silberbehandlung häufig geschwärzten) Zwischenraum zwischen zwei eng aneinander liegenden Fasern beziehen, so kommen die Angaben dieser Autoren gegenüber dem übereinstimmenden Resultate der übrigen Beobachter nicht in Betracht.

Wenn es deshalb als feststehend gelten kann, dass die Schwann'sche Scheide von Strecke zu Strecke unterbrochen und dadurch in getrennte Segmente zerlegt wird, so ist doch die bisher geltende Annahme, dass

---

1) Ranvier, Recherches sur l'Histologie et la Physiologie des Nerfs. Arch. de Phys. Tom. IV. 1872.

2) Boll, Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1877.

3) Rawitz, Archiv für Anatomie und Physiologie. 1879.

jede ein solches Segment darstellende Membran durch diese Unterbrechungen ihr Ende finde, dass sie also, mit anderen Worten, an den Schnürstellen einfach aufhöre, nicht richtig. Vielmehr wendet sich jede dieser Membranen an den beiden zugehörigen Einschnürungen nach Innen und bekleidet nun die Innenfläche der Markscheide ebenso, wie sie als Schwann'sche Scheide deren Aussenfläche überzieht. Der Umschlagsrand ist an allen gut getroffenen Einschnürungen deutlich wahrzunehmen, wie Fig. II. u. III. (Taf. I.) lehren, von denen ich nach dem oben Gesagten kaum zu erwähnen brauche, dass II. direkt von der angewandten Säurelösung getroffen wurde, während bei III. die Wirkung des Wassers bereits stark zur Geltung kam. Auch die nächste Fortsetzung nach Innen lässt sich leicht constatieren, da sie, selbst an den bestconservierten Fasern, niemals dem Marke unmittelbar anliegt (Fig. II.). Schwieriger dagegen ist es, den weiteren Verlauf zu verfolgen. Hier lässt sich im Allgemeinen nur erkennen, dass das grau gefärbte Mark durch eine scharfe, rot gefärbte Contour begrenzt wird, was übrigens ganz in gleicher Weise auch für die Schwann'sche Scheide gilt. Jene Fasern jedoch, auf die das Wasser bereits stärker modificierend eingewirkt hat, zeigen an den Stellen, an denen dieser Einfluss sich in erster Linie geltend macht, — nämlich in der Nähe der Einschnürung und an den Grenzen der Lantermann'schen Segmente — die genannte Contour so deutlich vom Marke abgehoben (Fig. III. u. I. c.), dass sich dieselbe dadurch mit Evidenz als eine isolierbare Membran erweist, die die ganze Innenfläche des Markes überzieht. Die Schwann'sche Scheide besteht demnach aus den an einander gereihten äusseren Blättern vollständig in sich geschlossener Membranen von der Form zweier concentrisch in einander gesteckter, an beiden Enden in einander übergehender cylindrischer Röhren [1]).

Damit erledigt sich auch der Widerspruch, der hinsichtlich des Schnürringes (anneau constricteur, Ranvier) die Literatur beherrscht, indem derselbe einerseits als Verdickungsring der Schwann'schen Scheide erklärt wird, während er sich andererseits durch seine Schwärzung in

1) Es soll damit jedoch nicht gesagt sein, dass die innere Membran in ihrem Verhalten mit der Schwann'schen Scheide vollkommen übereinstimme; vielmehr lässt sich im Gegenteil das Eine mit Sicherheit behaupten, dass sie in Bezug auf ihre Resistenz gegen mechanische Eingriffe der Schwannschen Scheide bedeutend nachsteht.

Silbernitrat als Kittlinie dokumentiert. Nach dem Gesagten kann der Schnürring nichts anderes sein, als der optische Ausdruck des bald breiteren, bald fast verschwindenden Zwischenraumes zwischen den Umschlagsrändern, durch welche je zwei an einander stossende Segmente der Schwann'schen Scheide mit den zugehörigen inneren Membranen in Verbindung stehen.

Soll es sich darum handeln, die beschriebene Membran zu benennen, so ist zu erwähnen, dass dieselbe bereits einen Namen besitzt, indem sie unzweifelhaft mit der „Achsencylinderscheide" Kuhnt's [1]) und wahrscheinlich auch mit jener Hans Schultze's [2]) identisch ist. Allein diese Bezeichnung ist nach dem Gesagten gewiss unpassend; denn die in Rede stehende Membran gehört entschieden zur Markscheide und nicht zum Achsencylinder. Da es bei der Wahl eines neuen Namens wünschenswert erscheint, dass in demselben die Beziehungen zur Schwann'schen Scheide (dem Neurilemm) zum Ausdruck gelangen, so möchte ich die Benennung „inneres Neurilemm" vorschlagen und davon die Schwann'sche Scheide künftighin als „äusseres Neurilemm" unterscheiden. Ich werde im Folgenden diese Ausdrücke gebrauchen.

Es würde sich hier naturgemäss die Frage anschliessen, ob auch die „innere Hornscheide" (Ewald und Kühne) mit dem inneren Neurilemm identisch sei. Da sich diese Frage jedoch besser im Anschluss an das Horngerüst der Markscheide erörtern lässt, verschiebe ich ihre Besprechung bis dahin und gehe zur Betrachtung der Markscheide über.

Drei Punkte kommen hier in Betracht: einmal das Verhalten des Markes an der Einschnürung, dann die Frage nach der Praeexistenz und den Bedingungen der Lantermann'schen Segmente und endlich die in der letzten Zeit so eifrig discutierte Markstruktur.

Zugleich mit der Entdeckung der Einschnürungen teilte Ranvier die Beobachtung mit, dass an diesen Stellen die Markscheide stets unterbrochen ist. Ja, diese Angabe bildete sogar den wesentlichsten Teil seiner Befunde; denn hauptsächlich hierauf stützte er seine Anschauungen von der morphologischen und physiologischen Bedeutung jener merkwürdigen Stellen. Obgleich

---

1) Kuhnt, Die peripherische markhaltige Nervenfaser. Arch. für mikr. An. Bd. XIII.

2) H. Schultze, Achsencylinder und Ganglienzelle. Arch. für An. und Entw. 1878.

die Discontinuität des Markes von den späteren Beobachtern im Allgemeinen bestätigt wurde, behaupteten doch einige Autoren, zuerst A. Key und G. Retzius [1]), dann auch Rouget [2]) und Kuhnt [3]), dass es neben diesen „vollständigen" Einschnürungen auch „unvollständige" gebe, d. h. solche, bei denen die Markscheide durch die Schnürstelle zwar verschmälert, aber nicht völlig unterbrochen werde. Ranvier [4]) suchte daraufhin vermittelst eines Experimentes darzuthun, dass solche unvollständige Einschnürungen durch starke Pressung der Markscheide hervorgerufene Kunstprodukte seien. Dass Ranvier von Anfang an im Rechte war, das kann nach dem oben geschilderten Verhalten des Neurilemms nicht mehr zweifelhaft sein; nachdem es sich gezeigt hat, dass jedes zwischen zwei benachbarten Einschnürungen gelegene Segment der Markscheide von einer vollkommen geschlossenen Membran umhüllt wird, müssen die unvollständigen Einschnürungen als normale Bildungen aufgegeben werden. Ich möchte übrigens bezweifeln, dass die von den oben genannten Autoren als normal beschriebenen und von Ranvier künstlich hergestellten „unvollständigen" Einschnürungen wirklich solche waren. Aller Wahrscheinlichkeit nach reichte eben in diesen Fällen das Mark von beiden Seiten her so dicht an die Schnürstelle heran, dass die minimale Unterbrechung sich der Beobachtung entzog, ein Verhalten, das dem normalen durchaus nicht so ferne steht, als gewöhnlich angenommen zu werden scheint. Fast sämmtliche Angaben nämlich über die Endigungsweise des Markes an der Einschnürung sind unrichtig. Es rührt dies von dem unbedingten Vertrauen her, das man den Osmiumsäurepräparaten in dieser Hinsicht schenkte, während doch, wie wir oben gesehen haben, von einem mit diesem Fixationsmittel behandelten Nervenstamm nur die ganz peripher gelegenen Fasern ihr normales Aussehen bewahren, die übrigen aber um so stärker verändert sind, je näher sie der Achse des Nerven liegen. So wurden als normale Bilder meist solche gezeichnet, an denen das Mark nach einer leichten Anschwellung in nicht unbeträchtlicher Ent-

1) Key und Retzius, Nordiskt Medicinskt Arch. Bd. IV. 1872, übersetzt im Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.

2) Rouget, Développement des nerfs etc. Arch. de Physiologie. 1875.

3) Kuhnt, l. c.

4) Ranvier, Leçons sur l'Histologie du Système nerveux.

fernung vom Schnürring entweder mit scharfem convexen Rand oder allmählich sich verlierend endet, — Bilder, deren Entstehung auf die Wirkung des Wassers zurückzuführen ist, indem dieses das Mark teils von der Schnürstelle zurückdrängt, teils in Myelinformationen überführt. Das thatsächlich normale Verhalten finde ich nur bei Boll[1]) richtig gezeichnet. Das Mark endigt in der Weise, dass es, stets dem äusseren Neurilemm dicht angeschmiegt, sich allmählich zu einer scharfen Kante auszieht, die sich deutlich bis an den Umschlagsrand verfolgen lässt (Fig. II.). Indem nun das innere Neurilemm dieser Verschmälerung der Markscheide nicht folgt, bleibt zwischen beiden ein ringförmiger Raum übrig, von dem ich nicht angeben kann, wie er ausgefüllt ist. Wie man sieht, stimmt die Endigungsweise des Markes an der Einschnürung mit jener der Lantermann'schen Segmente wesentlich überein, was auch nicht zu verwundern ist, wenn man bedenkt, dass das Ende des interannulären Markcylinders ja zugleich das Ende eines Lantermann'schen Segmentes darstellt.

Die Praeexistenz der hier erwähnten Markabschnitte ist noch immer nicht allgemein anerkannt. Man suchte die Entscheidung durch Untersuchung der lebenden Faser zu gewinnen, allein mit widersprechendem Resultat; denn während die einen Beobachter die Trennungslinien der Segmente deutlich wahrnahmen, konnten andere keine Spur davon entdecken. Und wenn deshalb den ersteren eingewendet werden konnte, sie hätten überhaupt keine normalen Fasern zu Gesicht bekommen, so lässt sich den letzteren, (die Richtigkeit ihrer Beobachtung vorausgesetzt) erwidern, dass eine Abgrenzung des Markes in einzelne Stücke, wenn auch an der intakten Faser unsichtbar, so doch vorhanden sein könnte. Eine Entscheidung auf diesem Wege dürfte demnach wohl kaum zu erreichen sein. Dagegen scheint mir eine andere Erwägung einfach zum Ziel zu führen. Existieren die Lantermann'schen Segmente an der lebenden Faser, so können als Bedingungen für dieselben nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen. Die eine ist die, dass jedes Segment für sich ein abgeschlossenes Ganze, eine selbständige Individualität darstellt, ohne Neigung, mit den benachbarten Segmenten zusammenzufliessen, eine

1) Boll. l. c.

Möglichkeit, die bekanntlich Lantermann [1]) selbst vertrat, indem er einem jeden seiner Markglieder einen Kern vindicierte und dieselben demnach als Zellen betrachtete. Nachdem wir aber einerseits wissen, dass Lantermann sich in diesem Punkte getäuscht hat, und da andererseits jenes Reagens, welches die Grenzen dicht an einander gereihter Gewebsindividuen mit Sicherheit hervortreten lässt, nämlich das salpetersaure Silber, an frischen Nervenfasern durchaus nicht im Stande ist, eine Abgrenzung des Markes in einzelne Abschnitte darzuthun, so bleibt nur noch die andere Möglichkeit übrig, dass nämlich die Segmentierung eine Folge von Membranen oder mindestens Schichten andersartiger Substanz ist, welche die ganze Dicke des Markes in schräger Richtung durchsetzen. Und so verhält es sich in der That, wie dies zuerst Kuhnt [2]) nachgewiesen hat, der zwischen seiner Achsencylinderscheide und der Schwann'schen Scheide trichterförmige Membranen ausgespannt sah und als „Zwischenmarkscheiden" beschrieb. Ich kann seine Angaben an meinen Präparaten vollkommen bestätigen (Fig. I.). Dabei lässt sich Folgendes constatieren. An den Längsschnitten der am besten conservierten Fasern kann man zunächst von den Lantermann'schen Segmenten gar nichts wahrnehmen, das Mark scheint vielmehr die ganze Strecke von einer Einschnürung bis zur nächsten ohne jegliche Unterbrechung auszufüllen. Erst bei Anwendung stärkster Vergrösserung und, wenn man das Augenmerk speciell auf diesen Punkt richtet, erkennt man, wie in unregelmässigen Abständen von der Contour des äusseren Neurilemms zu der des inneren eine feine rot gefärbte Linie das Mark in schräger Richtung durchzieht und wie derselben auf der anderen Seite eine ebensolche, aber entgegengesetzt verlaufende Linie entspricht (Fig. I. a.). Dies sind die Durchschnitte der Zwischenmarkscheide Kuhnt's. Das Mark liegt derselben beiderseits ebenso dicht an, wie dem Neurilemm. Wenn also die Grenzen der Segmente an der lebenden Faser überhaupt sichtbar sind, so können sie nicht als wirkliche Spalten, sondern nur als ganz feine Linien sich darstellen, wie dies von allen Autoren nur Boll richtig gezeichnet hat. Das rasche Auftreten der „Einkerbungen" zwischen den

1) Lantermann, Arch. für mikr. An. XIII.

2) Kuhnt, Die Zwischenmarkscheide der markhaltigen Nervenfasern. Med. Centralblatt. 1876, Nr. 49.

einzelnen Segmenten ist daraus zu erklären, dass sich an den scharf zugespitzten Enden derselben jede das Mark alterierende Einwirkung viel schneller geltend machen kann als im übrigen Verlauf. Auch an den mit Osmiumsäure behandelten Fasern treten schon in geringer Tiefe des Nerven die Einkerbungen auf und liefern Bilder (Fig. I. b.), die fast allgemein als normale ausgegeben werden. In noch grösserer Tiefe haben sich die einander zugekehrten Endflächen der Segmente noch weiter von einander entfernt. Da bei diesem Vorgang die Zwischenmarkscheiden ihre ursprüngliche Lage annähernd beibehalten, lassen sie sich nun meist deutlich als selbständige Lamellen erkennen, die continuierlich einerseits an das äussere, andererseits an das innere Neurilemm sich anschliessen (Fig. I. c.). Damit scheint mir aber ihre Existenz vollkommen bewiesen zu sein.

Die häufig zu beobachtenden cirkulären Streifen zwischen den Enden benachbarter Segmente sind mit Pertik als das Resultat einer fibrillären Aufspaltung des Markes anzusehen.

Von sonstigen Angaben, die sich in der Literatur über die Lantermann'schen Segmente finden, ist zunächst diejenige Ranvier's [1]) zu erwähnen, der sich die Segmente durch Schichten von Protoplasma getrennt denkt, das nach seiner Anschauung in dünner Lage jedes interannuläre Marksegment rings umgibt. Diese Vorstellung, die sich wesentlich auf den von Ranvier durchgeführten Vergleich des interannulären Scheidensegments mit einer Fettzelle stützt, muss, obgleich bestimmte Beweise für dieselbe nicht beigebracht werden können, doch von vornherein als die am meisten wahrscheinliche bezeichnet werden. Man hätte sich demnach unmittelbar unter dem Neurilemm, und von diesem optisch nicht zu trennen, eine äusserst feine Lage von Protoplasma zu denken, welches, die Form des Neurilemms wiederholend, aus einem äusseren und inneren Blatt besteht, die durch trichterförmig durch die Markscheide ausgespannte Lamellen mit einander in Verbindung stehen. Eine abweichende Anschauung vertritt Koch [2]), indem er auf Grund einer mit Chloroform

1) Ranvier, Leçons etc.

2) L. Gerlach, Zur Kenntnis der markhaltigen Nervenfaser. Tageblatt der 51. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Cassel 1878, und: Koch, Ueber die Marksegmente der doppelcontourierten Nervenfasern und deren Kittsubstanz. Inaug.-Diss. Erlangen 1879.

combinierten Silberbehandlung die Lantermann'schen Segmente durch eine Kittsubstanz getrennt sein lässt. Dass sich an der frischen Faser eine Kittsubstanz nicht nachweisen lässt, habe ich oben bereits erwähnt; wie aber jene Niederschläge aufzufassen sind, die durch Combination der Silberlösung mit anderen Reagentien hervorgerufen werden, das werde ich unten bei Besprechung der Silberbilder näher erörtern. Es wird sich dabei zeigen, dass die Koch'schen Silberlinien eher für als gegen die Existenz einer membranösen Zwischenmarkscheide sprechen.

Endlich ist hier noch die Angabe Rumpf's [1]) zu betrachten, der die Zwischenmarkscheiden als geschlossene Membranen in Abrede stellt. Nach ihm werden dieselben durch Hornbälkchen vorgetäuscht, die in schräger Richtung zwischen den beiden „Hornscheiden" ausgespannt sind. Der Zerfall des Markes in die Lantermann'schen Segmente aber soll dadurch bedingt sein, dass das Mark durch die Wirkung der Reagentien schrumpfe und nun an diesen Stellen der geringsten Cohaesion auseinanderweiche. Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, dass so regelmässige Gebilde wie die Lantermann'schen Segmente durch Schrumpfung entstanden sein könnten, ist hervorzuheben, dass die Präparate, auf die Rumpf seine Anschauung stützt, nämlich Fasern, aus denen das Mark ausgeflossen ist, für diese Verhältnisse nicht massgebend sein können. An diesen Fasern sind eben die dünnen Membranen, deren Resistenz man sich beliebig gering denken kann, von dem Markstrom einfach zerrissen worden und ihre Ueberreste können nun leicht den Eindruck eines Bälkchenwerks hervorrufen, wie es Rumpf beschreibt. Dass Rumpf nicht zu dieser einfachen Erklärungsweise geführt wurde, lässt sich aus seinen theoretischen Anschauungen verstehen. Eine geschlossene Zwischenmarkscheide wäre für ihn eine „Hornscheide", die von dem Markstrom nicht passiert werden könnte. Wie wenig stichhaltig eine solche Deduktion ist, wird sich unten zeigen.

Als Thatsachen, die der Rumpf'schen Darstellung direkt widersprechen, habe ich zu erwähnen: 1) dass ich in allen Fällen, in denen ich an den Längsschnitten die Zwischenmarkscheide auf der einen Seite fand, sie auch auf andern constatieren konnte, und dass die rot gefärbte

1) Rumpf, Zur Histologie der Nervenfaser und des Achsencylinders. Unters. aus dem phys. Inst. d. Univ. Heidelberg. II. 2.

Linie, als welche dieselbe an den Längsschnitten erscheint, stets vom äussern Blatt des Neurilemms zum innern continuierlich verfolgt werden kann, 2) dass an Nervenfasern, aus denen das Mark ausfliesst, das Ausströmen sich, wie bereits Pertik richtig erkannte, zunächst auf das durchschnittene Lantermann'sche Segment beschränkt, während das zweite erst langsam seine schräge Endfläche gegen das Schnittende hervorwölbt und dann plötzlich sich dem Strom des vorhergehenden anschliesst. Beide Thatsachen sind nur dann verständlich, wenn die Segmente durch geschlossene Lamellen von einander geschieden sind.

Wir kommen nun in unseren Betrachtungen zu der Frage, ob die Markscheide ausser dem beschriebenen Aufbau aus einzelnen Segmenten noch feinere Strukturverhältnisse erkennen lässt, d. h. ob der kleinste natürlich abgegrenzte Markabschnitt, den wir bisher kennen gelernt haben, nämlich das Lantermann'sche Segment, abermals aus einzelnen, sei es gleichartigen oder verschiedenartigen Elementen sich zusammensetzt. Prüfen wir in Bezug auf diese Frage die Längsschnitte und zwar jene Bilder, wo wir eine direkte Einwirkung der Osmiumsäurelösung in voller Concentration auf die lebende Faser voraussetzen dürfen, so erscheint an den dünnsten Schnitten bei bester Beleuchtung und bei Anwendung der stärksten Vergrösserung das Mark als eine ganz homogene graublau gefärbte Substanz, in der sich von den beschriebenen Strukturen nicht das Geringste erkennen lässt.

Da nun durchaus kein Grund dafür vorliegt, dass Struktureigentümlichkeiten der lebenden Faser durch die beschriebene Behandlungsweise zerstört worden seien oder dass dieselben an solch dünnen Schnitten sich der Beobachtung entziehen könnten, so stehe ich nicht an, das Nervenmark innerhalb jener Dimensionen, die unserem Auge zugänglich sind, für eine vollkommen homogene Substanz, alle darin beschriebenen Strukturverhältnisse aber als Kunstprodukte zu erklären.

Hinsichtlich der Frage, wodurch dieselben hervorgerufen werden, muss ich vor allem auf die schon einige Male citierte Arbeit Pertik's verweisen, der hier den Nachweis führt, dass die von Mauthner [1]),

1) Mauthner, Beiträge zur Kenntnis d. morph. Elemente d. Nervensystems. Sitzungsber. der Ak. d. Wiss. Wien, Bd. XXXIX. Es handelt sich hier um die zuerst von M. gemachte Beobachtung, dass die Markscheide an Chromsäurepräparaten eine concentrische Schichtung zeigt.

Lantermann[1]) und Golgi[2]) als normal beschriebenen Markstrukturen sämmtlich nur Modificationen der bei der Verflüssigung des Markes auftretenden Myelinformationen sind, in ihren specifischen Eigentümlichkeiten bedingt durch die Verschiedenheit der Reagentien oder die verschiedene Art ihrer Anwendung. Wie schon oben bemerkt, kann ich die Angaben dieses Autors, soweit meine Erfahrungen über diesen Gegenstand reichen, bestätigen und bin nur in dem einen Punkt abweichender Ansicht, dass ich nicht das angewandte Fixationsmittel als solches für die Ursache der Myelinbildung halte, sondern die damit concurrierende Wasserwirkung, während das erstere meiner Meinung nach nur als formgebender Faktor in Betracht kommt.

Nicht in Zusammenhang mit der Myelinbildung lässt sich dagegen das von Ewald und Kühne[3]) am Marke beschriebene Scheidensystem bringen, das aus zwei die Aussen- und Innenfläche des Markrohrs bekleidenden Membranen, den beiden „Hornscheiden", und einem zwischen denselben ausgespannten, in das Mark eingelagerten Balkenwerk, der „Hornspongiosa" bestehen soll. Die Substanz dieser Scheiden und Stützen des Markes ist wie Hornsubstanzen in Trypsin unverdaulich und wurde deshalb mit dem Namen „Neurokeratin" belegt.

Für die Praeexistenz der genannten Gebilde sprach sich später hauptsächlich Rumpf[4]) aus, gegen dieselbe erklärten sich L. Gerlach[5]), Hesse[6]), Pertik[7]) und Waldstein-Weber[8]), und zwar zum Teil mit so schlagenden Gründen, dass die Ewald-Kühne'sche Lehre dagegen nicht mehr haltbar erscheint.

Die Experimente der genannten Autoren beziehen sich fast ausschliesslich auf das dem Marke eingelagerte Horngerüst. Als Hauptargumente,

---

1, 2) l. c.

3) Ewald und Kühne, Ueber einen neuen Bestandteil des Nervensystems. Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. Bd. I. H. 5.

4) Rumpf, l. c.

5) L. Gerlach, l. c.

6) Hesse, Zur Kenntnis der peripher. markhaltigen Nervenfaser, Arch. für Anat. und Phys. 1879.

7) Pertik. l. c.

8) Waldstein et Weber, Etudes histochimiques sur les tubes nerveux à myéline. Laboratoire d'Histologie du Collège de France 1882.

die gegen die Praeexistenz dieses Balkenwerks beigebracht wurden, sind anzuführen:

1) Das Horngerüst der Markscheide kann nur durch die Alkohol- (und Aether-) Extraktion hervorgerufen werden (Gerlach, Hesse, bestimmt erst von Pertik aufgestellt). Die Angabe Rumpf's, dass dasselbe auch durch Behandlung mit Wasser demonstriert werden könne, bezieht sich auf Myelinformationen, die nach Beendigung des Markstromes innerhalb der Schwann'schen Scheide zurückbleiben (Pertik). Behandelt man solche Fasern nachträglich mit Alkohol, so zeigt sich keine Spur eines der Hornspongiosa vergleichbaren Gerüstes.

2) Die Form des Horngerüstes lässt sich je nach der Anwendungsweise des Alkohols in beliebiger Weise modificieren (Gerlach).

3) Die Hornspongiosa kann auch an ausgeflossenem Nervenmark dargestellt werden (Hesse).

Nach diesen Thatsachen, die ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen vollkommen bestätigen kann und von denen jede für sich allein schon die Existenz eines praeformierten Horngerüstes zu widerlegen im Stande ist, muss die Lehre von Ewald und Kühne dahin modificiert werden, dass sich in inniger Mischung mit dem Nervenmark Substanzen in der Markscheide vorfinden, die durch Entfernung des Fettes mittelst Alkohol und Aether unter der Form eines spongiösen Gerüstes zurückbleiben und zum Teil (Rumpf) in Trypsin nicht verdaut werden können.

Es ist klar, dass nach dem Gesagten auch die beiden Hornscheiden, wenigstens als Membranen des Neurokeratins, fallen müssen. Denn eine Substanz, die mit dem Marke gemengt ist, kann unmöglich die Fähigkeit besitzen, dasselbe als differente Membran zu umschliessen und am Ausfliessen zu verhindern. Die Hornscheiden könnten demnach nur in dem Sinne aufgefasst werden, dass die nicht Fett-artigen Substanzen der Markscheide (Eiweisskörper und Neurokeratin) an der Oberfläche über das Nervenmark stark prävalieren und hier eine dünne Rindenschicht darstellen, — eine Annahme, die nicht unmöglich erscheint, obgleich Beweise für dieselbe bis jetzt nicht vorliegen.

Dass, vom Neurilemm vor der Hand abgesehen, unverdauliche ge-

schlossene Membranen weder an der Innen- noch an der Aussenfläche der Markscheide vorhanden sind, lässt sich durch die Verdauung mit Trypin leicht zeigen. Sobald die Schwann'sche Scheide zerstört ist, tritt das Mark unter Bildung von Myelinfiguren überall seitlich aus, (was bereits Pertik richtig beschreibt und in den Anfangsstadien abbildet,) und unterwirft man solche Fasern nun der Alkoholextraktion, so bleibt nur ein ganz unregelmässig knorriges Bälkchenwerk zurück ohne die geringste Spur einer äusseren oder inneren Scheide; dieser Rückstand der Nervenfaser ist so brüchig, dass er bei der geringsten Berührung zerfällt. Ob Beziehungen zwischen den Bruchstücken und den Lantermann'schen Segmenten vorhanden sind, wie Waldstein und Weber vermuten, konnte ich nicht entscheiden. Man könnte glauben, dass nach der oben dargestellten vollständigen Abgrenzung dieser Segmente im Leben auch das Horngerüst in entsprechender Weise unterbrochen sein müsste. Da jedoch durch die Verdauung die Zwischenmarkscheide zerstört wird und die Marksegmente nun ungehindert in Berührung kommen können, ist es wahrscheinlicher, dass das Horngerüst ein continuierliches ist.

Die Frage nun, wie Ewald und Kühne denn zu der Annahme geschlossener Hornscheiden geführt worden sind, dürfte in folgender Weise zu beantworten sein. Zunächst ist zu erwähnen, dass die Existenz der Hornscheiden ursprünglich nicht durch anatomische Darstellung nachgewiesen wurde, ja, dass für die äussere Hornscheide ein solcher Nachweis überhaupt nie geführt worden ist, sondern dass sie indirekt aus Thatsachen, die verschiedener Erklärung fähig sind, erschlossen wurde. Ewald und Kühne geben an, dass durch Behandlung mit Trypsin die Schwann'sche Scheide und der Achsencylinder verdaut werden, dass aber gleichwohl das Nervenmark nicht ausfliesst, weil es noch von einer zweiten, unverdaulichen Scheide umhüllt wird. Da nun, wie wir im Gegensatz zu dieser Behauptung gesehen haben, nach Verdauung der Schwann'schen Scheide das Mark überall seitlich austritt, so folgt daraus, dass, wie bereits Pertik annimmt, bei den Versuchen der genannten Autoren die Schwann'sche Scheide thatsächlich nicht verdaut war. Die Resistenz dieser Membran gegen das Trypsin ist nämlich durchaus nicht unbeträchtlich, ausserdem aber nach den einzelnen Tiergruppen sehr verschieden. So war die Schwann'sche Scheide der Froschnervenfasern in der Trypsin-

lösung, mit der ich arbeitete[1]), nach zwölfstündiger Einwirkung bei einer Temperatur von 40° an den meisten Fasern noch vorhanden. Waldstein und Weber fanden dieselbe an den Fasern des Kaninchens überhaupt unverdaulich, und das Gleiche kann ich von denen des Hechts mittheilen, wo die ansserordentlich dicke Schwann'sche Scheide nach 48stündiger Einwirkung gänzlich unverändert erscheint, während von den Substanzen der Markscheide nach darauffolgender Alkoholbehandlung nur hie und da noch ein krümeliger Rest aufzufinden ist.

Die Membran also, die bei den Experimenten von Ewald und Kühne das Ausfliessen des Markes verhinderte, war sicherlich keine andere, als die unverdaute Schwann'sche Scheide, das äussere Neurilemm. Da ferner von den Vertretern der Hornscheiden selbst, von Rumpf und Kühne-Steiner[2]), die innere Hornscheide der Achsencylinderscheide Kuhnt's gleichgestellt wird, diese aber, wie ich oben schon hervorgehoben habe, mit dem inneren Neurilemm identisch ist, so glaube ich den Satz vertreten zu können: Die beiden Hornscheiden sind nichts anderes als das äussere und innere Neurilemm. Rumpf hat zwar versucht, an Fasern, die durch Einwirkung des Wassers ihr Mark verloren hatten, neben der Schwann'schen Scheide eine äussere Hornscheide nachzuweisen; aber seine eigene Darstellung lässt erkennen, dass es sich hierbei nur um Myelinreste handelt, die nach der Wasserbehandlung sehr häufig in dünner Schicht an der Schwann'schen Scheide zurückbleiben.

Wir haben im Vorstehenden die Nervenfaserscheide nach ihren einzelnen Bestandteilen betrachtet; bevor wir uns zum Achsencylinder wenden, ist es notwendig, dieselbe mit einigen Worten in ihrer Gesammtheit zu besprechen, d. h. nach ihrer Form und der Form des von ihr umschlossenen Hohlraumes. Die drei Hauptbestandteile der Scheide: das äussere Neurilemm, die Markscheide und das innere Neurilemm, sind, wie wir gesehen haben, in der Weise zu einzelnen Abschnitten vereint, dass je ein Segment des äusseren Neurilemms mit einem entsprechenden des inneren zu einer vollkommen geschlossenen Membran zusammentritt,

---

1) Ich erhielt dieselbe (Glycerin-Auszug des Pankreas) aus dem Laboratorium des Herrn Prof. v. Voit, dem ich hiefür an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

2) Kühne und Steiner, l. c.

welche eine gleich lange Portion der Markscheide in sich birgt. Jedes solche Segment besitzt annähernd die Form eines Hohlcylinders mit constant gleichweitem Lumen; nur an beiden Enden wird dieser Hohlcylinder plötzlich stark verschmälert, und indem sich hier mit in gleicher Weise modificierten Enden die benachbarten Segmente anschliessen, entstehen die Ranvier'schen Einschnürungen, die in ihrer äusseren Gestaltung genugsam bekannt sind. Dagegen liegen über die Art, wie der Achsenraum durch die Einschnürungen beeinflusst wird, bestimmte Angaben nicht vor. Die Längsschnitte (Fig. II.) geben hierüber folgenden Aufschluss: Das innere Neurilemm bewahrt auch in der Schnürstelle annähernd seinen durch die Dicke der Markscheide bedingten Abstand von der Schwann'schen Scheide und wiederholt so gewissermassen die äussere Form der Einschnürung. Der Achsenraum wird dadurch von beiden Seiten her ziemlich rasch beträchtlich verengt, so dass sein Durchmesser an der engsten Stelle nur etwa noch die Hälfte oder den dritten Teil von dem des übrigen Rohres beträgt. Diese am stärksten verengte Stelle nun beschränkt sich nicht, wie dies an der Schwann'schen Scheide zumeist der Fall ist, auf einen schmalen Ring, sondern erstreckt sich noch zu beiden Seiten des Schnürrings auf ein nicht unbeträchtliches Stück, so dass hier der Achsenraum sich abermals, wenn auch nur auf kurze Strecke, als ein Cylinder darstellt. (Fig. II.) Da uns gerade dieser Raum bei den weiteren Betrachtungen noch mehrfach begegnen wird, werde ich denselben, zur Vermeidung von Umschreibungen, fortan kurzweg als „Enge des Achsenraumes“ bezeichnen. Nicht selten ist dieser Raum gerade in der Ebene des Schnürrings wieder etwas erweitert und nähert sich so der Form zweier mit ihren breiten Grundflächen an einander gestellter Kegelstümpfe, ein Verhältnis, das uns bei Besprechung der Silberbilder näher beschäftigen wird. Eine weitere Complikation ist an der Schnürstelle nicht zu erkennen.

Was ich über den Achsencylinder mitzuteilen habe, knüpft zunächst an die zuletzt besprochenen Verhältnisse an. Bekanntlich bestehen gerade über diesen wesentlichsten Teil der Nervenfasern zwischen den einzelnen Autoren die grössten Differenzen, sowohl was seine Struktur betrifft, als auch hinsichtlich seiner Form und Dimensionen, — Differenzen, die sich

eben daraus erklären, dass der Achsencylinder an der lebenden Faser sich der Beobachtung entzieht, durch Einwirkung von Reagentien aber in der verschiedensten Weise verändert wird. Gewiss darf man auch in Bezug auf den Achsencylinder die Osmiumsäure als das sicherste Fixationsmittel ansehen, so dass die in neuester Zeit von Kupffer [1]) und Maley [2]) auf die Wirkung dieser Säure gegründete Darstellung desselben in erster Linie als massgebend zu betrachten ist. Dieselbe lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass der Achsencylinder aus feinsten Fibrillen besteht, die in gleichmässiger Verteilung und in beträchtlichen Abständen von einander den ganzen Achsenraum erfüllen; als interfibrilläre Substanz ist wahrscheinlich eine seröse Flüssigkeit anzunehmen, in der die Nervenfibrillen gleichsam flottieren [3]). Ich kann diese Darstellung vollkommen bestätigen und insofern vervollständigen, als meine Längsschnittpräparate die Fibrillen noch bestimmter, continuierlicher und in viel regelmässiger parallelem Verlauf zu einander erkennen lassen, als dies in den Figuren, die den genannten Abhandlungen beigegeben sind, der Fall ist.

Eine weitere Ergänzung, die ich in Bezug auf die Nervenfibrillen geben kann, betrifft das Verhalten derselben in der Einschnürung. (Fig. II. und III.) Dasselbe lässt sich am einfachsten in der Weise auffassen, dass die Nervenfibrillen passiv der beschriebenen Verengerung des Achsenraumes folgen. Mit Beginn derselben fangen sie an, gegen einander zu convergieren und erscheinen im Bereich der „Enge“ derart zusammengepresst, dass der sonst beträchtliche interfibrilläre Raum nahezu auf Null reduziert wird. Da die verengte Partie des Achsenraums ziemlich schroff in die weite übergeht, ist das Auseinanderweichen der Fibrillen kein allmähliches, sondern ein ganz scharfes, vergleichbar etwa mit dem plötzlichen Divergieren der die Fassung verlassenden Borsten eines Pinsels. Dieses Verhalten, wie überhaupt die Anordnung der Nervenfibrillen, hat bereits Engelmann [4]) nach Silberpräparaten sehr richtig dargestellt.

---

1) Kupffer, l. c. — 2) Maley, l. c.

3) Eine hiemit im Wesentlichen ganz übereinstimmende Darstellung des Achsencylinders hat schon früher Engelmann (Ueber die Discontinuität d. Axencylinders und den fibrillären Bau der Nervenfasern. Pflüger's Arch. Bd. XXII. 1880) auf Grund von Silberpräparaten gegeben. Doch konnten diese Präparate nicht in gleichem Masse als beweisend gelten, wie die durch Quer- und Längsschnitte in Osmiumsäure gehärteter Fasern erzielten.

4) Engelmann, l. c.

Eine Unterbrechung, bez. Verlötung der Fibrillen in der Einschnürung, wie dies der genannte Forscher beschreibt, konnte ich dagegen niemals beobachten; stets liessen sich dieselben continuierlich durch die ganze Enge des Achsenraums hindurch verfolgen. Die Gründe, auf die Engelmann seine Anschauung stützt, nämlich eigentümliche Erscheinungen bei der Versilberung, werden bei Betrachtung der Silberbilder zur Sprache kommen; ebenso das von Ranvier in der Einschnürung am Achsencylinder beschriebene „renflement biconique“, da dasselbe ebenfalls aus Silberpräparaten erschlossen wurde.

Eine Achsencylinderscheide konnte ich nirgends constatieren. Was bisher als solche beschrieben wurde, ist wohl nichts anderes als das innere Neurilemm. In einzelnen Fällen, so für die Achsencylinderscheide Kuhnt's lässt sich diese Identität mit vollster Sicherheit nachweisen. Dass das innere Neurilemm häufig mit dem Achsencylinder isoliert wird, rührt daher, dass die gebräuchlichsten Isolationsmittel (Salpetersäure, sehr verdünnte Chrom- und Osmiumsäure) die Markscheide unter Aufspaltung sehr stark (auf das Doppelte bis Dreifache ihrer Dicke) gegen den Achsenraum vordrängen, wodurch einerseits eine festere Verbindung zwischen dem inneren Neurilemm und dem nun zu einem soliden Stab zusammengepressten Achsencylinder zu Stande kommt, während andererseits der Zusammenhang der Markscheide bedeutend gelockert wird. Ein mechanischer Insult ist daher leichter im Stande, eine Trennung innerhalb der Markscheide, als eine solche zwischen innerem Neurilemm und „Achsencylinder“ herbeizuführen. Es erklärt sich hieraus auch einfach die Thatsache, dass dieser sogenannten Achsencylinderscheide in den meisten Fällen noch Myelinreste, manchmal auch Fetzen der Zwischenmarkscheiden anhaften.

Ausdrücklich heben Kühne und Steiner hervor, dass ihre Achsencylinderscheide von der im Vorstehenden besprochenen verschieden sei. Als Methode zur Darstellung derselben geben sie direktes Zerzupfen frischer Nervenfasern in 0,1%iger Osmiumsäurelösung an. Dadurch soll der Achsencylinder colossal quellen, so dass er, wo er Platz hat, sich auszudehnen, also besonders an Rissstellen, das fünf- bis sechsfache Volumen stärkster markhaltiger Fasern erlangen könne. Dabei sei er von

einer ganz dünnen Membran umhüllt, die sich durch Zusatz von Kalilauge deutlich abhebe.

Ich habe diese Versuche wiederholt und auch Bilder erhalten, die wohl mit den von Kühne und Steiner beobachteten übereinstimmen; aber ich kann dieselben weder für die Quellung des Achsencylinders noch für die Existenz einer specifischen Achsencylinderscheide als beweisend betrachten. Durch die beschriebene Behandlung tritt an der Markscheide jene charakteristische Aufspaltung ein, die Pertik genau beschrieben und in seiner Fig. VI. sehr gut wiedergegeben hat: eine Folge der geringen Concentration der Säure, die neben der Wasserwirkung nur wenig zur Geltung kommen kann und überdies bei der geringen Menge, die bei direktem Zerzupfen Anwendung finden kann, bald aufgebraucht ist. Von wesentlicher Bedeutung nun bei dieser Veränderung der Markscheide ist ihr starkes Aufquellen; sie erreicht sehr rasch das Dreifache ihrer ursprünglichen Dicke und zwar, da die Schwann'sche Scheide sehr wenig nachgiebig ist, auf Kosten des Achsenraumes, der dadurch sehr erheblich verengt wird. Darauf nun scheint mir die von Kühne und Steiner behauptete Quellung des Achsencylinders zu beruhen. Die im Achsenraum enthaltene interfibrilläre Flüssigkeit muss durch den bedeutenden von der Markscheide ausgeübten Druck nach den Stellen des geringsten Widerstandes entweichen, und so wird sie zunächst aus den Schnittenden der Fasern hervordringen, was auch häufig zu beobachten ist, indem sie sich hier durch das vorher ausgetretene Myelin einen deutlich erkennbaren Weg bahnt, der übrigens, soweit meine Beobachtungen reichen, in seinen Dimensionen die des normalen Achsenraumes niemals übertrifft. Ein weiterer Ausweg muss ihr ferner an jenen Stellen geboten sein, wo die Scheiden zerrissen sind. Hier wird zunächst Myelin hervorgetrieben, dann aber sieht man häufig, wie vom Achsenraum ausgehend sich eine breite Bucht hervorwölbt, die von einer dünnen Schicht andersartiger Substanz begrenzt erscheint und, in ihren Dimensionen sehr variabel, nicht selten den Durchmesser starker Fasern mehrfach übertrifft. Auch diese Erscheinung erklärt sich, wie ich glaube, einfach als Folge des starken Druckes, der auf die im Achsenraum enthaltene Flüssigkeit ausgeübt wird. Würde es sich wirklich um eine Quellung des Achsencylinders handeln, so müsste sich doch wohl eine Andeutung

einer fibrillären Struktur an den genannten Ausbuchtungen erkennen lassen; allein dieselben zeigen von einer solchen keine Spur, sondern erscheinen vollkommen klar und homogen. Was nun die Scheide betrifft, die dieselben umhüllen soll, so erscheint es mir von vornherein im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass eine Membran, die ohnedies so dünn sein muss, dass sie an Schnitten nicht wahrgenommen werden kann, die Fähigkeit besitzen soll, sich auf mindestens das Achtfache ihrer ursprünglichen Fläche auszudehnen. Dies aber müsste für die Begrenzungsschicht der beschriebenen Ausbuchtungen der Fall sein, falls in ihr eine Achsencylinderscheide zu erblicken wäre. In den Fällen jedoch, die mir zur Beobachtung kamen, war dies sicher nicht der Fall; die deutlich ausgeprägte und sehr verschieden dicke Grenzcontour war überhaupt nicht der Ausdruck einer Membran, sondern sie ergab sich stets als eine Schicht Myelin, das von der ausquellenden Flüssigkeit vorgedrängt und zu einer dünnen Begrenzungshaut ausgezogen worden war. Diese war stets continuierlich nicht in den Achsenraum, sondern in die Markscheide hinein zu verfolgen, bei Zusatz von Kalilauge aber wurde sie sofort zerstört, womit gleichzeitig die Abgrenzung der Ausbuchtung gegen die umgebende Flüssigkeit vollständig verschwand. Membranartige Anordnung des Myelins ist überhaupt nicht selten zu beobachten und kann leicht zu Täuschungen Veranlassung geben, wie wir bei Betrachtung der äusseren Hornscheide Rumpf's gesehen haben. Sollte aber auch in den von Kühne und Steiner beobachteten Fällen eine wirkliche Membran vorhanden gewesen sein, so müsste doch immerhin noch der Nachweis geführt werden, dass dieselbe nicht dass innere Neurilemm war, was sehr wohl denkbar wäre.

Vor der Hand also glaube ich behaupten zu können, dass für die Annahme einer specifischen Achsencylinderscheide zwingende Gründe nicht vorliegen.

b. Bestätigung der beschriebenen Anordnung des Neurilemms durch andere Methoden.

Nachdem ich an den Längsschnitten den Umschlag der Segmente des äusseren Neurilemms nach Innen und ihren Zusammenhang mit entsprechenden Abschnitten einer die Innenfläche der Markscheide bekleidenden

Membran erkannt hatte, musste ich mich fragen, einmal, ob dieses Verhalten mit allen sonstigen Beobachtungen in Einklang stehe, sodann aber, ob es nicht möglich sei, dasselbe auch auf andere Weise zur Anschauung zu bringen. Dass es sich an der lebenden und überhaupt an der intakten Faser für gewöhnlich der Beobachtung entzieht, kann nicht Wunder nehmen. Denn neben den ungünstigen Lichtbrechungsverhältnissen, welche einen Einblick ins Innere des Markrohres kaum gestatten, kommt noch der Umstand in Betracht, dass das innere Neurilemm im Allgemeinen der Markscheide dicht anliegt, an der Einschnürung aber, wo es sich, wie oben erwähnt, auf kurze Strecke von derselben abhebt, den hier zusammengepressten Nervenfibrillen so enge angeschmiegt ist, dass es als deren Begrenzung aufgefasst werden kann. Eine überzeugende Darstellung an der intakten Faser muss deshalb davon abhängen, ob es gelingt, bei möglichster Schonung der dünnen Membran, erstens die Fibrillen zu entfernen oder zum Schrumpfen zu bringen und zweitens das Mark auf weitere Strecken vom Umschlagsrand zurückzudrängen. Diese Forderung wird erfüllt durch eine Methode, welche, soviel mir bekannt, zuerst von Ranvier zum Studium der Einschnürung empfohlen wurde und die darin besteht, einen dünnen gut ausgespannten Nervenstamm zuerst vier und zwanzig Stunden in physiologische Kochsalzlösung zu bringen und dann erst in Osmiumsäure zu fixieren. Die Kochsalzlösung verändert die Elemente der Fasern in der Weise, dass sie das Mark auf kürzere oder längere Strecke, sei es durch Zurückdrängen oder Verflüssigung, von der Schnürstelle entfernt, während der Inhalt des Achsenraums an den meisten Fasern zu einem soliden Stab zusammenschrumpft. Untersucht man nun die Einschnürung derart modificierter Fasern in Wasser oder Glycerin mit starker Vergrösserung, so bekommt man nicht selten Bilder zu Gesicht, wie ich ein solches in Fig. IV. (Taf. I.) wiedergegeben habe.

Hier liegt das innere Neurilemm gleichsam isoliert vor und lässt nun, abgesehen von unvermeidlichen Formverschiebungen, das gleiche Verhalten erkennen, wie an den Längsschnitten, so dass eine weitere Erläuterung wohl überflüssig ist.

Während es demnach gelingt, auf so einfache Weise die beschriebene Anordnung des Neurilemms zu erkennen, und auch im Uebrigen alle an

den Einschnürungen zu beobachtenden Erscheinungen, so namentlich, wie wir unten sehen werden, die Silberbilder, damit in bester Uebereinstimmung stehen, scheint eine Thatsache sich durchaus nicht damit vereinigen zu lassen, nämlich das Durchtreten des Markes durch die Schnürstelle. Boll [1]) war der erste, der das durch die Einwirkung des Wassers verursachte Ausströmen des Markes aus dem Schnittende der Fasern genauer verfolgte und dabei die Beobachtung machte, dass sich dieser Markstrom nicht nur auf das durchschnittene interannuläre Segment beschränkt, sondern dass auch das Mark des folgenden Segments, nachdem es die Einschnürung passiert hat, sich dem Strom des durchschnittenen anschliesst. Ausser Ranvier haben alle späteren Beobachter (Rawitz [2]), Hesse [3]), Rumpf [4]), Pertik [5]) diese leicht zu constatierende Thatsache bestätigt und in mannichfacher Hinsicht erweitert, sowohl in Bezug auf die Substanzen, welche den Markstrom hervorrufen, als auch bezüglich des näheren Details, das sich dabei erkennen lässt. Besonders hat Pertik das Durchtreten des Markes durch die Schnürstelle eingehender beschrieben.

Es erscheint nun auf den ersten Blick unmöglich, dass bei der Abgrenzung zweier benachbarter interannulärer Marksegmente durch eine doppelte Membran, wie ich dies beschrieben habe, ein Durchtreten des Markes durch die Einschnürung statthaben könne, oder umgekehrt, da das letztere thatsächlich der Fall ist, dass meine Darstellung richtig sei. Und ich selbst wurde, obgleich meine Präparate eine andere Deutung kaum zuliessen, an derselben zweifelhaft. Als ich jedoch mit Rücksicht auf diesen Punkt den Markstrom studierte, fand ich, dass das Durchströmen des Markes unter Erscheinungen sich vollzieht, die mit dem beschriebenen Verhalten des Neurilemms sich vollkommen vereinigen lassen, ja sogar, wie ich glaube, nur aus demselben ihre Erklärung finden können.

Um diese Einzelheiten zu erkennen, ist es nötig, dass man mit starker Vergrösserung und bei guter Beleuchtung arbeite, sodann, dass man Einschnürungen beobachte, die durch die Wirkung des Wassers noch wenig verändert sind, wenn das Durchtreten des Markes beginnt.

Verfolgt man an solchen Schnürstellen den Markstrom, so lässt sich constatieren:

1, 2, 3, 4, 5) l. c.

1) dass das Mark des unverletzten Segments sich niemals in das Strombett des vorhergehenden ergiesst, sondern stets in dessen Achsenraum, wo sich seine Bahn noch auf lange Strecken isoliert verfolgen lässt (vielleicht ist Pertik's Achsen- und Wandstrom hierauf zu beziehen),

2) dass das Mark bei Beginn des Durchtretens sich zunächst ganz langsam und allmählich in den Achsenraum des Segments, in welchem die Strömung bereits stattfindet, ausbuchtet, bis es, bei einem gewissen Punkt angelangt, der an allen Fasern in ziemlich gleicher Entfernung vom Schnürring liegt, kurze Zeit zur Ruhe kommt, um dann ganz plötzlich, ohne dass man irgend einen Impuls hiefür wahrnehmen könnte, in äusserst rasches Strömen zu geraten, das sich nur ganz allmählich wieder verlangsamt.

Ich habe in Fig. V. (Taf. I.) von verschiedenen Fasern jenes Stadium, in dem das Mark sich unmerklich langsam durch den Schnürring hindurch zieht, in den Hauptumrissen skizziert. In c. ist nahezu der Moment erreicht, an dem plötzlich das rasche Strömen beginnt.

Würden nun die beiden Scheiden, welche das Mark umschliessen, continuierlich die Schnürstelle passieren und nur in der Ebene des Schnürrings einander bis zur Berührung genähert sein, — die einzige abweichende Deutung, welche die Längsschnitte, allerdings nicht ohne Zwang, gestatten könnten — so wäre zwar eine Anstauung des Markes vor dieser verengten Stelle denkbar, allein das Mark, welches dieselbe bereits überschritten hat, müsste ungehindert weiterfliessen; sodann aber könnte dasselbe nicht in den Achsenraum dringen, sondern es müsste sich notwendig in das Strombett des vorhergehenden Segments, also in den Raum zwischen den beiden Blättern des Neurilemms ergiessen. Da nun beides nicht der Fall ist, so erscheint diese Deutung nicht haltbar, und es kann nur noch die erste Darstellung, die ich von der Anordnung des Neurilemms gegeben habe, zulässig sein, umsomehr, als sich daraus die erwähnten beim Markstrom zu beobachtenden Thatsachen sehr einfach ableiten lassen.

Wenn das Mark aus einem verletzten Segmente ausströmt, so entsteht innerhalb desselben ein negativer Druck, der sich durch den Achsenraum hindurch auf die innere Fläche des folgenden Segmentes fortpflanzt. Das Mark dieses Segments, das infolge der Wasserwirkung das Bestreben hat,

sich auszudehnen, folgt diesem Zug und buchtet, soweit dies möglich ist, seine Umhüllungsmembran in der Richtung, von der der Zug kommt, aus, d. h. es drängt das innere Neurilemm durch die Schnürstelle hindurch in den Achsenraum des folgenden Segments hinein, wie ich dies nach den Bildern der Fig. V. auf dem schematischen Längsschnitt in Fig. VI. dargestellt habe. So wenigstens glaube ich mir diese Bilder und das anfangs langsame Vordringen des Markes erklären zu müssen. Der plötzlich auftretende rasche Strom aber erklärt sich dann einfach so, dass die dünne Membran, nachdem sie den höchsten Grad ihrer Ausdehnbarkeit erreicht hat, von dem Druck des Markes zerrissen wird: damit fällt das Hindernis für die Strömung weg und das Mark ergiesst sich nun unaufhaltsam durch die Schnürstelle hindurch, bis das gestörte Gleichgewicht wieder hergestellt ist.

Ich komme so zu dem Schluss, dass der Markstrom, wie er thatsächlich sich vollzieht, anstatt gegen die beschriebene Anordnung des Neurilemms zu sprechen, viel eher als Stütze für dieselbe betrachtet werden kann.

c. Ueber die Bedeutung der Ranvier'schen Einschnürung.

Schon in seiner ersten grundlegenden Arbeit über die Einschnürungen sprach Ranvier, hauptsächlich auf Grund der Versilberung und der Thatsache, dass zwischen je zwei Einschnürungen stets ein Kern sich findet, den Satz aus, dass dieselben als die Grenzen einzelner Zellen zu betrachten seien, aus denen sich die Fasern aufbauen; und auch alle späteren Autoren, die sich über diesen Punkt äusserten, kamen zu dem gleichen Resultat. Die weitere Frage dagegen, welche Bestandteile der Faser diesen Zellen zugerechnet werden müssen, wird von den einzelnen Forschern in verschiedener Weise beantwortet, und zwar finden sich die 3 Möglichkeiten, welche durch die 3 Hauptbestandteile der Faser (Schwann'sche Scheide, Markscheide und Achsencylinder) gegeben erscheinen, sämmtlich vertreten.

Ranvier selbst nahm die beiden Scheiden (Schwann'sche Scheide und Markscheide) zusammen als Zelle in Anspruch und vergleicht diese mit einer von einem anderen Körper (dem Achsencylinder) durchbohrten Fettzelle, wobei der interannuläre Kern mit seinem Protoplasma dem Kern

und Protoplasma der Fettzelle, die Schwann'sche Scheide der Zellmembran, das Nervenmark endlich dem Fett entspreche.

Allein Ranvier blieb mit dieser Auffassung ziemlich isoliert; viel mehr Anhänger fand die zweite mögliche Anschauung, wonach das interannuläre Segment der Schwann'schen Scheide allein eine Zelle (der Endothelzelle vergleichbar) repräsentiert, eine Ansicht, die, zuerst von Key und Retzius [1]) aufgestellt, wohl in alle Lehr- und Handbücher der Histiologie übergegangen ist.

Die dritte Möglichkeit endlich, dass das ganze interannuläre Segment der Faser (Schwann'sche Scheide, Markscheide und Achsencylinder) als eine Zelle zu betrachten sei, findet sich durch Engelmann [2]) vertreten.

Für die Entscheidung der Frage, welche von diesen drei Anschauungen die richtige sei, muss vor allem die Entwicklungsgeschichte der Nervenfasern in Betracht gezogen werden. Was wir hierüber, hauptsächlich durch die Untersuchungen von Hensen [3]) an den Schwänzen der Froschlarven und von Vignal [4]) an Säugetier-Embryonen, wissen, lässt sich in Kürze dahin zusammenfassen, dass die Nervenstämme, sei es nun, dass sie primär mit dem Endorgan in Verbindung stehen, oder dass sie erst aus dem Rückenmark dahin auswachsen, zunächst sich als eine gleichmässige Grundsubstanz mit eingelagerten Fibrillen darstellen, worin Kerne anfangs vollständig fehlen (Bidder und Kupffer [5]). Erst später grenzen sich in dieser Masse einzelne Bündel ab; aus dem umgebenden Gewebe wuchern Zellen zwischen dieselben hinein, legen sich in unregelmässigen Zwischenräumen an die einzelnen Bündel an, strecken sich stark in die Länge und beginnen nun dieselben zu umgreifen und rings zu umschliessen. Nachdem die Zellen eines solchen Fibrillenbündels soweit gewachsen sind, dass sie ein continuierliches Rohr um den „Achsencylinder" darstellen, tritt in äusserst dünner Schicht die Markscheide auf.

---

1) Key und Retzius, l. c.

2) Engelmann, Ueber Degeneration von Nervenfasern. Pflüger's Arch. 1876. Bd. XIII. und loco cit.

3) Hensen, Ueber die Entwickelung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Arch. Bd. XXXI.

4) Vignal, Mémoire sur le Développement des Tubes nerveux etc. Labor. d'Hist. du Coll. de France 1883.

5) Bidder und Kupffer, Untersuchungen über das Rückenmark. Leipzig. 1857.

Die Bedeutung dieser Thatsachen für die vorliegende Frage besteht wesentlich darin, dass sie die vollständige genetische Unabhängigkeit der eigentlich nervösen Substanz der Nervenfasern von den zelligen Umhüllungen derselben darthun. Damit aber muss notwendig die Engelmannsche Anschauung über den Zellwert des interannulären Fasersegmentes fallen, und es kann sich nur noch um die Frage handeln, ob die Schwannsche Scheide allein von den einscheidenden Zellen herstamme oder ob auch die Markscheide denselben zugerechnet werden müsse, bez. als Derivat derselben zu betrachten sei.

Ueber diesen Punkt jedoch vermögen uns die entwicklungsgeschichtlichen Befunde einen Aufschluss nicht zu gewähren; denn bei der Feinheit des embryonalen Nervengewebes und bei der Schwierigkeit der Untersuchung ist es unmöglich zu entscheiden, ob die Markscheide in den genannten Zellen oder unterhalb derselben (zwischen ihnen und dem Achsencylinder) sich anlege, wobei für den letzteren Fall noch die beiden Möglichkeiten offen zu halten wären, dass das Mark entweder als Derivat dieser Zellen gebildet werde, oder dass es vom Achsencylinder aus seine Entstehung nehme. Vignal, der diese Verhältnisse am genauesten studiert hat, glaubt zwar, das Mark entstehe zwischen den einscheidenden Zellen und dem Achsencylinder, ja er neigt sogar der Ansicht zu, dass die homogene Grundsubstanz, in die er die Fibrillen eingebettet fand, an der Bildung desselben beteiligt sei; allein Gründe für diese Angaben vermag er nicht beizubringen.

Hier nun ist die ausgebildete Faser im Stande, die Entscheidung zu geben. Nachdem es sich gezeigt hat, dass das interannuläre Segment der Schwann'schen Scheide nur das äussere Blatt einer völlig geschlossenen Membran darstellt, die neben Kern und Protoplasmarest ein Segment der Markscheide in sich schliesst, kann es, im Zusammenhalte mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen keinem Zweifel unterliegen, dass wir in jeder solchen Portion eine jener embroyonalen Zellen in metamorphosiertem Zustand vor uns haben. Die Entwicklungsgeschichte lässt sich daraus in der Weise ergänzen, dass die indifferente röhrenförmige Zelle bei ihrem weiteren Wachstum sich rings mit einer Membran umgibt, deren äusseres Blatt zur Schwann'schen Scheide oder dem äusseren Neurilemm, deren inneres Blatt zum inneren Neurilemm wird, während

das Protoplasma sich zum grössten Teil in Nervenmark umwandelt oder durch diese Substanz ersetzt wird.

Betrachtet man die Nervenfaserscheiden von diesem Gesichtspunkt aus, so besitzt im Grunde genommen jede Faser nur eine einzige Scheide, bestehend aus aneinandergereihten modificierten Zellen, für die ich die Bezeichnung „Scheidenzellen“ vorschlagen möchte.

Wir sehen im Vorstehenden die scharfsinnige Hypothese Ranvier's im Wesentlichen bestätigt; und wenn seine Lehre einer Modification bedarf, so ist es nur in dem einen Punkt, als die Scheidenzelle dadurch, dass sie auch gegen den Achsenraum durch eine Membran abgegrenzt ist, nicht mehr als „durchbohrte“ Zelle, sondern als „röhrenförmige“ Zelle sich darstellt.

Mann könnte der Ansicht sein, dass sich die Entstehungsweise dieser röhrenförmigen Zelle durch eine Längsnaht an derselben dokumentieren müsse. Allein nach dem, was ich der Beschreibung Vignal's entnehme, haben wir es bei der Einscheidung der Nervenfibrillenbündel mit äusserst weichen, membranlosen, amöboiden Zellen zu thun, deren Ränder, nachdem sie das Bündel umgriffen haben, wohl ebenso spurlos mit einander verschmelzen werden, wie die Amöbe einen Fremdkörper rings umfliesst und in ihr Inneres aufnimmt. In Uebereinstimmung mit dieser Betrachtung kann ich mit aller Bestimmtheit angeben, dass sich an der ausgebildeten Faser keine Spur einer solchen Naht nachweisen lässt, indem auf dünnsten Querschnitten die drei Scheidenbestandteile als vollkommen geschlossene Ringe erscheinen, während die sonst so empfindlichen Silberreaktionen in diesem Falle vollständig versagen.

Nach dem Vorstehenden ergibt sich die Einschnürung als die Stelle, wo zwei benachbarte Scheidenzellen mit ihren verengten Enden an einander stossen, der Schnürring aber ist der Ausdruck der Contaktfläche zwischen beiden: er ist ein intercellulärer Spaltraum. Damit haben wir die morphologische Bedeutung der Schnürstelle charakterisiert; allein seit Ranvier wird derselben auch eine physiologische Funktion zugeschrieben und gerade diese wird allgemein in den Vordergrund der Betrachtung gestellt.

Ranvier machte die Beobachtung, dass Salzlösungen (Silbernitrat, carminsaures Ammoniak) die Markscheide nicht zu durchdringen vermögen, sondern dass dieselben an der unverletzten Faser nur durch die

Einschnürung in den Achsenraum gelangen können. Diese Thatsache gibt sich sehr deutlich darin zu erkennen, dass die Einwirkung der genannten Substanzen auf den Inhalt des Achsenraumes zunächst nur in der Gegend des Schnürrings sich geltend macht und von hier aus erst nach beiden Seiten hin allmählich fortschreitet. Ranvier zog daraus den Schluss, dass in dem Wege, der hier den Salzlösungen vorgezeichnet erscheint, zugleich der Weg gegeben sei, auf dem an der lebenden Faser Nährflüssigkeit und Zersetzungsprodukte ein- und austreten, und er erklärte demgemäss die Einschnürung für eine Einrichtung, die der Ernährung des Achsencylinders diene. Diese Anschauung wurde allgemein angenommen. Nur Rumpf[1]) betonte mit Recht, dass die angeführten Thatsachen durchaus nicht als beweisend betrachtet werden können. Denn einerseits beziehen sich die erwähnten Versuche nicht auf die lebende, sondern auf die abgestorbene Faser und andererseits folgt aus der Möglichkeit, dass Ernährungsplasma durch die Einschnürungen eintrete, nicht notwendig, dass der Achsencylinder im Stande ist, dasselbe aufzunehmen. Rumpf suchte direkt das Gegenteil zu beweisen und führt zu diesem Zweck die Thatsache an, dass an doppelt durchschnittenen Nerven die Achsencylinder nach wenigen Tagen vollständig verschwunden sind, woraus nach seiner Meinung folgt, dass der Achsencylinder nur von seinem Central- und Endorgan aus ernährt werden könne. Allein dieses Experiment ist gewiss ebenso wenig im Stande, die Ranvier'sche Anschauung zu widerlegen, als die Art des Eindringens der Salzlösung als ausreichender Beweis für dieselbe gelten kann. Denn wenn der von seinem Central- und Endorgan getrennte Achsencylinder zu Grunde geht, so folgt daraus nur, dass er keine selbständige Existenz führt, aber nicht, dass er seine Nahrung von diesen Punkten aus beziehen müsse.

Viel schwerer wiegend scheint mir die Thatsache zu sein, dass die Einschnürungen und damit die Markunterbrechungen im Rückenmark vollständig fehlen. Wären dieselben für die Ernährung des Achsencylinders notwendig, so müssten sie wohl auch hier sich finden; denn es ist durchaus kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass die Ernährungsverhältnisse im Rückenmark andere sein sollten als in den peripheren Nerven.

1) Rumpf, l. c.

Wenn dies aber auch der Fall wäre und wenn sich ferner die Richtigkeit der Ranvier'schen Lehre erweisen lassen sollte, so bleibt damit doch die Einschnürung als solche vollständig unerklärt. Warum besitzen die Scheidenzellen nicht rein cylindrische Form, sondern verjüngen sich an beiden Enden, warum ist der Achsenraum hier verengt, weshalb die Nervenfibrillen dicht an einander gepresst? Weder die Abgrenzung der Scheide in einzelne Zellen, noch die Markunterbrechung, falls sie wesentlich und nicht bloss die Folge der morphologischen Anordnung sein sollte, vermögen dieses Verhalten zu erklären, weshalb demselben eine specifische Bedeutung zugesprochen werden muss.

Welcher Art diese sei, das freilich wird sich kaum mit Sicherheit feststellen lassen. Der einzige Weg, der meiner Ansicht nach uns hier dem Ziele näher bringen kann, ist der der Vergleichung. Nachdem wir wissen, dass die Einschnürungen nur den peripheren Nervenfasern zukommen, an denen der Centralorgane dagegen fehlen, wird die Frage nach der Funktion dieser Bildungen mit der weiteren Frage zusammenfallen, inwiefern die peripheren Fasern anderen Bedingungen unterworfen sind als die centralen. Denn dieser Unterschied allein kann der Grund sein, warum ein und dieselbe Faser in dem einen Teil ihres Verlaufs Eigentümlichkeiten zeigt, die ihr im übrigen Teile fehlen. Die Richtigkeit einer solchen Schlussfolgerung lässt sich durch den Hinweis auf das Vorkommen der Schwann'schen Scheide klar stellen. Dass diese Membran, (wenigstens nachweisbar), ausschliesslich peripheren Fasern zukommt, wird wohl ohne Zweifel daraus zu erklären sein, dass diese Fasern mechanischen Störungen (gegenseitigen Lageverschiebungen, Zerrungen und starken Biegungen) in viel höherem Maasse ausgesetzt sind als jene der geschützten, nur innerhalb sehr enger Grenzen verschiebbaren Centralorgane. Da nun diese Unterschiede in den Existenzbedingungen der beiden Faserarten die einzigen sind, die sich mit Bestimmtheit behaupten lassen, so glaube ich, dass auch die Einschnürungen darauf zurückgeführt werden müssen. Ihre Bedeutung läge demnach, wie die der Schwann'schen Scheide, darin, die störenden Einwirkungen mechanischer Insulte unschädlich zu machen, und es wird sich nicht leugnen lassen, dass die Anordnung der Schnürstellen diese Anschauung unterstützt. Die Nervenfibrillen, die im übrigen Teil des Achsenraumes frei flottieren, erhalten hier, dadurch, dass sie

enge zusammengepresst werden, eine sichere Führung; ausserdem aber machen die Einschnürungen die Faser zu einer Kette kurzer Glieder, die gleichsam durch Gelenke mit einander verbunden sind, so dass starke Biegungen, die an einem Rohr notwendig Knickungen hervorrufen müssten, an diesen gelenkigen Verbindungen ohne Schädigung sich vollziehen können.

d. Die Silberbilder.

Es geschieht nicht ohne Grund, dass ich die Besprechung der an den Nervenfasern auftretenden Silberniederschläge an das Ende dieses Capitels stelle.

Während nämlich die bisherigen Beobachter, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, zumeist darauf ausgingen, an der Hand der Versilberungsmethoden Strukturen der Fasern zu erkennen, soll hier der umgekehrte Weg eingeschlagen werden: es soll der Versuch gemacht werden, die Silberbilder aus dem Bau der Faser, wie er im Vorstehenden geschildert worden ist, abzuleiten. Weiterhin aber war es mein Bestreben, die mannichfaltigen Erscheinungen, die durch das genannte Reagens hervorgerufen werden, nicht nur nach der Oertlichkeit ihres Auftretens zu erkennen, sondern auch, die Bedingungen festzustellen, denen sie ihre Entstehung verdanken.

Ich kam so zu dem Resultat, dass, (abgesehen von Färbungen, wie der rostbraunen Tinktion der Nervenfibrillen) dreierlei Arten des Silberniederschlags unterschieden werden müssen, die sich nach der Oertlichkeit folgendermassen gruppieren:

1. Niederschläge, die in engen Spalträumen entstehen
   a) zwischen benachbarten Scheidenzellen,
   b) zwischen Scheidenzellen und Nervenfibrillen,
   c) zwischen den Nervenfibrillen selbst;
2. Niederschläge, die in regelmässiger Schichtung den ganzen freien Achsenraum einnehmen (Frommann'sche Linien);
3. Niederschläge, die an die Oberfläche der Markscheide gebunden erscheinen und meist nur bei besonderer Behandlungsweise hervortreten.

Ehe ich auf die unter 1. angeführten Bilder näher eingehe, deren Bedingungen die gleichen sind wie für die sog. „Kittlinien", muss ich

der Deutung, welche diese Art des Silberniederschlags fast allgemein erfährt, einige Worte widmen.

Als Recklinghausen die Beobachtung machte, dass bei Einwirkung stark verdünnter Silbernitratlösung auf frische epitheliale Häute ein Maschenwerk schwarzer Linien auftritt, das die Grenzen der einzelnen Zellen gegen einander bezeichnet, erklärte er diese Erscheinung so, dass hier in dünner Schicht eine specifische Kittsubstanz abgelagert sei, welche auf das Silber eine ganz besondere Anziehungskraft ausübe. In der lebhaften Discussion, die sich an diese Frage anschloss, wurden zwar von verschiedenen Seiten (Auerbach, Schweigger-Seidel [1]), Robinski [2]) Bedenken gegen diese Anschauung laut; allein dieselben fanden, wohl hauptsächlich, weil die Erklärungen, die an die Stelle der obigen gesetzt wurden, gleichfalls nicht einwurfsfrei waren, keine Beachtung, und heutzutage spricht man von der Kittsubstanz als von etwas vollständig Erwiesenem, ja Selbstverständlichem. Dabei wird die Annahme dieses Substanz nicht auf die intercellularen Spalten beschränkt, sondern auch da, wo anderwärts Silberniederschläge sich zeigen, wird die Kittsubstanz als bedingendes Moment herbeigezogen (Engelmann [3]), Verkittung der Achsencylindersegmente). Ja, selbst da, wo die Niederschläge nicht mehr einfach durch direkte Einwirkung der Silberlösung auf frisches Gewebe entstehen, sondern wo sie erst durch eine modificierte Behandlungsweise hervorgebracht werden können, werden sie als Reaktion auf Kittsubstanz erklärt (Koch [4]), Verkittung der Lantermann'schen Segmente).

Es wäre demnach noch heute nicht unnütz, die Frage, was die Versilberung überhaupt nachweisen kann, einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen. Hier beschränke ich mich auf die Mitteilung mehrerer Thatsachen, die für das Verständnis des Folgenden notwendig erscheinen, indem sie, wie ich glaube, geeignet sind, über die Bedingungen der „Kittlinien" einigen Aufschluss zu geben.

Wenn man einen Nerven ohne Zusatz einer Flüssigkeit auf dem

---

1) Schweigger-Seidel, Die Behandlg. der thierischen Gewebe mit Argent. nitric. Arb. aus der phys. Anstalt zu Leipzig vom Jahre 1866.

2) Robinski, Die Kittsubstanz auf Reaktion des Argent. nitric. Reichert's und Du Boy's Arch. 1871. Heft 2.

3) Engelmann, l. c. — 4) Koch, l. c.

Objektträger rasch zerzupft und nun die Silberlösung hinzutreten lässt, so kann man häufig die Beobachtung machen, dass, gleichzeitig mit den Silberbildern an den Einschnürungen und von gleichem Habitus mit diesen, ein Niederschlag zwischen den einzelnen Nervenfasern auftritt, der ganz den Eindruck von Kittlinien hervorruft; derselbe findet sich nie an einer isolierten Faser, sondern nur da, wo zwei Fasern einander bis zur Berührung genähert sind. Einen gleichen Niederschlag kann man, obgleich viel seltener, zwischen Bindegewebsfibrillen und Remakschen Fasern beobachten. Man könnte glauben, dass auch zwischen diesen Elementen eine Kittsubstanz vorhanden sei. Allein einmal müsste eine solche Substanz bei der Isolation an den einzelnen Fasern haften bleiben und auch an frei liegenden einen Niederschlag hervorrufen, sodann aber muss für die markhaltigen Fasern die Annahme einer Verkittung deshalb ausgeschlossen werden, weil, wie man sich an jedem Querschnitt überzeugen kann, dieselben durch relativ weite Zwischenräume von einander getrennt sind. Die innige Aneinanderlagerung kann also nur eine Folge der Präparation sein und der Niederschlag, der an diesen Contakt geknüpft ist, kann nur als eine Folge desselben erklärt werden.

Noch überzeugender ist eine Erscheinung, die mir bei der Versilberung des Frosch-Mesenteriums öfter zur Beobachtung kam. Wenn nämlich in einem Capillargefäss einige rote Blutkörperchen sehr dicht an einander liegen, was gewöhnlich mit einer gegenseitigen Abplattung verbunden ist, so entsteht an diesen Berührungsflächen der gleiche Niederschlag, wie er zwischen Epithelzellen erscheint; auch er endigt mit dem Punkte, wo die innige Berührung ihr Ende erreicht. Dass nun in diesem Falle keine specifische das Silber reducierende Substanz oder gar ein Kitt vorliegen kann, ist selbstverständlich; der Niederschlag kann nur durch den Contakt selbst verursacht sein.

Als Ergänzung hiezu diene noch Folgendes: Wenn zwei Zellen, die im Leben eng an einander liegen und nach Silberbehandlung eine Kittlinie zwischen sich zeigen würden, durch einen Zufall der Präparation von einander gelöst werden, was allerdings bei der Festigkeit der Adhäsion nur selten der Fall ist, so tritt, wenn nun erst die Silberlösung zugesetzt wird, nicht etwa an einer oder an beiden der einander vorher berühren-

den Flächen ein Niederschlag auf, sondern derselbe entsteht überhaupt nicht mehr [1]).

Aus diesen Thatsachen folgt ohne Zweifel, dass für die als Kittlinien bezeichneten Niederschläge, die durch Behandlung frischer tierischer Gewebe mit verdünnter Höllensteinlösung auftreten, nicht eine specifische Substanz bedingend ist, sondern nur der innige Contakt zweier Gewebselemente, vielleicht darf man direkt sagen: die Adhäsion. Es folgt daraus weiter, dass Niederschläge, die unter den genannten Umständen auftreten, auf nichts anderes schliessen lassen, als auf eine solche innige Berührung, gleichviel, ob diese in der Natur des Gewebes begründet oder künstlich hervorgebracht ist [2]).

Es wäre nach dem Gesagten immerhin möglich, dass, wenn auch nicht als Bedingung für die Silberreduktion, so doch zur Erklärung des festen Zusammenhaltes in den nur aus Zellen bestehenden Geweben eine Kittsubstanz angenommen werden müsste. Diese Frage geht jedoch über den hier behandelten Gegenstand hinaus, und ich möchte deshalb nur bemerken, dass die Adhäsion wohl genügend erscheint, die feste Vereinigung der Zellen zu erklären.

Wenden wir uns nun zu der erwähnten ersten Art der Silberniederschläge, die an den Nervenfasern zur Beobachtung kommen, so lassen sich dieselben auf Grund der eben gewonnenen Anschauungen sehr einfach aus den Längsschnitten ableiten, zu welchem Zweck ich auf die Figur II. verweise. Betrachten wir dieses Bild mit Rücksicht auf die vorliegende Frage, so finden wir den geforderten engen Contakt

---

1) Lässt man ein Stück eines Frosch-Mesenteriums, ohne es zu fixieren, eintrocknen, so behalten die Grenzen der Endothel-Zellen noch auf mindestens einige Stunden die Fähigkeit bei, aus einer Höllensteinlösung Silber zu reducieren. Wird das Mesenterium dagegen fixiert und zwar dadurch, dass man es flach auf einem Objektträger ausbreitet, so muss dadurch, dass nun mit der Schrumpfung der einzelnen Zellen nicht mehr eine entsprechende Verkleinerung der ganzen Fläche Hand in Hand gehen kann, ein Auseinanderweichen der Zellen verursacht werden. So lange dieses einen gewissen Grad nicht überschreitet, tritt der Niederschlag, nun entsprechend breiter, noch auf. Bald jedoch, nach höchstens einer halben Stunde, ist die Grenze erreicht, von der an der Niederschlag nicht mehr zur Ausbildung kommt. Dass hieran die Eintrocknung Schuld sei, kann nach dem oben Gesagten nicht angenommen werden.

2) Wahrscheinlich ist in allen Fällen eine ganz dünne Schicht lymphatischer Flüssigkeit zwischen den sich berührenden Elementen vorhanden.

a) zwischen den beiden aneinanderstossenden Scheidenzellen.

Die Versilberung ergibt demnach hier einen bald breiteren, bald schmäleren Ring, der die Stelle des „Schnürrings“ einnimmt. Derselbe ist vollkommen mit den zwischen anderen Zellen auftretenden Kittlinien zu homologisieren und wird auch allgemein in diesem Sinne erklärt, allerdings nur als Kittlinie zwischen den Segmenten der Schwann'schen Scheide, was demnach zu berichtigen ist.

Eine weitere innige Berührung erkennen wir

b) zwischen Scheidenzellen und Nervenfibrillen, nämlich in der „Enge des Achsenraumes“, also da, wo die verengten Enden der genannten Zellen die zu einem verhältnismässig soliden Bündel zusammengepressten Nervenfibrillen dicht umschliessen. Was oben über die Form des verengten Achsenraumes der Schnürstelle gesagt worden ist, gilt zugleich für die Form des hier auftretenden Niederschlags, der also im Allgemeinen einen kurzen Cylindermantel darstellt.

Die beiden genannten Niederschläge können jeder für sich allein auftreten, meist aber sind sie mit einander combiniert und rufen dann das Bild des „Ranvier'schen Kreuzes“ hervor, welches, wenn die normale Anordnung der einzelnen Faserbestandtheile möglichst erhalten ist, die in Fig. VII. (Taf. I.) wiedergegebene Form zeigt.

Hieran schliessen sich folgende Modificationen. Es wurde oben hervorgehoben, dass die Enge des Achsenraumes nicht selten mehr oder weniger ausgesprochen die Form zweier an einander gelegter Kegelstümpfe annimmt. Der Silberniederschlag wiederholt bis zu einem gewissen Grade diese Form, d. h. nur mit seiner äusseren Fläche, während die innere, dem Fibrillenbündel anliegende cylindrisch bleibt. Er verdickt sich also von beiden Seiten her bis zur Ebene des Schnürrings, wo er continuierlich in den sich gürtelförmig anschliessenden unter a. angeführten Niederschlag übergeht. Dieses Verhalten repräsentiert das „renflement biconique“, welches Ranvier als ein am Achsencylinder präexistierendes Gebilde beschrieben hat. Er sah dasselbe besonders deutlich an Achsencylindern, die sich in ihren Scheiden verschoben hatten, als einen Silbergeschwärzten vom Achsencylinder durchbohrten Doppelkegel. Dass sich der Niederschlag durch nachträgliche Zerrung mit dem geschrumpften

Inhalte des Achsenraumes verschiebt, ist in der That nicht selten. Doch glaube ich nicht, dass er sich dabei vom inneren Neurilemm ablöst, sondern vielmehr, dass dieses den Zusammenhang mit dem äusseren Neurilemm aufgibt und sich als „Achsencylinderscheide“ mitverschiebt, indem, wie schon oben hervorgehoben wurde, der Achsencylinder sich meist mit dieser Membran isoliert.

Eine andere Modification des Ranvier'schen Kreuzes, welche in einer Verlängerung des Längsbalkens besteht (Fig. VIII. Taf. I.) ist so zu erklären, dass durch die Einwirkung der Silberlösung oder vielmehr des Wassers die Markscheide quillt und so den Achsenraum verengt. Dadurch wird auf weitere Strecken das gleiche Verhalten hervorgerufen, das normal nur in der Einschnürung sich findet, nämlich ein inniger Contakt zwischen dem inneren Neurilemm und den zusammengepressten Nervenfibrillen, woraus eine entsprechende Verlängerung des unter b. angeführten Niederschlags folgt.

Eine eigentümliche Ausbildung des eben genannten Niederschlags wird durch Schrumpfung des Nervenfibrillenbündels in der Enge des Achsenraumes bedingt; auch hier kann nämlich trotz der bereits engen Aneinanderlagerung der Fibrillen noch eine beträchtliche Verschmälerung des Achsencylinders erfolgen. Während nun im vorhergehend besprochenen Fall mit der Schrumpfung der Nervenfibrillen eine Quellung der Markscheide Hand in Hand ging, infolge deren zwischen dem Achsencylinder und dem inneren Neurilemm ein inniger Contakt hergestellt wurde, ist dies hier häufig nicht der Fall, d. h. es entsteht zwischen dem Fibrillenbündel und den verengten Enden der Scheidenzellen ein periaxialer Raum, der besonders dann deutlich ausgebildet ist, wenn die Enge jene des öfteren erwähnte Doppelkegelform aufweist. Dass nicht auch hier das innere Neurilemm dem schrumpfendem Inhalt des Achsenraumes nachfolgt, scheint wesentlich daher zu rühren, dass dasselbe im Schnürring, der unter allen Umständen annähernd seinen normalen Durchmesser bewahrt, eine gewisse Fixierung erfährt, vielleicht auch daher, dass das Mark durch die Wasserwirkung zunächst aus dem Umschlagsrand des Neurilemms zurückgedrängt wird, und demgemäss die Markquellung, die wir oben als Bedingung für Herstellung des Contakts erkannt haben, hier fehlt. So kommt es, dass gerade da, wo bei normaler Anordnung der

Faser die innigste Berührung zwischen Scheidenzellen und Nervenfibrillen besteht, dieselbe nun gelöst wird, während sie im weiteren Verlauf je nach dem Grade der Markquellung auf kürzere oder längere Strecke sich ausbilden kann. Solche Umgestaltungen der Faser verursachen dann Silberbilder, wie die in Fig. IX. und X. (Taf. I.) wiedergegebenen, zu deren Erläuterung ich nach dem Gesagten kaum etwas beizufügen brauche. Sie können so recht als Illustrationen für die oben aufgestellten Anschauungen über die Bedingungen des Silberniederschlags gelten, indem sie zeigen, wie einerseits nach Lösung eines Contakts, welcher mit grosser Regelmässigkeit eine Reduktion des Silbers zur Folge hat (Fig. VII.), der Niederschlag nicht mehr zur Ausbildung kommt, andererseits eine durch die Reagenswirkung hervorgerufene innige Aneinanderlagerung zur Entstehung desselben Veranlassung gibt.

Durch verschiedengradige Ausbildung und wechselnde Combination der im Vorstehenden besprochenen Umgestaltungen wird die Mannichfaltigkeit der Bilder bedeutend vermehrt; man kann fast sagen, dass jedes neue Präparat wieder andere zeigt. Da jedoch alle diese Modificationen in gleicher Weise erklärt werden können, wie die beschriebenen, so verzichte ich auf ihre Aufzählung und bemerke nur, dass häufig der Niederschlag nicht, wie in den dargestellten Fällen, symmetrisch zu beiden Seiten des Schnürrings entwickelt ist, sondern, dass er sich auch auf jeder Seite in anderer Weise oder auch nur einseitig ausgebildet findet.

Endlich wurde ein von den gleichen Bedingungen abhängiger Niederschlag

c) zwischen den Nervenfibrillen selbst aufgeführt.

Dieser Niederschlag, der nicht mit den unten zu besprechenden Frommann'schen Linien zu verwechseln ist, kann mit wenigen Worten erledigt werden. Die Nervenfibrillen sind (von der kurzen Strecke innerhalb der Enge des Achsenraums vor der Hand abgesehen) durch zu weite Zwischenräume von einander getrennt, als dass ein Contaktniederschlag zwischen ihnen sich bilden könnte. Werden sie aber durch die Einwirkung der Silberlösung einander genähert, so kann unter günstigen Umständen gerade diejenige gegenseitige Aneinanderlagerung erreicht werden, die für die Entstehung des Niederschlags notwendig ist. Es zeigen sich dann feine Längslinien, seltener in Längsreihen angeordnete Silberkörnchen,

welche die Zusammensetzung des Achsencylinders aus parallel verlaufenden Fibrillen sehr deutlich hervortreten lassen. Der Niederschlag ist nicht an bestimmte Oertlichkeiten gebunden; doch findet er sich in der Regel in Combination mit den oben beschriebenen periaxialen Niederschlägen, indem ja für diese gleichfalls ein verhältnismässig solides Fibrillenbündel Bedingung ist. Am häufigsten trifft man demgemäss den interfibrillären Niederschlag in der Enge des Achsenraums, wo ja schon bei normaler Anordnung die günstigsten Bedingungen für seine Entstehung vorausgesetzt werden müssen; nur wird er hier meistens durch den Längsballen des Ranvier'schen Kreuzes je nach dessen stärkerer oder schwächerer Ausbildung mehr oder weniger verdeckt.

Auf die bisher besprochenen Arten des Silberniederschlags nun glaube ich die Bilder zurückführen zu müssen, die Engelmann[1]) beschrieben und abgebildet hat, und auf die er seine Lehre von der Zusammensetzung des Achsencylinders aus einzelnen discreten Segmenten in erster Linie stützt. Es kann nach den Thatsachen, die wir über die Entwicklung der Nervenfasern kennen, keinem Zweifel unterliegen, dass die Anschauung Engelmann's, als gehöre das zwischen je 2 benachbarten Einschnürungen gelegene Segment des Achsencylinders mit den gleichen Segmenten der Scheide zu einer Zelle zusammen, unrichtig ist. Eine Unterbrechung, resp. Verlötung der Fibrillen in der Einschnürung wäre deshalb etwas völlig Unverständliches und könnte nur sekundär entstanden sein. So unwahrscheinlich eine solche Annahme von vornherein erscheinen muss, so wäre sie doch nicht von der Hand zu weisen, wenn sie auf präcise Methoden gestützt werden könnte. Nachdem jedoch an den oben beschriebenen Längsschnitten einzelner Fasern, an denen die Nervenfibrillen deutlich gefärbt und ohne Störung durch darüber oder darunter gelegene Elemente zur Beobachtung kommen, von einer solchen Unterbrechung keine Spur wahrzunehmen ist, vielmehr die einzelnen Fibrillen sich continuierlich durch die Schnürstelle hindurch verfolgen lassen, scheint mir eine solche Annahme unstatthaft zu sein, und ich halte die erwähnten Präparate für hinlänglich beweisend, um damit die Frage als erledigt betrachten zu können. Wenn ich trotzdem auf die Darlegungen Engelmann's näher eingehe, so geschieht es deshalb, weil ich die Silberbilder,

1) Engelmann, Ueber die Discontinuität des Axencylinders etc. Pflüger's Archiv. Bd. XXII. 1880.

die dieser Forscher für die Discontinuität des Achsencylinders ins Feld führt und die in der That für seine Auffassung eine wesentliche Stütze zu bilden scheinen, in anderer Weise erklären zu können glaube.

Nur eine einzige der von Engelmann abgebildeten Fasern zeigt das Verhalten, das er demonstrieren will, nämlich eine Trennung zweier Achsencylinder-Segmente in der Ebene des Schnürrings. Es ist die in Fig. 14. wiedergegebene Faser, die 24 Stunden mit gesättigter Borsäurelösung und dann mit Goldchloridkalium ($^1/_2$ %) behandelt worden war. Dass Zerreissungen des Achsencylinders vorkommen, ist eine bekannte Thatsache; auch davon, dass in den meisten Fällen, in denen ein relativ solider Achsencylinder vorliegt, die Riss-Enden sehr scharf, wie abgeschnitten, sich darstellen, kann man sich leicht überzeugen. Es ist nun nicht unwahrscheinlich, dass gerade in der Schnürstelle für künstliche Continuitätsunterbrechungen die günstigsten Bedingungen vorliegen, indem nach der ganzen Anordnung der Faser der in der Einschnürung gelegene Teil des Fibrillenbündels gewiss eine exceptionelle Stellung einnimmt.

Mir selbst allerdings ist, obgleich ich vielfach innerhalb ihrer Scheiden zerrissene Achsencylinder beobachtet habe, niemals ein solcher Fall vorgekommen; dagegen habe ich einige Male beobachtet, dass die nach Behandlung mit chronsaurem Kali oder Goldchlorid stabförmig geronnenen Achsencylinder sich durch Zerrung im Achsenraum verschoben hatten, ohne dass, abgesehen von einer leichten Verschmälerung, auch nur andeutungsweise die Stelle zu erkennen war, die vorher den Schnürring einnahm.

Wenn wir uns fragen, ob das Verhalten des Silbernitrats für die Entscheidung der vorliegenden Frage von Bedeutung sein könne, so ist hierauf entschieden bejahend zu antworten. Ist das Nervenfibrillenbündel im Schnürring ebenso unterbrochen, wie die Scheide, so muss durch Behandlung der frischen Nervenfaser mit Höllensteinlösung eine vollständige Silberscheibe hervorgerufen werden können, welche in der Ebene des Schnürrings die ganze Dicke der Faser durchsetzt. Allein ein solcher Niederschlag tritt, obgleich er, wenn Engelmann's Anschauung richtig wäre, zu den regelmässigsten Befunden gehören müsste, niemals auf; stets findet sich, wie alle Beobachter übereinstimmend angeben, an der erwähnten Stelle nur ein Silber-Ring, (Niederschlag zwischen den Scheidenzellen) durch den das Fibrillenbündel frei hindurchzieht. Man kann sich hievon an Schnür-

stellen, deren Querschnitt zur optischen Achse des Mikroskops schief steht, mit Bestimmtheit überzeugen; auch habe ich, um vollständig sicher zu gehen, Längsschnitte durch Nervenstämmchen, die mit Höllensteinlösung behandelt worden waren, angefertigt, und auch hier niemals eine Spur einer dem Achsencylinder angehörigen Kittlinie beobachten können.

Wenn Engelmann gleichwohl das Vorkommen eines solchen Niederschlags behauptet (vergl. seine Fig. 12 c.), so glaube ich hiegegen einwenden zu können, dass dieser Niederschlag nicht notwendig durch die Berührung zweier discreter Achsencylinder-Segmente bedingt sein muss, sondern dass er ebenso gut durch die an dieser Stelle besonders enge seitliche Aneinanderlagerung der einzelnen Nervenfibrillen verursacht sein kann, dass er also unter die von mir oben sub c) aufgeführte Kategorie des interfibrillären Niederschlags zu stellen ist. Die Engelmannsche Figur selbst liefert für diese Deutung Anhaltspunkte. Ein interfibrillärer Niederschlag in Gestalt von in Längsreihen angeordneten Silberkörnchen ist hier auf längere Strecke deutlich ausgebildet; dass er gerade in der Ebene des Schnürrings am dichtesten ist und infolge dessen an dieser Stelle bei seitlicher Ansicht den Eindruck eines verhältnismässig compakten Querbalkens macht, ist aus der Anordnung des Fibrillenbündels, das hier in aussergewöhnlicher Weise gerade nur an dieser Stelle sehr dicht zusammengepresst ist, einfach zu erklären. Auch die Entstehung des Niederschlags, die von Engelmann in diesem Falle Schritt für Schritt verfolgt worden ist, spricht entschieden für meine Annahme. Silberniederschläge zwischen zwei im Leben sich enge berührenden Gewebselementen treten, wenn das Licht in voller Stärke einwirken kann, schon wenige Minuten nach Zusatz der Silberlösung auf. Im vorliegenden Fall aber war nach Engelmann's Angaben die Lösung schon längst weit in das Innere der Faser vorgedrungen, ehe der besprochene Niederschlag zur Ausbildung kam. Dieses Verhalten lässt sich nicht verstehen, wenn, wie es nach Engelmann's Anschauung der Fall sein müsste, die Bedingungen für seine Entstehung schon an der frischen Faser vorhanden waren, wohl aber, wenn dieselben erst durch die Einwirkung des Reagens hervorgerufen wurden, was sich mit meiner Annahme vollkommen vereinigen lässt. Die Fibrillen waren eben zunächst zu weit von einander entfernt, um zur Entstehung eines Contaktniederschlags Veranlassung zu geben; erst nach-

dem sie durch die Einwirkung der Höllensteinlösung einander beträchtlich genähert waren, (Engelmann zeichnet den Achsenraum nach einstündiger Einwirkung auf mindestens $^2/_3$ seines ursprünglichen Durchmessers reduziert), konnte sich der Niederschlag ausbilden.

Beweisender könnten auf den ersten Blick die von Engelmann in den Figuren 1.—6., 9. und 10. abgebildeten Fasern erscheinen, in denen sich die im Leben mit einander verlöteten Achsencylinder-Segmente in sehr regelmässiger Weise von einander gelöst und nach beiden Seiten zurückgezogen haben sollen. Hiergegen muss ich behaupten, dass in keinem einzigen dieser Fälle das Nervenfibrillenbündel selbst unterbrochen ist, sondern dass nur die Silberschwärzung oder andere Momente eine solche Discontinuität vortäuschen. Engelmann erzielte diese Bilder dadurch, dass er ein ganzes Nervenstämmchen vom Frosch auf 24 Stunden in eine schwache Silberlösung legte und dann erst die einzelnen Fasern isolierte. Da nun zur Entstehung des Niederschlags die Einwirkung des Sonnenlichts nötig ist, das in die Tiefe des Nerven nur sehr geschwächt eindringen kann, so ist es einleuchtend, dass die Fasern schon tiefgreifende Umwandlungen erfahren haben können, ehe ein Niederschlag an ihnen zur Ausbildung kommt. Die Silberbilder, die dadurch entstehen, zeigen deshalb vielfach jene eigentümliche Unterbrechung des Längsbalkens des Ranvier'schen Kreuzes, wie ich sie in Fig. IX. und X. dargestellt und in ihren Bedingungen oben hinlänglich erklärt zu haben glaube. Ich habe diese Bilder nach der erwähnten Methode Engelmann's erhalten, und ein Vergleich meiner Fig. X. mit seinen Fig. 1. und 2. lässt keinen Zweifel darüber, dass es sich hier in der That um ganz die gleiche Art des Niederschlags handelt. Wenn nun Engelmann an diesen Fasern eine Unterbrechung des „Achsencylinders" behauptet, während ich (vergl. Fig. IX. und X.) in allen Fällen, die ich beobachtete, die Fibrillen continuierlich durch die Schnürstelle hindurch verfolgen konnte, so rührt diese Differenz ohne Zweifel daher, dass Engelmann nur die durch den Niederschlag scharf hervortretenden Teile des Fibrillenbündels als „Achsencylinder" in Anspruch nahm, die Niederschlags-freien Partieen desselben aber gänzlich übersah, — ein Irrtum, der dadurch begreiflich wird, dass Engelmann seine Präparate in Canadabalsam studierte, in welchem Medium die Nervenfibrillen, wenn sie nicht gefärbt sind, fast völlig unsichtbar werden. So

erklären sich seine Figuren 1. 2. 4. und 5., auch in Fig. 3. ist gewiss nicht, wie Engelmann will, der Achsencylinder des einen Segments entfernt, sondern hier ist eben der Niederschlag nur auf der einen Seite des Schnürrings ausgebildet und der im anderen Segment gelegene Teil des Fibrillenbündels unsichtbar.

In Engelmann's Fig. 6. wird die scheinbare Unterbrechung durch die Lichtbrechung des Schnürrings hervorgerufen, der je nach der Einstellung als helle oder dunkle Querlinie imponiert und so die Fibrillen, so weit sie in seinem Bereich liegen, verdeckt. Das Gleiche gilt für die Fig. 10., die ein mit dem inneren Neurilemm und demgemäss mit Resten des Schnürrings isoliertes Fibrillenbündel darstellt. Im Uebrigen aber dürfte dieses Bild, ebenso wie das in Fig. 9. wiedergegebene, direkt gegen Engelmann's Anschauungen sprechen. Denn wenn hier wirklich eine vollständige Unterbrechung gegeben wäre, wie dieser Forscher will, so wäre es gänzlich unverständlich, dass die beiden Achsencylinder-Segmente sich isolieren lassen sollten, ohne aus einander zu fallen.

Im Vorstehenden glaube ich gezeigt zu haben, dass der grösste Teil der von Engelmann für die Discontinuität des Achsencylinders beigebrachten Bilder in anderer Weise erklärt werden muss, dass ein kleinerer Teil wenigstens in anderer Weise erklärt werden kann. Und ich glaube demnach auf Grund der bis jetzt für die Darstellung dieser Verhältnisse präcisesten Methode, nämlich der Längsschnitte, an der Anschauung festhalten zu müssen, dass die Nervenfibrillen des Achsenraumes sich continuierlich durch den ganzen Verlauf der Faser erstrecken.

Als zweite Art des Silberniederschlags habe ich die Frommannschen Linien aufgeführt.

Während früher von verschiedenen Seiten die Ansicht vertreten wurde, dass die Frommann'schen Linien auf einen geschichteten Bau des Achsencylinders, eine Zusammensetzung aus „nervous elements" zu beziehen seien, macht sich in neuerer Zeit das Bestreben geltend, dieselben auf die Umgebung des Achsencylinders, auf dessen Scheide zurückzuführen. In diesem Sinne äussern sich Rumpf[1]) und Morochowetz[2]), von denen der letztere

1) Rumpf, l. c.

2) Morochowetz, Notiz über die Wirkung des Silbernitrats auf die Nervenfaser. Unters. d. phys. Inst. d. Un. Heidelbg. Bd. II. H. 2.

ringförmig den Achsencylinder umgebende Kreiskanäle als Bedingung für den Niederschlag postuliert, ohne jedoch darin ein Strukturverhältnis der lebenden Faser zu erblicken.

Die Behauptung der genannten Autoren, dass die Silberschichten den Achsencylinder stets umgreifen, ist jedoch nicht völlig richtig. Ist der Achsencylinder zu einem soliden Stab geschrumpft, so dass ein periaxialer Raum besteht, dann allerdings stellen sich die queren Silberbänder als Ringe dar, die an dem Stabe aufgereiht sind; ist jedoch die fibrilläre Struktur einigermassen erhalten, — was am ehesten dann der Fall ist, wenn man die 1%ige Silberlösung zu gleichen Teilen mit 10%iger Salpetersäure versetzt, wodurch die Silberreaktionen im Uebrigen gar nicht verändert werden, — so nimmt der Niederschlag den Raum zwischen den einzelnen Fibrillen ein, wie die in Fig. XI. (Taf. I.) dargestellte Faser zeigt. Er lagert sich also, mit anderen Worten, in der ganzen Dicke des Achsenraumes überall da ab, wo er Platz findet.

Damit erscheint die Anschauung, dass er von irgend einem präformierten Schichtenbau abhänge, sehr unwahrscheinlich, noch mehr spricht gegen einen solchen die Thatsache, dass die Silberschichten, je weiter sie vom Schnürring oder jener verletzten Stelle, an der die Lösung eingedrungen ist, entfernt sind, nicht nur an Intensität abnehmen, sondern dass sie auch durch immer grössere Zwischenräume von einander getrennt sind.

Dass nun in der That weder der Achsencylinder, noch auch die Scheiden, — sei es durch präformierte Strukturverhältnisse oder infolge postmortaler Veränderungen — die Bedingungen für Entstehung der Frommanns'chen Linien abgeben, das beweist mit Evidenz ein Experiment, welches Herr Assistent A. Boehm hier angestellt hat. Ausgehend von dem Gedanken, dass die im Achsenraum enthaltene gerinnbare Flüssigkeit genüge, um die Schichtung des Niederschlags zu erklären, suchte er die in den Nervenfasern gegebenen Verhältnisse an einem einfachen Objekt nachzuahmen. Enge Glasröhrchen wurden mit filtriertem Eier-Eiweiss gefüllt und dann mit dem einen Ende in eine ½%ige Höllensteinlösung gebracht. Diese drang durch Diffusion in das Rohr hinein und verursachte hier einen zum grössten Teil jedenfalls aus Chlorsilber bestehenden weissen Niederschlag, der jedoch nicht diffus auftrat, sondern ebenso aus

Schichten bestand, die durch Niederschlags-freie Zonen getrennt waren, wie die Frommann'schen Linien. Es kann nach alledem keinem Zweifel unterliegen, dass auch diese von Strukturen der Faser vollständig unabhängig sind. Zu erklären aber dürften sie folgendermassen sein.

Der Achsenraum enthält eine lymphatische Flüssigkeit, in der die Nervenfibrillen suspendiert sind. Diese Flüssigkeit, die ohne Zweifel Kochsalz enthält, gibt mit der Silberlösung zunächst einen Niederschlag von Chlorsilber, ebenso wie Blutplasma oder Lymphe, weshalb man ja, um reine Silberpräparate zu erhalten, die Gewebe vorher immer erst mit destilliertem Wasser abspülen muss. Aus diesem Niederschlag wird durch die Einwirkung des Lichts das Silber in schwarzen Körnchen reduziert. Die Schichtung desselben aber rührt daher, dass die Silberlösung nicht von allen Seiten her mit der Flüssigkeit in Berührung kommen kann, indem die Markscheide dem Eindringen auf lange Zeit widersteht, sondern dass dieselbe von einem einzigen Punkt aus (Einschnürung, Risstelle) allmählich in das Rohr hinein diffundiert. Die ganze Frage wird dadurch zu einer rein physikalischen. Wahrscheinlich erklärt sich die Schichtung so, dass die eingedrungene Lösung durch den erfolgenden Niederschlag ihren Silbergehalt verliert, so dass eine Zeit lang reines Wasser vordringt, bis der Verlust wieder ersetzt ist, worauf abermals ein Niederschlag entsteht, dann wieder Wasser allein diffundiert u. s. w. Auf diese Weise erklärt sich auch einfach die Thatsache, dass die Silberzonen, je weiter sie von der Eintrittsstelle der Lösung entfernt sind, durch desto breitere Zwischenräume von einander geschieden werden, indem ein immer grösserer Zeitraum vergeht, bis das verbrauchte Silbernitrat wieder ersetzt ist.

Die Frommann'schen Linien bilden, wenn sie an der Einschnürung auftreten, die Verlängerung des Längsbalkens des Ranvier'schen Kreuzes. Dabei ist zu bemerken, dass sie sich nicht in den Bereich des oben beschriebenen Cylindermantels, der den centralen Teil des Längsbalkens darstellt, hinein erstrecken, indem hier für ihre Entstehung kein Platz ist. Die erste quere Linie liegt stets da, wo die Fibrillen beginnen auseinanderzuweichen.

Als dritte Art des Silberniederschlags endlich habe ich denjenigen aufgeführt, der an der Oberfläche der Markscheide auftritt.

Ich beobachtete denselben zuerst an den schmalen Fasern des Sympathicus, als ich dieselben nach folgender Methode behandelte:

Ein kurzes Stück des Nerven wird unter dem Präparier-Mikroskop rasch von seinen Hüllen befreit und nun ohne Zusatz einer Flüssigkeit im Stadium der sog. halben Eintrocknung (Ranvier) mit zwei Nadeln auf dem Objektträger auseinandergezogen, bei welcher Manipulation fortwährend einzelne gut isolierte Fasern am Glase haften bleiben. Das so angefertigte Präparat wird Osmiumsäuredämpfen ausgesetzt, bis es eine leichte Bräunung zeigt. Fügt man nun einige Tropfen einer schwachen wässerigen oder alkoholischen Silberlösung zu, so treten fast momentan und auch unter Ausschluss des Lichtes die deutlichsten Silberbilder auf[1]).

In Fig. XII. u. XIII. (Taf. II.) sind Stellen aus zwei nach dieser Methode angefertigten Präparaten wiedergegeben, von denen das letztere mit Carmin gefärbt worden war. An den Stellen, an denen nach der Lage der Kerne die Einschnürungen zu erwarten wären, zeigen sich constant zwei kurze quere Silberlinien, die an den schwächsten Fasern sogar zu Punkten werden können. Da sich an diesen zarten Fasern, die uns unten eingehender beschäftigen werden, eine weitere Analyse nicht ausführen liess, behandelte ich den Ischiadicus des Frosches nach derselben Methode und mit dem gleichen Erfolg. An den starken Fasern ist es nun nicht schwierig, zu ermitteln, auf welchen Bestandteil die beiden Querlinien zu beziehen sind. Drei Momente besonders erleichtern die Analyse ganz wesentlich, nämlich einmal die vortreffliche Conservierung durch die Osmiumsäure, dann die Reinheit der Bilder, indem die gewöhnlichen Niederschläge nach der angegebenen Behandlung nicht auftreten, und endlich die deutliche Begrenzung des Markes, das man durch die Osmiumsäuredämpfe sich ziemlich dunkel färben lassen kann, ohne dass die Versilberungsfähigkeit beeinträchtigt wird.

Man erkennt zunächst (Fig. XIV. a. und b. Taf. II.), dass die beiden

1) Bei Gelegenheit dieser Versilberungsversuche wurde die Beobachtung gemacht, dass eine Mischung der Silberlösung mit Osmiumsäure (Silberlösung 1% und Osmiumsäure 1% zu gleichen Teilen) die gleichen Reaktionen auf frische Gewebe zeigt, wie Silberlösung allein, dass diese Mischung also zum Nachweis von Zellgrenzen ein sehr geeignetes Reagens darstellt, indem sie zugleich alle Elemente vorzüglich conserviert. — Ich finde nachträglich, dass bereits R. Hertwig (Ueber den Bau der Ctenophoren, Jena 1880) zum Nachweis von Zellgrenzen die Silberbehandlung mit Osmiumsäurebehandlung combinierte.

Querlinien zu beiden Seiten der Einschnürung liegen, und zwar in wechselnder Entfernung von derselben, stets aber an der Stelle, wo die Markscheide aufhört. Sodann lässt sich an einzelnen günstig liegenden Fasern leicht constatieren, dass der Silberniederschlag nicht eine Scheibe, sondern einen Ring darstellt, dass er also nicht dem Achsencylinder angehören kann, sondern diesen umgreifen muss. Besonders instruktiv sind jedoch die in Fig. XV. wiedergegebenen Bilder, an denen durch nachträgliche Behandlung mit Fuchsin eine sehr glückliche Färbung erzielt worden war. Hier kann man nicht nur den etwas geschrumpften Achsencylinder auf das Deutlichste nach beiden Seiten durch die Silberringe hindurchverfolgen, sondern es lässt sich auch in b. die Lage derselben dahin näher bestimmen, dass sie dem Raume zwischen den beiden Blättern des Neurilemms angehören müssen. Demnach können sie nur auf die Enden der Markscheidensegmente zu beziehen sein.

Dies sind die gewöhnlichen Bilder, die man durch die beschriebene Behandlung mit grösster Sicherheit erhält.

Seltener ist es, dass schwächer entwickelte Ringe in kurzen Abständen von einander im übrigen Verlauf des interannulären Segments auftreten, wie dies Fig. XVI. (Taf. II.) zeigt. Stets liegen diese zu zweien sehr nahe bei einander, so dass sie manchmal sich fast decken, und während der eine immer dicht unter dem äusseren Neurilemm hinzieht, lässt der andere eine gleiche Lagebeziehung zum inneren Neurilemm erraten. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass, wie die oben besprochenen dicken Ringe die Enden der Markscheide an der Einschnürung bezeichnen, diese feineren jene Stellen einnehmen, wo die Lantermann'schen Segmente mit scharfer Kante endigen. Der äussere Ring bezeichet das Ende des trichterförmig erweiterten Segments, der innere das in diese Erweiterung eingepasste conisch verjüngte Ende des darauf folgenden.

Endlich als der seltenste Fall ist der zu nennen, wo ausser den erwähnten Ringen ein schwacher continuierlicher Silberbelag das ganze Lantermann'sche Segment rings umhüllt, indem er von einem Ring zum nächsten zugehörigen sowohl die Aussen- als auch die Innenfläche des Segments in dünner Schicht überzieht (Fig. XVI.).

Von hier aus nun ist es am ehesten möglich, eine Erklärung des Niederschlags zu versuchen. Wir sehen (schematisch in Fig. XVII.), dass

derselbe überall da entstehen kann, wo eine freie Oberfläche des Markes vorliegt, wir haben ferner erfahren, dass er jene Stellen bevorzugt, wo diese Oberfläche sich zu einer scharfen Kante auszieht, also dieselben Lokalitäten, die, wie wir wissen, alterierenden Einflüssen am meisten ausgesetzt sind.

Ich schliesse daraus, dass durch die beschriebene Behandlung, (vielleicht spielt die Eintrocknung dabei die Hauptrolle) die oberflächlichen Schichten des Markes in einer Weise verändert werden, dass sie mit Begierde Silber aus seinen Lösungen reducieren. Möglicherweise entstehen auch durch Schrumpfen der Markscheidensegmente zwischen diesen einerseits und dem äussern und innern Neurilemm und den Zwischenmarkscheiden andererseits enge Spalten, welche einen Silberniederschlag bedingen.

Es kommt mitunter vor, dass bei der direkten Versilberung frischer Fasern der besprochene Niederschlag ebenfalls auftritt. In der Regel finden sich dann nur die beiden Ringe an der Einschnürung, und zwar gewöhnlich so dicht am Schnürring, dass sie sich kaum von dem Querbalken des Ranvier'schen Kreuzes trennen lassen, so dass dieser sehr bedeutend verdickt erscheint.

Ferner ist auf den in Rede stehenden Niederschlag eine Angabe Grünhagen's[1]) zu beziehen, der im Umkreis des den Kern der Scheidenzelle umgebenden Protoplasmahofes eine Kittlinie an der Schwann'schen Scheide beschreibt. Ich habe gleichfalls Bilder gesehen, die leicht diesen Eindruck hervorrufen können; doch liessen sich dieselben meist mit Bestimmtheit auf einen Niederschlag zurückführen, der die Markscheide gegen das Protoplasma abgrenzt, also unter der Schwann'schen Scheide liegt; liegen die Ränder des Niederschlags jedoch der Schwann'schen Scheide dicht an, dann allerdings ist bei der Feinheit dieser Membran eine Entscheidung kaum möglich, und es bedarf des Gewichtes der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, um die Anschauung Grünhagen's als unhaltbar zu erweisen.

Endlich ist hier noch die Abhandlung Koch's[2]) zu besprechen, der, wie schon oben erwähnt, zwischen den Lantermann'schen Segmenten eine

1) Grünhagen, Ueber ein Endothelial-Element der Nervenprimitivscheide. Arch. für mikr. An. Bd. 23.

2) Koch, l. c.

Kittsubstanz annimmt. Von den Thatsachen, die er zur Begründung dieser Anschauung herbeizieht, kann nur die behauptete Silberimprägnation als beweisend in Frage kommen, während die übrigen viel eher zu Gunsten einer membranösen Zwischenmarkscheide sprechen. So besonders der Umstand, dass die trichterförmige Zwischensubstanz nicht selten an einem isolierten Achsencylinder, resp. dem mit diesem isolierten inneren Neurilemm hängen bleibt, während sie in anderen Fällen mit der isolierten Schwann'schen Scheide in Verbindung getroffen wird. Ein der Markscheide angehöriger Kitt müsste doch wohl mit dieser entfernt werden. Dass er sich, überdies unter so ungünstigen Umständen, isolieren sollte, erscheint kaum glaubhaft. Weiterhin sind die von Koch auf eine Quellung der Zwischensubstanz zurückgeführten breiten Einkerbungen zwischen den einzelnen Segmenten, wie sie bei Behandlung mit sehr verdünnter Osmiumsäurelösung auftreten, nicht in diesem Sinne zu erklären, sondern sie entstehen vielmehr durch eine Retraktion des Markes, wie meine Fig. I. c. zeigt, die gleichfalls, wie bereits oben betont wurde, sich kaum mit der Annahme eines Kitts vereinigen lässt.

Was nun die Silberbilder Koch's betrifft, so ist in erster Linie gegen ihre Deutung als Reaktion auf Kittsubstanz der Umstand geltend zu machen, dass sie nicht durch direkte Behandlung frischer Fasern mit der Silberlösung gewonnen werden können, sondern erst, nachdem die Fasern zwei Tage in Chloroform gelegen haben, während Kittlinien nur in frischem Gewebe auftreten. Ferner ist zu bemerken, dass als Bedingung für Kittniederschläge nirgends eine färbbare oder gar isolierbare Substanz vorhanden ist, wie wir eine solche zwischen den Lantermann'schen Segmenten kennen gelernt haben. Da im Uebrigen die Bilder Koch's, abgesehen von der durch die Quellung der Markscheide etwas modificierten Form, sehr gut mit den oben (Fig. XVI.) von mir beschriebenen übereinstimmen, so stehe ich nicht an, ihre volle Identität mit diesen zu behaupten. Ich beziehe sie also auf die schrägen Endflächen der Marksegmente und finde hiefür bei Koch selbst weitere Anhaltspunkte, indem seine Figuren, besonders deutlich Fig. 7. b., sowohl an der äusseren Oberfläche der Segmente als auch von der Schnürstelle aus ein Stück weit an der inneren einen deutlichen Silberniederschlag erkennen lassen. Die einzige Einwendung, die man gegen diese Identificierung erheben könnte, wäre die,

dass die Silbertrichter doppelt sein müssten. Allein einmal kann der nur durch die dünne Zwichenmarksscheide bedingte Raum zwischen den beiden Silberschichten so minimal sein, dass er sich der Beobachtung entzieht, dann aber scheint in den von Koch abgebildeten Fällen der Niederschlag vorzugsweise nur an den erweiterten Enden der Segmente entwickelt zu sein, was ich daraus entnehme, dass meistens nur der äussere Silberring deutlich ausgeprägt ist.

Dass die schrägen Endflächen der Segmente den gleichen Niederschlag zeigen, wie er unter denselben Umständen an der äusseren und inneren Oberfläche, die von Membranen begrenzt sind, auftritt, scheint mir sehr dafür zu sprechen, dass auch jene durch membranöse Scheidewände von einander abgegrenzt sind.

Im Vorstehenden sind, wie ich glaube, alle wesentlicheren Silberbilder der Nervenfasern sowohl nach ihrer Oertlichkeit, als, soweit dies möglich war, nach ihren Bedingungen dargestellt. Und wenn sich daraus auch keine weiteren Aufschlüsse über die Struktur der Fasern ergeben haben, so stehen die Resultate der Versilberung doch nirgends im Widerspruch mit den oben durch präcisere Methoden gewonnenen, ja vielfach dienen sie diesen gerade zur Stütze. Der Hauptzweck aber, den ich bei der gegebenen Darstellung im Auge hatte, ist erreicht, wenn es mir gelungen ist zu zeigen, welche Vorsicht bei der Deutung aller Silberbilder geboten erscheint.

B. Die periphere markhaltige Nervenfaser der Fische.

Ueber diese Fasern, die ich von Esox lucius und Torpedo marmorata untersuchte, habe ich nur weniges mitzuteilen. Zunächst ist zu erwähnen, dass dieselben die Fibrillen des Achsenraumes, wie sie Maley für die Amphibien und Säugetiere beschrieben hat, ganz in der gleichen Weise erkennen lassen; so besonders Torpedo, während beim Hecht die Fibrillen noch feinere sind. Auch konnte ich bei diesem die Achsenfibrillen an den Fasern der weissen Substanz des Rückenmarks darstellen.

Die wichtigste Frage, welche hinsichtlich der Fischnervenfasern vorliegt, ist die, ob das interannuläre Segment einkernig ist, wie bei den höheren Wirbeltieren, oder ob es mehrere Kerne enthält.

Es stehen sich hierin zwei Anschauungen gegenüber. Ranvier[1]), der zuerst die Nervenfasern der Rochen daraufhin untersuchte, beobachtete zwar, dass dieselben mehrere Kerne zwischen zwei Einschnürungen zeigen; allein er behauptete, dass nur einer von diesen Kernen der Schwann'schen Scheide angehöre, die anderen dagegen einer eng anliegenden zweiten Scheide (gaîne externe), die diesen Fasern eigentümlich sei. Später beobachtete Toel[2]), ohne die Ranvier'schen Angaben zu kennen, an den Fasern des Hechts mehrere Kerne zwischen je zwei Einschnürungen. Er bezog sie alle auf die Schwann'sche Scheide und kam so zu dem Resultat, dass es sich hier um mehrkernige Zellen handle. Nichtsdestoweniger blieb Ranvier später noch[3]) bei seiner Anschauung stehen und dehnte dieselbe auch auf die Fasern der Knochenfische aus.

Das einzige Moment, welches zu Gunsten derselben zu sprechen scheint, ist die von ihm mitgeteilte Thatsache, dass die Endverzweigungen der Nerven im elektrischen Organ von Torpedo wirklich nur einen einzigen interannulären Kern zeigen. Ranvier erklärt dies so, dass hier die äussere Scheide, deren Kerne im übrigen Verlauf die Mehrkernigkeit der Schwann-schen Scheide vortäuschen, sich abgehoben habe, und so das interannuläre Segment in seiner Reinheit vorliege. Allein nach den Massen, die Ranvier angibt, handelt es sich hier um äusserst schmale Fasern mit sehr kurzen Segmenten, so dass die ohne Zweifel richtige Beobachtung auch so erklärt werden kann, dass das interannuläre Segment bis zu einer gewissen Grösse einkernig bleibt. Und so verhält es sich in der That.

Ich bespreche zuerst die Fasern von Torpedo, die ich, ausschliesslich nach der oben für die höheren Wirbeltiere angegebenen Methode in Osmiumsäure conserviert, untersucht habe. Eine eigentümliche Form zeigen hier die Einschnürungen. Die Faser verschmälert sich nämlich nicht plötzlich, sondern ganz allmählich von beiden Seiten gegen den Schnürring zu, ähnlich wie eine Glasröhre, die man langsam über einer Flamme auseinanderzieht. Dabei zeigt sich der Achsenraum in der engsten Stelle auf mehr als den dritten Teil des gewöhnlichen Durchmessers

---

1) Ranvier, Des étranglements annulaires et des segments interannulaires chez les Raies et les Torpilles. Comptes rendus de l'Ac. d. Sciences 1872. p. 1129.

2) Toel, Die Ranvier'schen Schnürringe u. ihr Verhältnis zu den Neurilemmkernen. Zürich 1875.

3) Ranvier, Leçons etc.

reduziert. Das Mark reicht bis dicht an den Schnürring heran, das Ende des letzten Lantermann'schen Segments schmiegt sich jedoch nicht, wie beim Frosch, an das äussere, sondern an das innere Neurilemm an. Als weitere Eigentümlichkeit habe ich hervorzuheben, dass an den mir vorliegenden Fasern zwischen den einzelnen Lantermann'schen Segmenten ringförmig geschlossene fibrilläre Züge verlaufen, die sich in Fuchsin intensiv rot färben, und von denen ich nicht angeben kann, ob sie im Leben vorhanden oder Kunstprodukte sind.

Was nun die von Ranvier beschriebene äussere Scheide betrifft, so konnte ich sie an den meisten Fasern constatieren; manchmal jedoch fehlte sie ganz, in anderen Fällen war sie nur auf der einen Seite zu erkennen, auch ergab sie sich auf Querschnitten selten als ein vollkommener Ring. Ich glaube deshalb, dass wir es hier nicht mit einer specifischen Scheide zu thun haben, sondern mit einem dichten Bindegewebe-Belag, wie er auch an den Fasern der übrigen Wirbeltiere zuweilen vorkommt und hier in manchen Fällen zu einer Verwechslung mit der Schwann'schen Scheide geführt hat.

Die interannulären Kerne aber gehören ganz sicher nicht zu dieser Scheide.

Man kann besonders an Längsschnitten constatieren, dass sie, umgeben von Protoplasma, sämmtlich zwischen der Schwann'schen Scheide und dem Marke liegen, dass sie alle genau den gleichen Charakter besitzen und in gleicher Weise das Mark tief in den Achsenraum hineinwölben.

An den schwächsten Fasern, die mir vorlagen, beobachtete ich drei solche Kerne zwischen je zwei Einschnürungen, von denen der eine ungefähr die Mitte des Segments einnahm, während die beiden anderen constante Abstände von den Schnürringen einhielten.

Mit der Grösse des Segments wächst auch die Zahl der Kerne. Die höchste Zahl, die mir vorkam, waren sieben Kerne zwischen je zwei Einschnürungen, die ziemlich gleichmässig über das Segment verteilt waren. Die beiden äussersten Kerne waren von den Einschnürungen etwa halb so weit entfernt, als die übrigen von einander. Ausserdem konnte ich Beobachtungen machen, die ohne Zweifel auf eine Kernvermehrung zurückzuführen sind: ich fand zwei Kerne dicht neben einander liegend in einen

gemeinsamen Mantel von Protoplasma eingebettet, dann Stellen, wo zwei Kerne nur durch eine schmale Markerhebung getrennt waren, und von hier alle Uebergänge bis zur typischen Entfernung, die die Kerne von einander zeigen.

Stellt man diese Thatsachen mit den von Ranvier beobachteten einkernigen Segmenten zusammen, so wird sich für die Scheiden der Torpedofasern die Behauptung aufstellen lassen, dass sie, wie die der höheren Wirbeltiere, aus einkernigen Zellen hervorgehen, dass diese aber beim weiteren Wachstum nicht einkernig bleiben, sondern ihre Kerne vermehren. Dies scheint der einzige wesentliche Unterschied zu sein, der zwischen den Nervenfasern dieser Fische und denen der höheren Wirbeltiere besteht.

Die Fasern des Hechts scheinen von den beschriebenen in mehrfacher Hinsicht abzuweichen. Die Kerne, die ebenfalls in der Mehrzahl zwischen benachbarten Einschnürungen vorhanden sind (auch hier nimmt die Zahl der Kerne mit der Länge des Segmentes zu), besitzen einen ganz anderen Habitus als die der übrigen Wirbeltiere. Sie sind sehr klein und so platt, dass sie das Mark kaum in geringem Grade einbuchten, so dass sie an Fasern, die in Osmiumsäure gehärtet sind, auch im Profil nur mit Mühe erkannt werden können. Die Schwann'sche Scheide ist ausserordentlich dick, und, wie schon oben erwähnt wurde, in Trypsin vollständig unverdaulich. Es ist mir nun bis jetzt auf keine Weise gelungen, an diesen Fasern ein inneres Neurilemm zur Anschauung zu bringen, obgleich man bei der Dicke der Schwann'schen Scheide gerade hier eine deutliche Ausbildung desselben voraussetzen sollte. Stets scheinen an den Längsschnitten zwei an einander stossende Segmente der Schwann-schen Scheide, nachdem sie sich plötzlich stark verengt haben, zu einem Diaphragma-artig in das Lumen vorspringenden Ring zu verschmelzen, der mit ganz scharfem Rande aufhört. Auch scheint der durch Behandlung mit Höllensteinlösung in der Einschnürung auftretende Silberring nicht der Schwann'schen Scheide selbst anzugehören, sondern unterhalb derselben zu liegen.

Ich möchte jedoch auf diese Beobachtungen keinen besonderen Wert legen, bevor ich, wie ich beabsichtige, auch die Fasern anderer Teleostier, sowie solche der Ganoiden untersucht haben werde. Sollte sich jedoch das beschriebene Verhalten als allgemeiner geltend herausstellen,

so dürfte darin wohl ein älterer Zustand zu erkennen sein, der, wie ich glaube, für die Phylogenie der „markhaltigen“ Nervenfasern von Bedeutung sein könnte.

II. Die Nervenfasern des Sympathikus.

Nachdem Maley in der Osmiumsäure-Härtung und darauf folgender Färbung mit Säure-Fuchsin eine Methode gefunden hatte, die Fibrillen der markhaltigen Nervenfasern so präcise darzustellen, dass dieselben auf Quer- und Längsschnitten ihrer Zahl und Stärke nach bestimmt werden können, erschien es wahrscheinlich, dass diese Behandlungsweise auch über die fibrilläre Struktur der marklosen Fasern neue Aufschlüsse zu geben im Stande sei. Ich beschäftigte mich infolge dessen zunächst mit den Fasern des Sympathikus verschiedener Wirbeltiere.

Während wir über die Nervenfasern der Spinalnerven dank einer Reihe eingehender Untersuchungen, unter denen in erster Linie diejenigen Ranvier's zu nennen sind, eine ziemlich detaillierte Kenntnis besitzen, herrscht über die sympathischen Fasern vielfach noch ein gewisses Dunkel. Es rührt dies besonders daher, dass das äusserst lebhafte Interesse, welches in früherer Zeit hauptsächlich aus physiologischen Gründen dieser Art der Nervenfasern zugewendet wurde, sich in neuerer Zeit mehr und mehr verlor, so dass die Fortschritte der Technik, die ja von einem gewissen Punkt an fast allein noch ein Fortschreiten in der Erkenntnis möglich machen, auf die sympathischen Fasern noch wenig Anwendung gefunden haben. Seit den denkwürdigen Untersuchungen Max Schultze's, deren Ergebnisse noch heute mehr oder weniger alle Lehr- und Handbücher der Histiologie beherrschen, sind, soviel ich weiss, nur zwei eingehendere Darstellungen über die Fasern des Sympathicus gegeben worden: von Key und Retzius[1]) und von Ranvier[2]). Die frühere Literatur ist in dem Werke der beiden ersteren Forscher so vollständig angeführt, dass ich bezüglich derselben hierauf verweisen kann; nur an einzelnen Punkten werde ich, wo es für das Verständnis der Darstellung notwendig erscheint, auf Angaben früherer Autoren näher eingehen.

1) Key und Retzius, Studien in der Anat. d. Nerven-Systems.
2) Ranvier, Leçons.

Das sympathische Nervensystem enthält zweierlei Arten von Fasern:

1) solche, die mit denen der Rückenmarksnerven übereinstimmen,

2) Fasern, die, wenn auch nicht dem Sympathicus ausschliesslich eigentümlich, so doch vorzugsweise hier vorkommen, und die nach ihrem Entdecker als Remak'sche Fasern bezeichnet werden können.

Obgleich demnach über die erste Art bezüglich ihres Baues nichts Besonderes zu erwähnen ist, erfordert dieselbe doch eine eingehendere Besprechung, da Fasern, die ihr zugerechnet werden müssen, mit den Remak'schen Fasern zusammengeworfen, ja gerade als Typus für dieselben hingestellt worden sind.

Die in Rede stehende Faserart ist im Sympathicus der verschiedenen Wirbeltierklassen in sehr wechselnder Menge vertreten. Allgemein lässt sich das Gesetz erkennen, dass sie, je höher wir in der Wirbeltierreihe aufsteigen, umso mehr gegen die Remak'schen Fasern in den Hintergrund tritt.

Stets finden sich nur wenige Fasern, die in ihrem Kaliber den peripheren Nervenfasern annähernd gleichkommen, weitaus die Mehrzahl wird durch ganz schmale Fasern repräsentiert.

Diese wurden zuerst von Ehrenberg [1]) beobachtet und dann von Rosenthal [2]) und besonders Bidder und Volkmann [3]) als specifische Elemente des Sympathicus beschrieben. Von den gewöhnlichen Nervenfasern sollten sich dieselben hauptsächlich durch ihre viel geringere Stärke, durch den Mangel des Markes und durch die häufig zu beobachtende perlschnurartige Gliederung (Varikositäten) unterscheiden. Allein schon Koelliker [4]) verwirft 1845 diese Unterscheidungsmerkmale als nicht stichhaltig und gelangt zu dem bestimmten Resultat, „dass zwar Unterschiede zwischen den gröberen und feineren Fasern des Sympathicus und der übrigen Nerven existieren, dass jedoch dieselben nicht genügen, um zwei besondere Arten von Nervenfasern, sympathische und cerebrospinale, aufzustellen.“ Die Remak'schen Fasern hielt Koelliker damals für Bindegewebe.

---

1) Ehrenberg, Beobachtung einer auffallenden, bisher unbekannten Struktur d. Seelenorgans. Berlin 1836.

2) Rosenthal, De formatione granulosa etc. Wratislav. 1839.

3) Bidder und Volkmann, Die Selbständigkeit des sympath. Nervensystems. Leipzig 1842.

4) Koelliker, Die Selbständigkeit und Abhängigkeit des sympathischen Nervensystems. Zürich 1845.

Nachdem als wesentlichstes Charakteristicum der peripheren Nervenfasern die Einschnürung mit ihren Consequenzen gefunden worden war, musste der Nachweis der Identität beider Faserarten davon abhängen, ob es möglich sei, auch an den schmalen sympathischen Fasern Einschnürungen zu demonstrieren. Es ist das Verdienst von Key und Retzius, mit Hilfe der Osmiumsäure für einen Teil der sympathischen Fasern diesen Nachweis geführt zu haben. Allein auch nach Behandlung mit diesem feinen Reagens bleibt noch ein Rest von Fasern übrig, die weder Spuren von Mark, noch eine Andeutung von Einschnürungen erkennen lassen: anscheinend marklose Fasern, die sich jedoch von den Remakschen bestimmt unterscheiden. Was ihre Charakteristik betrifft, so kann ich sie nicht besser als mit den Worten von Key und Retzius selbst beschreiben [1]). „Sie sind in der Regel die schmalsten unter den Nervenfasern, sowie ganz blass und farblos; durch Ueberosmiumsäure werden sie schwach graugelblich, zuweilen etwas glänzend. Ihre Ränder sind einander parallel, so dass die Breite während des Verlaufs ungefähr dieselbe bleibt. Die Breite der verschiedenen Fasern ist aber etwas wechselnd. Nur selten erscheint es so, als ob eine dünne Membran von der Oberfläche sich etwas abgehoben hätte. Der Inhalt der Faser ist homogen, hell, ohne wahrnehmbare Struktur. In gewissen Entfernungen finden sich nun an diesen Fasern länglich-ovale spindelförmige Kerne, welche den Fasern dicht ansitzen, in der Regel breiter als dieselben sind und längliche, knötchenartige Verdickungen an ihnen darstellen. Zuweilen erscheint es sogar, als ob die Kerne in den Fasern selbst liegen; bei genauerer Betrachtung findet man aber, dass sie nur seitlich anhaften. Obwohl man sonst sehr wenige Spuren einer die Fasern bekleidenden (Schwann'schen) Scheide wahrzunehmen vermag, spricht doch das Vorhandensein dieser Kerne stark für die Existenz einer solchen. An den Enden der Kerne sieht man zuweilen einige glänzende Körnchen, als ob auch hier ein schwacher Rest eines Zellenprotoplasma vorkommt. In der nächsten Umgebung der Kerne, an beiden Enden derselben, erweitert sich ausserdem die Faser oft ein wenig. Die Kerne, deren Grösse etwas wechselt (zwischen 0,0128 und 0,0192 mm) liegen nun an jeder Nervenfaser in fast regel-

1) Key und Retzius, l. c. p. 86.

mässigen Entfernungen von einander. Bei verschiedenen Fasern wechselt die Grösse und Entfernung ein wenig. . . . . Zwischen den Kernen fanden wir an den Fasern keine Andeutung von Einschnürungen, keine Querstriche oder sonstige Abteilungen. Durch Versilberung gelang es uns ebenso wenig, Spuren derartiger Bildungen hervorzurufen.“ Diese Darstellung, die ich vollkommen bestätigen kann, ist so treffend, dass ich ihr kaum etwas hinzuzusetzen wüsste.

Solche Fasern nun sind es, die vielfach mit den Remak'schen verwechselt worden sind. So können den Abbildungen, die Max Schultze [1]) von den Remak'schen Fasern gibt, nur die eben beschriebenen zu Grunde liegen, ferner glaube ich die Abbildung, die sich bei Krause [2]) in Fig. 224. von einem Querschnitt durch ein Stämmchen blasser oder Remak'scher Fasern findet, auf jene beziehen zu müssen, und auch Key und Retzius stellen dieselben direkt mit den Remak'schen zusammen.

Was zu dieser Identifizierung geführt hat, ist wohl wesentlich der Umstand, dass den in Rede stehenden Fasern mit den Remak'schen der Mangel des Markes gemeinsam ist, eine Uebereinstimmung, die bei dem Gewicht, das man dem Vorhandensein oder Fehlen des Markes bei der Einteilung der Nervenfasern allgemein beilegt, sehr bedeutsam erscheinen musste.

Abgesehen von dieser gemeinsamen Eigentümlichkeit unterscheiden sich jedoch die beschriebenen Fasern von den Remak'schen so bestimmt und lehnen sich dagegen so eng an die schwächsten markhaltigen an, dass sie in ihrem Bau viel eher mit diesen übereinzustimmen scheinen. Besonders die Kerne weisen mit Entschiedenheit auf eine solche Uebereinstimmung hin, indem sie nicht nur, ebenso wie die der markhaltigen Fasern, in regelmässigen Abständen von einander angetroffen werden, sondern auch in Form und Färbbarkeit, sowie in der Art und Weise, wie sie einwärts gegen die Faser vordrängen, auffallend jenen gleichen. Als ein weiterer wichtiger Punkt ist der zu erwähnen, dass sich die beschriebenen Fasern von den markhaltigen nicht scharf abgrenzen, sondern dass vielmehr zwischen beiden ein ganz continuierlicher Uebergang

1) M. Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Abhandl. d. Nat. Ges. zu Halle. Bd. 7.

2) W. Krause, Allgemeine und mikroskop. Anatomie.

besteht. Ich habe, um dies anschaulich zu machen, in Fig. XVIII. (Taf. I.) eine Serie von in Osmiumsäure gehärteten Nervenfasern aus dem Grenzstrang des Sympathicus der Katze gezeichnet. In a. sehen wir eine Faser, die sowohl eine deutliche, wenn auch schwache, Markscheide, als auch eine gut ausgeprägte Einschnürung erkennen lässt. Steigen wir von hier aus abwärts zu allmählich schwächeren, kürzer segmentierten Fasern, so nimmt zunächst die Einschnürung an Deutlichkeit mehr und mehr ab; schliesslich verschwindet sie als solche gänzlich und nun kann die Grenze zweier an einander stossender Scheidenzellen durchaus nicht mehr wahrgenommen werden. Dagegen lässt sich die Segmentierung noch leicht daran erkennen, dass die Osmiumfärbung in der Mitte zwischen je zwei Kernen auf kurze Strecke eine leicht erkennbare Unterbrechung zeigt. Von da nimmt nun auch die durch Reduktion der Osmiumsäure bewirkte Färbung allmählich ab und schliesslich gelangen wir zu den beschriebenen Fasern (Fig. XVIII. e.), die vollkommen marklos erscheinen. Eine Segmentierung lässt sich an diesen, wie erwähnt, durchaus nicht mehr erkennen; allein nach dem eben Gesagten, darf daraus nicht geschlossen werden, dass dieselbe überhaupt nicht mehr existiert; denn wenn sie an den schwächsten markhaltigen Fasern nur dadurch wahrgenommen werden kann, dass das Mark unterbrochen ist, so muss selbstverständlich da, wo das Mark nicht mehr sichtbar gemacht werden kann, das Bild der Segmentierung verschwinden.

Dass dieselbe aber nichtsdestoweniger vorhanden ist, das lässt sich durch jene oben beschriebene Methode der Versilberung darthun, die darin besteht, dass man die Fasern vor Zusatz der Silberlösung Osmiumsäuredämpfen aussetzt. Nach der genannten Behandlung zeigen sich auch an diesen Fasern in der Mitte zwischen je zwei Kernen jene beiden charakteristischen Querlinien (Fig. XII. und XIII), die einen Zweifel über die Uebereinstimmung derselben mit den peripheren markhaltigen Fasern nicht mehr aufkommen lassen. Denn sie beweisen nicht nur die Existenz einer segmentierten Scheide, sondern auch, dass diese Scheide eine Substanz enthält, welche der Markscheide der stärkeren Fasern entspricht; ja, es ist nicht unmöglich, dass Spuren von Nervenmark auch den besprochenen Fasern zukommen.

Jedenfalls aber lassen sie das Mark nicht deutlicher erkennen als die Remak'schen Fasern, und wenn man nun, nach dem gewöhnlichen Einteilungsprinzip, die Nervenfasern in markhaltige und marklose sondiert, so muss man Fasern, die nach dem gleichen Typus gebaut sind, von einander trennen, verschieden gebaute in einer Gruppe vereinigen. Da überdies jene Einteilung auch vom physiologischen Standpunkte aus jeder Begründung entbehrt, so dürfte es eher gerechtfertigt sein, die beschriebenen Fasern mit den peripheren markhaltigen als „segmentierte Fasern" zusammenzufassen und diesen die Remak'schen Fasern als „unsegmentierte" gegenüberzustellen, zu welch letzterer Gruppe auch die Fasern der nervösen Centralorgane mit denen des Opticus, sowie die des Olfactorius zu rechnen wären.

Die zweite Art der im Sympathicus vorkommenden Nervenfasern wird von ihrem Entdecker Remak [1]) folgendermassen charakterisiert:

„Sie sind nicht von einer Scheide umgeben, sondern nackt, sehr durchsichtig, gelatinös, viel dünner als die meisten markhaltigen Fasern und auf ihrer Oberfläche fast immer längsgestreift. Sie zerfallen leicht in zarteste Fäden und sind in ihrem Verlauf vielfach sowohl mit ovalen Knötchen als auch mit ovalen oder runden, selten unregelmässig gestalteten Körperchen besetzt, die, einfach oder mehrfach gekernt, in ihrer Grösse mit gewöhnlichen Zellkernen nahezu übereinstimmen. Vom Bindegewebe unterscheiden sich diese organischen Fasern leicht, abgesehen von ihrem ganzen Aussehen und ihrer Consistenz hauptsächlich durch die Knötchen und gekernten Körperchen, sowie durch ihre grosse Neigung zur Verzweigung."

Die nervöse Natur der Remak'schen Fasern wurde bekanntlich lange Zeit bestritten. Namentlich erklärten Valentin [2]), Rosenthal [3]), Bidder und Volkmann [4]) und Koelliker [5]) dieselben für Bindegewebe. Erst in den fünfziger Jahren wurden sie allgemeiner angenommen. Max Schultze [6]) beschreibt

---

1) Remak, Observationes anat. et microscop. de syst. nerv. struct. Berlin 1838.

2) Valentin, Ueber die Scheiden der Ganglienkugeln und deren Fortsetzungen. Müller's Arch. 1839.

3) Rosenthal, l. c. — 4) Bidder und Volkmann, l. c. — 5) Koelliker, l. c.

6) M. Schultze, l. c. und: Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems in Stricker's Handbuch.

sie als Nervenprimitivfibrillen-Bündel (Achsencylinder) mit Schwann'scher Scheide, eine Auffassung, die zu allgemeiner Geltung gelangt ist. Nur Ranvier, der in seinen Leçons einen ausführlichen Abschnitt den Remak-schen Fasern widmet, gibt eine wesentlich abweichende, unten näher zu besprechende Darstellung.

Bevor ich daran gehe, eine Analyse der Remak'schen Fasern zu versuchen, habe ich mich mit der Frage zu beschäftigen, was denn das Element sei, aus dem sich ein Stamm Remak'scher Fasern zusammensetzt. So wenig Klarheit herrscht in diesen Verhältnissen, dass der Begriff „Remak-sche Faser" einer präcisen Feststellung noch bedarf.

Schon bei oberflächlicher Untersuchung eines aus Remak'schen Fasern bestehenden Nerven, z. B. eines Milznerven der Wiederkäuer, überzeugt man sich leicht, dass derselbe aus parallel verlaufenden feinen Fäden besteht. Es fragt sich nun: gehören Bündel dieser Fibrillen irgendwie zu einem höheren Ganzen, d. h. zu einer Nervenfaser, zusammen?

Diese Frage wird allgemein bejaht. Remak zwar spricht sich in dieser Beziehung nicht mit Bestimmtheit aus. Max Schultze dagegen lässt ein Fibrillenbündel von einer Schwann'schen Scheide umschlossen sein und gibt damit eine ganz scharfe Definition. Allein eine solche Scheide existiert thatsächlich nicht. Darauf hat, soviel ich weiss, zuerst Ranvier hingewiesen; ich kann seine Angaben in dieser Hinsicht vollkommen bestätigen.

Gleichwohl gehören auch nach Ranvier gröbere oder feinere Bündel solcher „Elementarfasern" zu einer Remak'schen Faser zusammen. Charakterisiert soll dieselbe dadurch sein, dass sich oberflächlich an ihr Kerne finden, im Innern dagegen nicht.

Nach meinen Untersuchungen ist auch diese Auffassung nicht haltbar, vielmehr ist jede „Elementarfaser" als solche selbständig und repräsentiert an sich eine Nervenfaser.

Ich benützte zum Studium der Remak'schen Fasern vorzugsweise die Milznerven des Ochsen und Kalbes, die, wie bekannt, nur ganz wenige Fasern der anderen Art enthalten. Zupfpräparate und Querschnitte von in Osmiumsäure gehärteten und mit Säure-Fuchsin gefärbten Nerven ergaben folgende Resultate. Fasst man zunächst einen Querschnitt (Fig. XX. Taf. II.) ins Auge, so erkennt man, dass die eng an einander gelagerten Fibrillen, die in ihrer Gesammtheit bei mittlerer Vergrösserung den Eindruck einer

fast homogenen grau-roten Masse machen, durch intensiv rot gefärbte feine Züge in grössere und kleinere unregelmässig gestaltete Gruppen geschieden werden. Dass es sich hier nicht um geschlossene, die einzelnen Bündel umhüllende Membranen handelt, ersieht man, abgesehen von der ganzen Anordnung besonders daraus, dass die Scheidewände häufig sich allmählich verlieren, so dass eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Bündel von einander nicht gegeben ist. An Zupfpräparaten überzeugt man sich, dass die Scheidewände aus fibrillärem Bindegewebe bestehen, wie solches in ähnlicher Anordnung in allen Nerven vorkommt. Bei der Isolation mit Nadeln zerlegt sich der Nervenstamm naturgemäss zunächst in diese sehr verschieden breiten Bündel, die sich meist auf längere Strecken von einander trennen lassen. Sie repräsentieren vielleicht zum Teil die Remak'schen Fasern Max Schultze's, der die bei geeigneter Behandlung erscheinenden Kerne in der richtigen Voraussetzung, dass Nervenfibrillen kernlos sind, auf eine dieselben umhüllende Scheide bezog, die er mit der Schwann'schen Scheide der markhaltigen Fasern homologisierte.

Setzt man die Isolation weiter fort, so kann man einzelne Fibrillen (Fig. XIX.) (Taf. II.) nur selten auf längere Strecken frei legen, da dieselben sehr fest an einander haften. Gewöhnlich gelingt es nur, die gröberen Bündel streckenweise in feinere zu spalten, diese vielleicht abermals, auf welche Weise ein aus Fibrillenbündeln zusammengesetztes unregelmässiges Maschenwerk entsteht, das als Kunstprodukt kaum einer Erwähnung bedürfte, wenn nicht Ranvier darauf seine höchst eigentümliche Darstellung der Remakschen Fasern gegründet hätte. Er beschreibt dieselben als blasse, längsgestreifte, vielfach mit einander anastomosierende Fasern von sehr wechselndem Kaliber. Zwischen ganz feinen und solchen, welche den Durchmesser einer mittelstarken markhaltigen Faser erreichen, finden sich alle Uebergangsstufen. Eine Scheide existiert nicht. Die einzelnen Fasern verzweigen sich und vereinigen sich mit einander ohne irgend welche Regelmässigkeit, so dass ein Netzwerk mit kleineren oder grösseren Maschenräumen entsteht, die nur dadurch charakterisiert sind, dass ihr längster Durchmesser mit der Achse des Nerven parallel läuft. Die Längsstreifung beruht auf einer Zusammensetzung aus Fibrillen oder Elementarfasern, deren Anzahl je nach der Stärke der Faser grösser oder kleiner ist. Alle Zweige des Netzwerks besitzen Kerne, aber in sehr unregelmässiger Verteilung; an

einer Stelle der Faser liegen dieselben dicht gedrängt, während sie dann wieder auf lange Strecken fehlen können. Die Kerne liegen stets oberflächlich, bilden aber einen integrierenden Bestandteil der Faser.

Mit Ausnahme dieses letzten Punktes kann ich die Ranvier'sche Darstellung in sofern vollkommen bestätigen, als sie die Bilder, die man durch vorsichtiges Auseinanderziehen mit Nadeln erhält, sehr getreu wiedergibt. Allein diese ohne weiteres als den wirklichen Verhältnissen entsprechend aufzufassen, dafür scheint mir durchaus kein Grund vorzuliegen.

Ein Netzwerk, wie das beschriebene lässt sich ebenso gut aus einem Sehnen- oder Muskelbündel darstellen, ohne dass dabei an Anastomosen gedacht werden kann. Ausserdem muss man fragen, was denn bei einem Nerven, der nur aus Remak'schen Fasern besteht, in den vielfachen Maschenräumen des Netzwerkes liegt. Das einzige Moment, das Ranvier's Remak'sche Fasern als bestimmt begrenzte Elementargebilde zu charakterisieren scheint, liegt in der von ihm beschriebenen ausschliesslich oberflächlichen Lagerung der Kerne. Allein durch die Beifügung, dass es oft den Anschein habe, als befänden sich die Kerne im Innern der Faser, dass aber dann eben zwei Fasern einander dicht anlägen oder der Maschenraum so eng sei, dass er vom Kern vollständig ausgefüllt werde, verliert die obige Angabe sehr an Gewicht. Ich habe häufig Bündel isoliert, an denen die Kerne nicht oberflächlich lagen, und auch am Querschnitt finden sich dieselben meist mitten unter den Fibrillen, ohne dass ihre Lage irgendwie mit einer Grenze von Fibrillenbündeln im Zusammenhang stünde (Fig. XX.).

Ich glaube auf Grund dieser Thatsachen die Anschauungen, nach denen eine grössere Zahl von Fibrillen zu einer Nervenfaser vereint sei, als irrig bezeichnen zu müssen, woraus sich ergibt, dass jede Fibrille für sich eine Nervenfaser repräsentiert. Ich werde sie deshalb fortan als „Remak'sche Faser" bezeichnen. Diese nun muss weiter analysiert werden. Vergleicht man dieselbe mit einer Nervenfibrille, wie diese sich an Quer- und Längsschnitten durch markhaltige Nervenfasern darstellt, so ergeben sich zwischen beiden sehr wesentliche Unterschiede:

1) Der Durchmesser der Nervenfibrille beträgt nur etwa den vierten Teil von dem der Remak'schen Faser.

2) Die Nervenfibrille bleibt nach Behandlung mit Osmiumsäure nahezu farblos; die Remak'sche Fibrille erhält durch die Wirkung dieser Flüssigkeit einen deutlichen graugelben Ton. Auf Querschnitten aber durch in diesem Reagens erhärtete Nerven erscheint die erstere als ein homogener Punkt, der erst durch Färbung deutlich sichtbar gemacht werden kann, der Querschnitt der Remak'schen Faser dagegen (Fig. XX.) stellt einen graugelb gefärbten Ring dar mit farblosem Centrum, das sich nach Behandlung mit Säure-Fuchsin wie eine Nervenfibrille rosa färbt.

3) Der Inhalt des Achsenraumes der markhaltigen Faser gerinnt sowohl kurze Zeit nach dem Tode, als auch unter Einwirkung aller conservierenden Flüssigkeiten mit Ausnahme der Osmiumsäure zu einem centralen soliden Stab, an dem sich eine fibrilläre Struktur meist kaum mehr erkennen lässt; die Remak'schen Fasern ziehen sich nach dem Tode unter Collabierung an die bindegewebigen Scheidewände zurück [1]), behalten aber nach Behandlung mit allen Conservierungsflüssigkeiten ihre Selbständigkeit, so dass sie leicht als solche erkannt und isoliert werden können. Ueberhaupt zeigt die Remak'sche Faser der Nervenfibrille gegenüber eine sehr bedeutende Resistenz.

4) Die Nervenfibrille ist kernlos; die Remak'schen Fasern enthalten Kerne zwischen sich, die nur zu ihnen gehören können und die sich von den Kernen des Bindegewebes leicht unterscheiden lassen. Darüber allerdings, ob die Kerne den einzelnen Fasern zugerechnet werden müssen oder ob sie nur zwischen denselben liegen, kann man nur schwer zu einem unzweifelhaften Resultat gelangen. Ich kann nur soviel mitteilen, dass die Kerne auch bei weit fortgesetzter Isolation nie frei werden, d. h. herausfallen, sondern dass sie stets den Fasern anhaften. Auch trifft man sie häufig mit einem Rest Protoplasma, in dem ich übrigens niemals die von Key und Retzius beschriebenen und gezeichneten Körnchen wahrnahm, vollständig isolierten Fasern anhaftend (Fig. XIX.), und hier macht

1) Hierauf beziehe ich eine Notiz von Fr. Huth (Beitrag zur Kenntnis der symp. Nerven. Nachr. v. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 1885. Nr. 4.), wonach die sympathischen Fasern in Form von Röhren angeordnet sein sollen, welche Lymphräume umschliessen. Von Milznerven, die erst einige Zeit nach dem Tode des Tieres in Osmiumsäure eingelegt worden waren, erhielt auch ich Querschnitte, welche eine solche Auffassung nahe legen. Die Querschnitte durch den ganz frisch mit Osmiumsäure behandelten Nerven lehren jedoch, dass die Remak'schen Fasern normaler Weise die von den bindegewebigen Scheidewänden abgegrenzten Räume vollständig und in gleichmässiger Verteilung ausfüllen.

es nun in der That nicht selten den Eindruck, als gehörten sie diesen allein an, ohne jedoch in deren Verlauf eingeschaltet zu sein, indem sich die Faser bei günstiger Lagerung neben dem Kern vorbei verfolgen lässt.

Aus den angeführten Unterschieden ist zunächst der Schluss zu ziehen, dass die beiden verglichenen Gebilde einander nicht gleichwertig sind; vielmehr ergibt sich die Remak'sche Faser der Nervenfibrille gegenüber als etwes Zusammengesetztes; sie ist also jedenfalls nicht Nervenfibrille allein. Dass sie eine solche aber enthält, lässt zich nach allen unseren Erfahrungen mit ziemlicher Sicherheit vermuten. In der That steht nichts im Wege, den die Achse der Remak'schen Faser einnehmenden Faden, der sich wenigstens gegen Osmiumsäure und Fuchsin wie eine Nervenfibrille verhält und mit dieser auch in den Dimensionen ungefähr übereinstimmt, als solche anzusprechen. Damit muss sich aber von selbst der Gedanke aufdrängen, dass der periphere, an Masse überwiegende Bestandteil der Remak'schen Faser nichts anderes ist als eine diese Nervenfibrille dicht umschliessende Scheide. Ich richtete deshalb mein Angenmerk darauf, ob sich nicht die in der Scheide der anderen Nervenfaserart enthaltenen specifischen Substanzen auch hier nachweisen liessen.

Was die Prüfung auf Nervenmark betrifft, so muss die Osmiumsäure in allen Fällen, in denen es sich um dünne Schichten oder um eine feine Verteilung dieser Substanz handelt, als ein völlig unzulängliches Reagens bezeichnet werden. Die charakteristische blauschwarze Färbung tritt nur bei grösseren Mengen von Mark auf; unter den genannten Umständen dagegen verursacht die Osmiumsäure nur einen leichten grauen Ton. So ist man im Stande, von starken markhaltigen Nervenfasern, die in Osmiumsäure gehärtet worden sind und intakt tief schwarz erscheinen, so feine Schnitte herzustellen, dass die dadurch gewonnenen dünnen Lamellen der Markscheide nur einen schwachen grauen Ton zeigen, den man, ohne es zu wissen, schwerlich für eine Reaktion auf Nervenmark halten würde. Man kann deshalb nicht erwarten, dass, wenn die Remak'schen Fasern Mark enthalten, dieses sich durch Osmiumsäure nachweisen lasse.

Viel feiner ist für die genannten Fälle eine Methode, die von Weigert [1]) für das Rückenmark angegeben worden ist und die darin besteht, dass man

1) Weigert, Ausführliche Beschreibung d. in Nr. 4 erwähnten neuen Färbungsmethode für das Centralnervensystem. Fortschritte der Medizin. 1884. Nr. 6.

das in Müller'scher Flüssigkeit erhärtete Objekt mit Haematoxylin überfärbt und die Schnitte eine kurze, für den einzelnen Fall empirisch festzustellende Zeit lang in einer Lösung von 2 Teilen Borax und 2,5 Teilen rotes Blutlaugensalz auf 100 Teile Wasser auszieht. Das Nervenmark hält das Haematoxylin am längsten und erscheint, während die Kerne und das Bindegewebe schon gelb geworden sind, noch intensiv blau. Dieser Contrast der Färbung ist auch bei feiner Verteilung des Markes noch leicht wahrzunehmen.

Schnitte von Milznerven, die ich nach dieser Methode behandelt habe, zeigen nun bei völliger Gelbfärbung der bindegewebigen Scheiden und der Kerne im Bereich der Remak'schen Fasern einen so deutlichen blauen Ton, dass ich nicht zweifle, dass diese Fasern, wenn auch in geringer Menge und feinster Verteilung, Nervenmark enthalten.

Von noch besserem Erfolg war die Prüfung auf Neurokeratin. Ich unterwarf ein Stück vom Milznerven des Kalbes und zur Controle ein etwa gleich grosses vom Ischiadicus des Frosches einer vierundzwanzigstündigen künstlichen Verdauung in Trypsin bei einer Temperatur von ungefähr 40°. Während sich nach Alkoholextraktion an den markhaltigen Fasern die bekannten Spongiosanetze zeigten, erschienen die Remakschen Fasern in ihrer Form fast gänzlich unverändert. Sie liessen sich ohne besondere Schwierigkeit isolieren, ihr Durchmesser war etwas kleiner geworden und an Stelle des homogenen Aussehens war eine leichte Granulierung sichtbar. In Färbung und Lichtbrechungsvermögen aber zeigten sie eine derart vollkommene Uebereinstimmung mit den Spongiosabälkchen, dass wir es unzweifelhaft auch hier mit Neurokeratin zu thun haben.

Nach diesen Thatsachen betrachte ich die Remak'sche Faser als eine Nervenfibrille mit dicht anliegender Scheide: abgesehen von der nackten Fibrille die einfachste Form der Nervenfaser.

Ob Nervenfibrille und Scheide genetisch zusammengehören oder ob auch hier, wie ich glauben möchte, die Scheide durch sekundäre Umwachsung der Fibrille von Seite embryonaler „Scheidenbildungszellen" entsteht, als deren Reste die beschriebenen Kerne anzusehen wären, kann erst durch Untersuchung der Entwickelung festgestellt werden. Zellgrenzen, überhaupt regelmässige Silbermarken konnte ich an den Remakschen Fasern auf keine Weise zur Anschauung bringen.

III. Die Nervenfasern des Olfactorius.

Die Fasern des Olfactorius werden allgemein als mit den Remak'schen Fasern identisch oder denselben wenigstens nahe verwandt beschrieben, wobei die Marklosigkeit als das hauptsächlichste gemeinsame Charakteristicum in Anschlag gebracht wird. Unsere Kenntnisse über den Bau des Olfactorius beruhen fast ausschliesslich auf den Untersuchungen Max Schultze's [1]) und haben seitdem kaum eine nennenswerte Bereicherung erfahren. In der That muss es nach der erschöpfenden Analyse, die dieser Forscher gegeben hat, fast unmöglich erscheinen, ohne wesentlich andere Methoden und neue Gesichtspunkte seine Darstellung irgendwie zu modificieren oder zu erweitern.

Nur die Vergleichung mit den inzwischen besser bekannt gewordenen nervösen Bestandteilen der markhaltigen Fasern setzt uns in den Stand, nicht die Darstellung Max Schultze's, sondern nur die Auffassung, die er über den Bau des Olfactorius begründet hat, als irrtümlich zu erkennen.

Ich beginne meine Darstellung mit dem Olfactorius des Hechts. Derselbe besteht aus scharf abgegrenzten, von einer relativ dicken, strukturlosen Scheide umschlossenen Fasern, deren Durchmesser innerhalb sehr weiter Genzen (10—40 μ) schwankt. Der Querschnitt (Fig. XXI. Taf. II.) ist teils rundlich, meist aber durch gegenseitige Abplattung der einzelnen Fasern unregelmässig gestaltet.

Die Scheide ist vollständig ausgefüllt mit einer Substanz, die an der frischen Faser eine leicht erkennbare, aber verschwommene Längsstreifung zeigt. Nach Behandlung mit Osmiumsäure erscheint dieser Inhalt dunkelgrau gefärbt und lässt gleichfalls nur eine schwache Längszeichnung wahrnehmen. Bei geeigneter Behandlung zeigt sich die Scheide an ihrer Innenfläche in unregelmässiger Verteilung mit Kernen besetzt; Zellgrenzen lassen sich nicht in ihr nachweisen.

Nach längerer Maceration in 0,04%iger Chromsäurelösung oder 0,4—0,6%iger Lösung von chromsaurem Kali konnte nun Max Schultze aus dem Inhalt der Nervenfaser zweierlei Bestandteile isolieren: zahllose äusserst feine Fibrillen und eine feinkörnige Masse, „von der es schwer

1) M. Schultze, Untersuch. über den Bau der Nasenschleimhaut etc.

zu sagen ist, ob sie den Fäserchen selbst angehört oder zwischen denselben liegt." Damit war der Bau der Olfactoriusfaser im Wesentlichen gekennzeichnet; zugleich aber hatte Max Schultze hier zum ersten Mal die Zusammensetzung einer Nervenfaser aus Nervenfibrillen nachgewiesen und damit den Ausgangspunkt gewonnen für seine bekannten weiteren Untersuchungen [1]), in denen er die Lehre von der fibrillären Struktur für alle Nervenfasern durchführte und begründete. Indem er auch den Achsencylinder der markhaltigen Nervenfaser als ein Bündel von Nervenfibrillen mit körniger interfibrillärer Substanz betrachtete, setzte er denselben dem Inhalt der Olfactoriusfaser gleich und definierte diese demnach als „Achsencylinder mit Schwann'scher Scheide."

Wenn wir jetzt diese Definition verwerfen müssen, so ist der Irrtum Max Schultze's nicht etwa darin zu suchen, dass er die Fasern des Olfactorius nicht richtig erkannte, sondern in seiner unrichtigen Vorstellung über den „Achsencylinder" der markhaltigen Faser. Nachdem dieser sich als ein Bündel reiner Nervenfibrillen erwiesen hat, die nur von einer lymphatischen Flüssigkeit umspült sind, muss der Inhalt der Olfactoriusfaser auf den ersten Blick als etwas Zusammengesetzteres erscheinen, das sich dem „Achsencylinder" nicht ohne weiteres gleichsetzen lässt.

Um dies näher zu erläutern, verweise ich auf den Querschnitt, der in Fig. XXI. wiedergegeben ist [2]). Ich bemerke dabei, dass sich eine Analyse nur an ganz dünnen Schnitten ausführen lässt. Hier ist zunächst zu erkennen, dass, wie ich Max Schultze gegenüber bemerken muss, wenigstens in den gröberen Fasern von der äusseren Scheide sekundäre Membranen ausgehen, welche die Faser in zwei oder mehrere Abteilungen zerlegen. Die dadurch abgegrenzten Räume sieht man nun am Querschnitt von einem grau gefärbten Reticulum, (der interfibrillären Substanz Max Schulze's) erfüllt, durch welches annähernd gleich grosse, vollständig von einander abgeschlossene Maschenräume entstehen, deren Durchmesser ungefähr $1/2\ \mu$ beträgt. Längsschnitte und Zupfpräparate ergänzen dieses Bild dahin, dass die durch die Osmiumsäure grau gefärbte Substanz in

1) M. Schultze, Observationes de structura cellularum fibrarumque nervearum. Bonnae 1868, und: Allgemeines über die Strukturelemente d. Nervensystems in Stricker's Handbuch.

2) Die Schnitte wurden nach derselben Methode angefertigt, die oben (pag. 2.) für die markhaltigen Fasern ausführlich beschrieben worden ist.

Form zarter mit einander verschmolzener Röhrchen angeordnet ist, welche das ganze Lumen erfüllen.

In jedem solchen Röhrchen liegt eines der von Max Schultze entdeckten „Fäserchen“, am Querschnitt meist bloss durch den roten Ton erkennbar. Nur an einzelnen besonders dünnen Schnitten gelang es mir den Querschnitt der Fibrille als einen roten Punkt zu erkennen, der das Lumen des Röhrchens nicht völlig ausfüllt.

Wir haben hier also ebenso wie bei den Remak'schen Fasern jede einzelne Nervenfibrille von einer Scheide umhüllt; diese aber gehört nicht einer Fibrille ausschliesslich an, sondern nimmt zugleich an der Einscheidung der benachbarten Teil. Die Längsstreifung aber, die sich an der intakten Faser beobachten lässt, ist nicht, wie Hans Schultze [1]) anzunehmen scheint, als der Ausdruck der Nervenfibrillen zu betrachten, sondern sie ist durch die Röhrenform der Fibrillenscheiden bedingt. Die Fibrillen selbst können nur nach der von Max Schultze vorgeschriebenen Maceration durch Isolation zur Anschauung gebracht werden.

Woraus bestehen nun die beschriebenen Fibrillenscheiden? Beim Hecht muss sich schon nach Behandlung mit Osmiumsäure sofort der Gedanke an Mark aufdrängen. Die Substanz erhält in diesem Reagens eine dunkelgraue Färbung; auch färbt sich der Olfactorius als Ganzes in Osmiumsäure fast ebenso rasch schwarz wie ein peripherer Nerv. Die Prüfung mit der oben beschriebenen Methode von Weigert ergab demgemäss eine intensive Blaufärbung. Man kann übrigens auch einen direkteren Nachweis liefern. Lässt man den Nerven noch längere Zeit nach dem Tode des Tieres im Körper, so fliesst die Substanz der Fibrillenscheiden zu grösseren Tropfen zusammen, die sich nun in Osmiumsäure tief schwarz färben und die charakteristischen Myelinformen zeigen.

Ausserdem enthalten die Fibrillenscheiden aber auch Neurokeratin. Behandelt man einen Olfactorius 24 St. mit Trypsin, so bleibt innerhalb der unverdauten äusseren Scheiden ein ziemlich beträchtlicher krümeliger Rest zurück, der jedoch von der ursprünglichen Anordnung nichts mehr erkennen lässt.

---

1) Hans Schultze, Axencylinder und Ganglienzelle. Archiv für Anatomie und Entw. 1878. pag. 277, Fig. 17.

Die Olfactoriusfasern der höheren Wirbeltiere, von denen ich die des Frosches, der Schildkröte (Testudo graeca) und des Meerschweinchens untersucht habe, schliessen sich an das für den Hecht beschriebene Verhalten eng an. Fibrillen und Fibrillenscheiden stellen sich ganz in der beschriebenen Weise dar, nur enthalten die letzteren, je höher wir steigen, umso weniger Mark, wie sowohl die Reaktion gegen Osmiumsäure als gegen die Weigert'sche Färbung beweist.

Die Frage nach der Abgrenzung der einzelnen Fasern ist jedoch hier schwieriger zu beantworten. Max Schultze lässt dieselben ebenso wie die des Hechts von einer kernhaltigen Membran umhüllt sein. Ich konnte eine solche weder durch Isolation noch an Querschnitten mit Sicherheit nachweisen. Während sich die Fasern des Hechts sehr leicht isolieren lassen, ist bei denen der übrigen untersuchten Wirbeltiere ziemliche Vorsicht geboten; sonst erhält man nur Bruchstücke. Auch bei möglichster Sorgfalt zeigen die isolierten Bündel nie so scharfe Contouren, dass man daraus auf das Vorhandensein einer Membran schliessen könnte.

Am Querschnitt lässt sich zwar eine Zerlegung in grössere und kleinere unregelmässig gestaltete Gruppen leicht erkennen; diese aber sind nicht durch scharfe Doppellinien von einander geschieden, wie dies bei Membranen, welche den einzelnen Abteilungen angehörten, der Fall sein müsste, sondern nur durch einfache oft undeutliche und punktiert erscheinende Züge, die nicht einmal den Sekundärscheiden der Hechtfasern gleichgestellt werden können.

Ich halte die vorliegenden Scheidewände deshalb für flächenhaft ausgebreitetes Bindegewebe, wie es sich in gleicher Anordnung zwischen den Fasern der weissen Substanz des Rückenmarks findet, und glaube Max Schultze in diesem Punkt umso eher widersprechen zu dürfen, als derselbe an Bündeln Remak'scher Fasern, wo auch Ranvier das Vorhandensein von Membranen entschieden in Abrede stellt, gleichfalls solche beschreibt.

Will man nun eine so begrenzte Gruppe als Nervenfaser bezeichnen, so wird sich diese zu der des Hecht-Olfactorius etwa ebenso verhalten, wie eine markhaltige Faser der weissen Substanz des Rückenmarks zu einer peripheren markhaltigen Nervenfaser.

Vergleichen wir nun auf Grund der gewonnenen Resultate die Olfactoriusfaser mit dem Fibrillenbündel der markhaltigen Nervenfaser, so kann von einer Gleichstellung beider nicht mehr die Rede sein. Will man den Vergleich zwischen beiden Faserarten durchführen, so muss man die Olfactoriusfaser mit der ganzen markhaltigen centralen oder peripheren Nervenfaser vergleichen. Dann entspricht der „Achsencylinder“ der letzteren der Gesammtheit der in einer Olfactoriusfaser enthaltenen Nervenfibrillen, die „interfibrilläre“ Substanz dieser Fasern aber ist der Markscheide jener als gleichwertig zu erachten. Der Unterschied zwischen beiden Faserarten ist nur der, dass im einen Fall die die Scheiden formierenden Substanzen jede Fibrille des Bündels einzeln umgeben, während sie im andern Fall das Fibrillenbündel in seiner Gesammtheit umschliessen.

Für die Berechtigung einer solchen Vergleichung kann, wie ich glaube, auch das an den Olfactoriusfasern zu beobachtende Verhalten der Kerne angeführt werden, deren Besprechung ich aus diesem Grunde bis hierher verschoben habe. An den Fasern der über den Fischen stehenden Wirbeltiere erkennt man sehr leicht, dass nicht nur zwischen ihnen Kerne liegen, sondern auch in ihrem Innern. Diese zeigen ein eigentümliches Verhalten, wie der in Fig. XXII. (Taf. II.) wiedergegebene, nicht sehr dünne Schnitt durch den Olfactorius des Frosches erkennen lässt. Es strahlen nämlich von denselben nach allen Richtungen rot gefärbte Züge aus, die, teilweise mit denen benachbarter Kerne anastomosierend, sich in ein feineres ebenfalls noch durch rote Färbung ausgezeichnetes Reticulum aufzulösen scheinen, an das sich dann erst die eigentlichen Fibrillenscheiden anschliessen. Auch beim Hecht finden sich mitten in der Faser und ohne Beziehung zu den Sekundärscheiden solche Kerne, die das beschriebene Verhalten gleichfalls erkennen lassen (Fig. XXI.). Ich glaube daraus und besonders aus dem Umstand, dass die im Innern der Faser gelegenen Kerne kaum zu anderen Elementen in Beziehung gebracht werden können, auf einen genetischen Zusammenhang zwischen ihnen und den Fibrillenscheiden schliessen zu dürfen, wonach diese ebenso wie die Scheiden der „markhaltigen“ Fasern als accessorische Bildungen zu betrachten wären, die mit den Nervenfibrillen ursprünglich nichts zu thun haben. Der Beweis hiefür ist natürlich erst von der Entwicklungsgeschichte zu erwarten.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Kupffer, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung ich die vorstehenden Untersuchungen ausgeführt habe, spreche ich für die Förderung, die er mir in jeder Hinsicht im reichsten Masse dabei zu Teil werden liess, meinen besten Dank aus. In gleicher Weise bin ich dem Assistenten des Instituts, Herrn A. Boehm, für seine vielfache Unterstützung mit Rat und That zu herzlichstem Danke verpflichtet.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, für die nicht ein anderes System besonders angegeben ist, sind bei Anwendung von Zeiss homog. Immersion 1/18 gezeichnet.

Fig. I. a. b. c. Längsschnitte durch drei Fasern aus dem Ischiadicus des Frosches. Behandlung: Osmiumsäure 1/2%, Säure-Fuchsin. (Siehe den Text pag. 2.)

Fig. II. Längsschnitt durch eine Ranvier'sche Einschnürung. Frosch, Ischiadicus. Behandlung wie in Fig. I.

Fig. III. Desgleichen.

Fig. IV. Faser aus dem Ischiadicus des Frosches. Der Nerv wurde 24 Std. mit Kochsalzlösung 0,75%, dann mit Osmiumsäure behandelt. Glycerinpräparat. — Vom Schnürring aus lässt sich nach beiden Seiten das innere Neurilemm eine Strecke weit verfolgen.

Fig. V. a. b. c. Drei Einschnürungen von Fasern aus dem Ischiadicus des Frosches, während des durch Einwirkung von destilliertem Wasser hervorgerufenen „Markstromes" gezeichnet. Das Mark des nach unten gerichteten Segments beginnt sich durch den Schnürring hindurchzuschieben. (Seibert und Krafft. Imm. VIII. Oc. I.)

Fig. VI. Schematischer Längsschnitt zu Fig. V., um das Verhalten des (mit roter Farbe gezeichneten) Neurilemms zu demonstrieren.

Fig. VII. und **VIII.** Fasern aus dem Ischiadicus des Frosches, ohne Zusatz einer Flüssigkeit isoliert und dann mit 1/2%iger Silberlösung behandelt. Glycerinpräparat.

Fig. IX. und **X.** Fasern aus einem 24 Std. in 1/2%iger Silberlösung gelegenen Frosch-Ischiadicus isoliert. Glycerinpräparat.

Fig. XI. Faser aus dem Ischiadicus des Frosches frisch isoliert und dann mit einer Mischung von Silberlösung (1%) und Salpetersäure (10%) z. gl. T. behandelt. Glycerinpräparat.

Fig. XII. Segmentierte Fasern aus dem Grenzstrang des Sympathicus des Kaninchens, frisch auf dem Objektträger isoliert, dann Osmiumsäuredämpfen ausgesetzt und nun mit Silberlösung (1/2%) behandelt. (Hartnack, Obj. VII. Oc. 2.)

Fig. XIII. Desgleichen. Die einzelnen Fasern besser isoliert. Färbung mit Pikrocarmin. (Hartnack, Obj. VII. Oc. 2.)

Fig. XIV. a. b. Zwei Fasern aus dem Ischiadicus des Frosches. Behandlung wie bei dem Präparat der Fig. XII. (Hartnack, Obj. VII. Oc. 2.)

Fig. XV. a. b. Desgleichen. Färbung mit Säure-Fuchsin. (Hartnack, Obj. VII. Oc. 2.)

Fig. XVI. Faser aus dem Ischiadicus des Frosches. Behandlung wie bei dem Präparat der Fig. XII.

Fig XVII. Schematischer Längsschnitt zu den Figuren XIV—XVI. Das Neurilemm ist mit roter, die Markscheide mit grauer, der Silberniederschlag mit schwarzer Farbe gezeichnet.

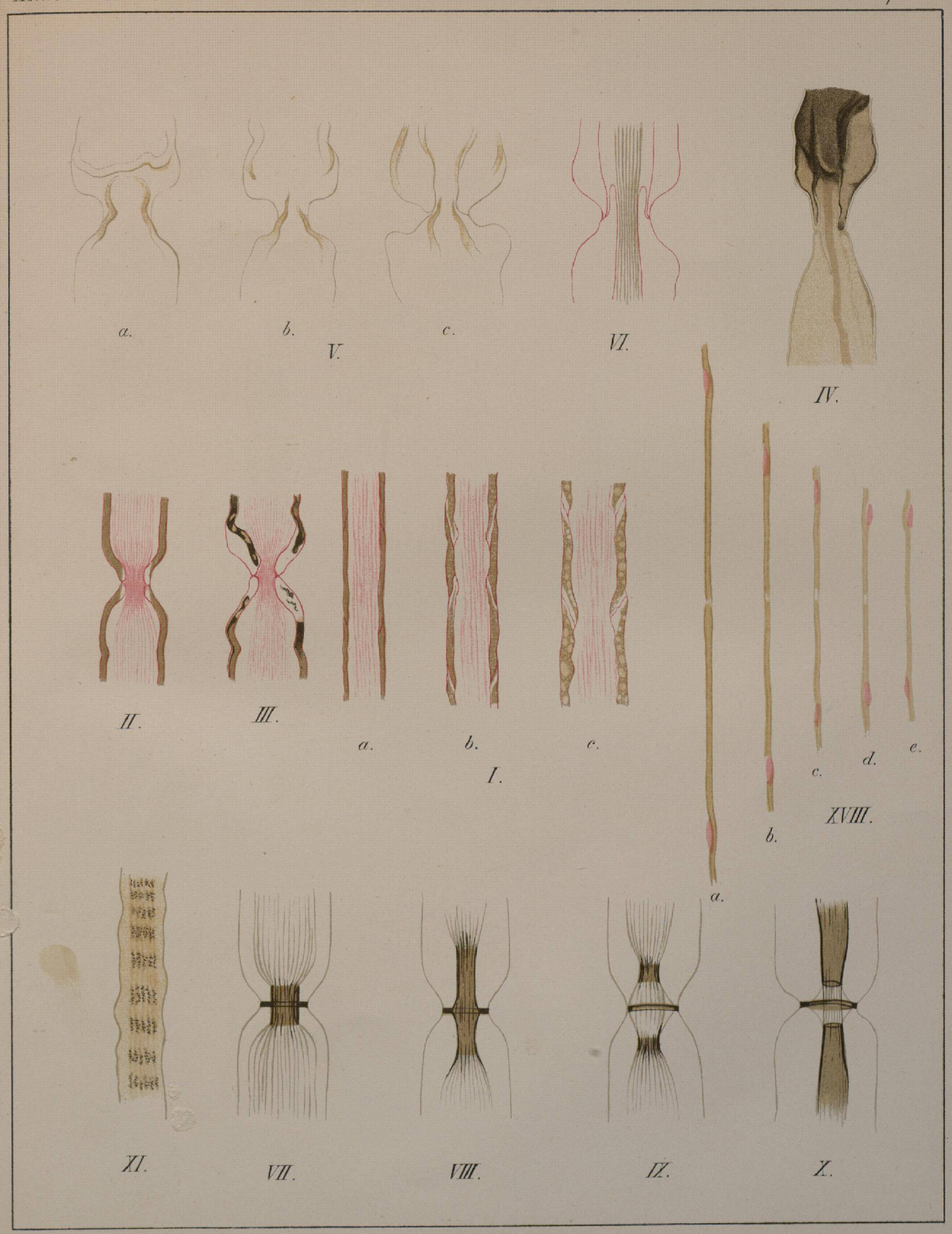
Fig. XVIII. Fünf Fasern aus dem Grenzstrang des Sympathicus der Katze. Behandlung: Osmiumsäure 1/2%, Pikrocarmin. Vergrösserung 300. (Hartnack, Obj. VII. Oc. 2.)

Fig. XIX. Remak'sche Fasern und eine markhaltige Faser aus dem Milznerven des Kalbes. Behandlung: Osmiumsäure 1/2%, Pikrocarmin. Vergrösserung 660.

Fig. XX. Ein Stück eines Querschnittes durch den Milznerven des Kalbes. Behandlung: Osmiumsäure, Säure-Fuchsin. Im grösseren Teil sind nur die bindegewebigen Scheidewände und die Kerne eingezeichnet. Rechts unten Querschnitt durch eine markhaltige Faser. Vergrösserung 800.

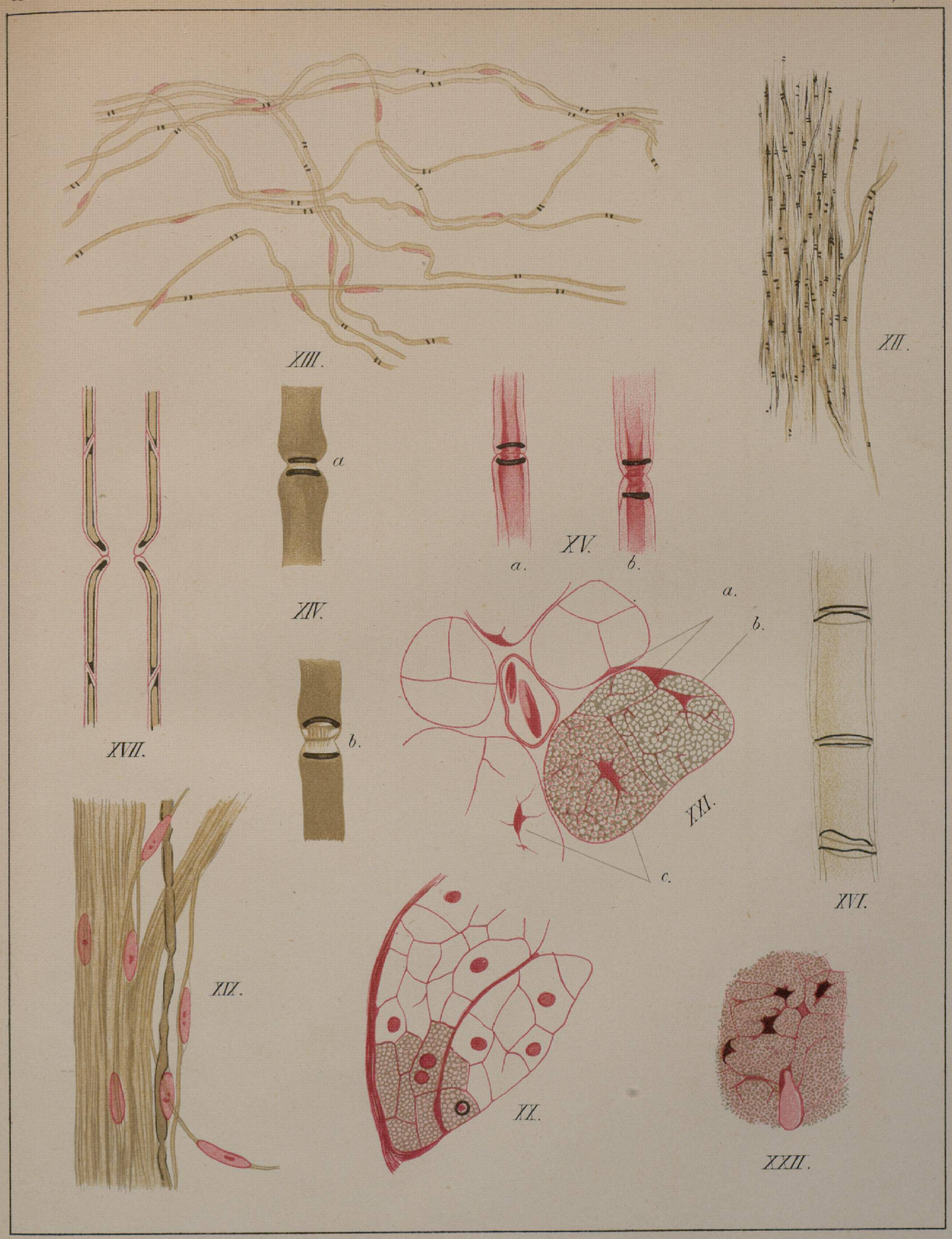
Fig. XXI. Ein Stück eines Querschnittes durch den Olfactorius des Hechts. Behandlung: Osmiumsäure 1/2%, Säure-Fuchsin. Die Fibrillenscheiden sind nur in einer Faser eingezeichnet, die Nervenfibrillen nur in einem Teil dieser Faser. In der Mitte ein Capillargefäss mit zwei Blutkörperchen. a) Kerne der äusseren Scheide, b) Kern einer Sekundärscheide, c) Kern mit davon ausstrahlenden Zügen, ohne Beziehung zu den genannten Scheiden. Vergrösserung 1150.

Fig. XXII. Stück eines Querschnitts durch den Olfactorius des Frosches. Behandlung wie bei dem Präparat der Fig. XXI. Unten ein Capillargefäss.



Boveri del.

Lith. Anstalt v. Gebrüder Obpacher in München.



Boveri del.

Lith. Anstalt v. Gebrüder Obpacher in München.