

Aus der Physiologischen Abteilung des Kaiser Wilhelm-Institutes
für Hirnforschung, Göttingen (Leiter: Prof. Dr. A. E. KORNMÜLLER).

Maßzahlen über Achsenzylinder und Markscheide markhaltiger Nervenfasern des Kaltblüters.

Messungen am *N. ischiadicus* von *Rana esculenta*.

Von

EDUARD SCHUCHARDT.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 17. Juli 1947.)

I. Einleitung.

Es ist unter anderem unser Bestreben, für die Ergebnisse der experimentellen Physiologie des peripheren Nervensystems aus der Morphologie seiner Elemente Verständnis zu gewinnen. Wir setzen daher mit der vorliegenden Mitteilung unser Bemühen fort, möglichst genaue quantitative Vorstellungen über die morphologische Struktur der markhaltigen Nervenfasern zu erhalten. Die Frage nach der Beziehung zwischen Achsenzylinderdurchmesser und Dicke der Markscheide hat Bedeutung für die Vorgänge bei der Erregungsleitung und anderen physiologischen Besonderheiten der Nervenfasern. Darüber hinaus sehen wir auch die Möglichkeit, gewisse morphologische Tatsachen zu verknüpfen und in ihrer Entstehung zu klären. Die vorliegenden Messungen sind ein Beitrag zu diesem Problem.

II. Material und Methodik.

Die Untersuchungen wurden an einem erwachsenen Frosch der Art *Rana esculenta* angestellt. Das Tier besaß ein Gewicht von 38 g, die Körperlänge betrug 58 mm (gemessen vom Kopf—Steißbein) und eine Oberschenkel­länge von 26 mm.

Der rechte *N. ischiadicus* wurde frei präpariert und in seiner ganzen Länge ohne Zerrung entnommen, anschließend in gestrecktem Zustand an einem Stab befestigt und zur Fixation in 4% Formollösung gebracht. Verweildauer 4 Tage. Darauf wurde aus dem mittleren Abschnitt des Nerven ein Stück von 1 cm Länge herausgeschnitten. Dieses Stück wurde dann in toto zur Darstellung der Markscheiden nach WEIGERT gefärbt, in Celloidin eingebettet und in Serie geschnitten. Schnitt­dicke 15 μ . Nach dem Aufziehen auf den Objektträger wurden die Präparate in Caedax eingeschlossen. — Wichtig war einwandfreie Messerführung senkrecht zum Faserverlauf und eine gute Darstellung der Markscheiden. — Aus der Serie wurde das beste Präparat zur Anfertigung von Mikraufnahmen ausgewählt.

Unter dem Mikroskop fand sich der *N. ischiadicus* durch Bindegewebe in den tibialen und peronealen Anteil getrennt. Der tibiale Teil wurde für die weitere Vergrößerung bestimmt. Ein Übersichtsbild bei 568facher Vergrößerung (1 mm Länge im Bild entspricht $1,76 \mu$ im Objekt) diente zur Ermittlung der Größe der Fläche, welche die Nervenfasern im Querschnitt des *N. tibialis* einnehmen. Weiterhin konnten jetzt die Abschnitte festgelegt werden, die für eine nochmalige Vergrößerung am besten geeignet waren. So entstanden 3 Bilder, welche die markhaltigen Nervenfasern 957fach vergrößert wiedergaben. (1 mm Länge im Bild entspricht $1,0447 \mu$ im Objekt.) In diesen Bildern waren Achsenzylinder und Markscheide der Fasern einer direkten Messung zugänglich. Der Durchmesser des Achsenzylinders und der der ganzen Faser wurde mit einem besonders konstruierten Stechzirkel bestimmt, der mit Millimeterteilung und Nonius versehen war, so daß die eingestochene Strecke zwischen den Spitzen auf Zehntelmillimeter genau festzulegen war. Die Meßwerte wurden in einer Strich tafel notiert, wobei nach der Dicke des Achsenzylinders die Klasseneinteilung durchgeführt wurde und die verschiedene Dicke der Markscheide einer bestimmten Achsenzylinderstärke als Argument des Kollektivgegenstandes diente, dessen Häufigkeitsverteilung ermittelt werden sollte.

Eine Bemerkung mag hier noch angeführt werden, die sich auf die Beobachtung bezieht, daß innerhalb des Gesamtnerven nicht alle Fasern parallel verlaufen. Bei den Fasern parallel zur Längsrichtung des Nerven, also senkrecht zur Schnittebene erhält man einen kreisrunden Querschnitt, erstrecken sich jedoch Fasern schräg zur Schnittebene, so ist ihr „Querschnitt“ (= Schrägschnitt) elliptisch. In diesen Fällen kann natürlich nur die kurze Achse der Ellipse zur Messung herangezogen werden. Eine merkliche Zahl von Fasern kommt aber trotzdem nicht für die Messungen in Frage. Dies sind alle diejenigen, welche 1. sehr schräg zur Schnittebene verlaufen, 2. solche Fasern mit sehr dünnen Achsenzylindern, für die selbst bei geringer Neigung zur Schnittebene die Dicke des Präparates bedingt, daß in senkrechter Projektion das elliptische Bild der Markscheide in der unteren und oberen Ebene eines Schnittes so aufeinander fallen, daß der Achsenzylinder nicht dargestellt werden kann.

III. Die Messungen und ihre Auswertungen.

A. Die Zahl der Nervenfasern im *N. tibialis*.

An Hand des Übersichtsbildes wurden für die Flächenausdehnung der nervösen Substanz $12\,570\,qmm$ ermittelt. Unter Berücksichtigung der Vergrößerung ($1\,qmm = 3,078\,qu$) ergibt sich für die Fläche im Objekt ein Wert von $38\,876\,qu$. Aus den Mikroaufnahmen, die der Messung zugrunde liegen (wir wollen sie mit I, II und III bezeichnen), entnehmen wir folgende Zahlen:

I. Fläche $5822\,qmm = 6\,354\,qu$ ($1\,qmm = 1,0914\,qu$)

Gemessene Fasern = 136

Nicht meßbare Fasern = 38

174

II. Fläche $6596\,qmm = 7079\,qu$

Gemessene Fasern = 126

Nicht meßbare Fasern = 34

160

III. Fläche $6480\,qmm = 7072\,qu$

Gemessene Fasern = 165

Nicht meßbare Fasern = 32

197

Auf 20505 μ entfallen also 531 Nervenfasern, von denen 427 gemessen werden konnten; der prozentuale Anteil der für unsere Zwecke nicht meßbaren Fasern beträgt 19,6. Im Gesamtquerschnitt des *N. tibialis* (38876 μ) sind demnach 1007 Nervenfasern enthalten, von denen 810 Fasern meßbar gewesen wären, wir haben jedoch nur 427 (53%) aus technischen Gründen zur Auswertung heranziehen können.

B. Die Maßzahlen über Achsenzylinderdicke und Faserdurchmesser.

Die weitere Auswertung der Zahlen nehmen wir mit den direkt in Millimeter gemessenen Werten vor, dies hat gegenüber der Umrechnung auf μ den Vorteil, daß lange Rechenoperationen mit vielen Dezimalen vermieden werden können.

Aus der *Strichtafel* ist ersichtlich, daß der Durchmesser der Achsenzylinder zwischen 0,7 und 5,6 mm liegt. Der Durchmesser der dünnsten gemessenen Faser beträgt 2,0 mm und der der stärksten 7,9 mm. Ein geschlossenes Feld finden wir jedoch nur in folgenden Grenzen: von 0,8 bis 3,7 mm für die Dicke der Achsenzylinder und zwischen 2,3 und 7,0 mm für den Faserdurchmesser. Eine statistische Bearbeitung soll sich jedoch auf ein hinreichend großes Zahlenmaterial stützen. Wir waren daher bestrebt, durch eine geeignete Klassenbildung bezüglich der Achsenzylinderdurchmesser für die Häufigkeit der Argumentenwerte dies Ziel zu erreichen. In Tabelle 1 bringen wir eine Übersicht über die Verteilung der Häufigkeiten in diesem Feld. Die Achsenzylinder konnten nach ihrer Dicke in 15 Klassen geordnet werden, von

Tabelle 1. Verteilungstafel der Meßwerte.

Klasse	Achsen- zylinder- durchmesser in mm	Faserdurchmesser in mm:																								Summe	Mittel- wert <i>M</i>	
		2,				3,				4,				5,				6,										
		35	55	75	95	15	35	55	75	95	15	35	55	75	95	15	35	55	75	95								
1	0,85	2	6	1		7	2	4		1																23	2,91	
2	1,05		2	2		3	5	6		3	5	8														33	3,41	
3	1,25	1	2	1		3	13	8	8	4	5	4	2	4	2	1										58	3,59	
4	1,45			2			3	4	12	11	4	7	4	5	1	3	1		2	1						60	3,48	
5	1,65						1		6	5	4	4	4	4	2	2	1									31	4,07	
6	1,85						1			3	2	3	2	1	6	3	1		3		2					34	4,61	
7	2,05							1			2	3	1	1	1	4	4	6	3	1	1	1				30	4,95	
8	2,25											1		4	4	3	2	4	7	3	3	1	1	1		34	5,32	
9	2,45										3	1		1	1	1	1	5	2	2	1	1			19	5,16		
10	2,65															2	3	1	3	1	3	1	2	2		15	5,61	
11	2,85															1		1	2	2	2	1			13	6,0		
12	3,05																		1					1	1	4	5,80	
13	3,25																				1					4	6,15	
14	3,45																		1						1	4	6,35	
15	3,65																							2		1	3	6,68
Summe		3	10	6	13	25	23	34	28	23	23	14	25	18	16	13	20	18	15	12	9	6	5	2	4	(365)		

einem Klassenmittel zum nächsten besteht ein Abstand von 2 Maßeinheiten (0,2 mm). Für die einzelnen Klassen sind die Häufigkeiten der entsprechenden Fasern gleichen Durchmessers ebenfalls in Intervallen von 2 Maßeinheiten aufgeführt.

Obwohl der Umfang der Häufigkeiten der verschiedenen Klassen

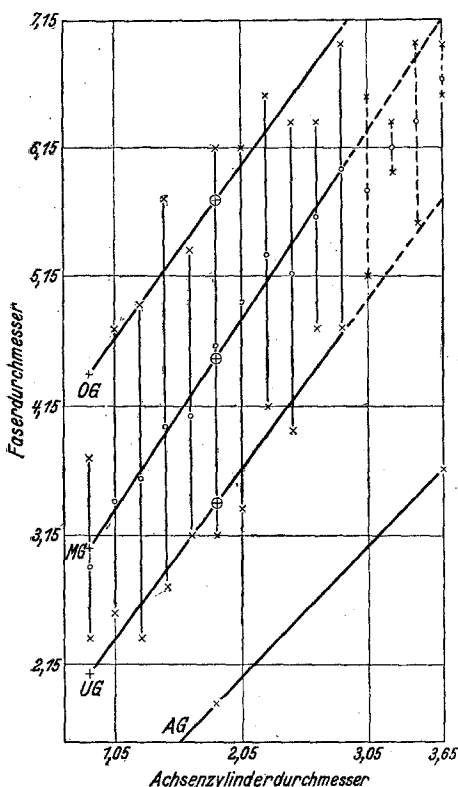


Abb. 1. Graphische Darstellung der Beziehung Achsenzylinderdurchmesser und Faserdurchmesser nach Werten der Verteilungstafel (Tabelle 1), x -Achse, Achsenzylinderdurchmesser, Einheit 1,0 mm; y -Achse, Faserdurchmesser, Einheit 1,0 mm. Weitere Erklärungen im Text.

der absoluten Zahl nach gering ist, so erblicken wir doch in der Verteilung der Häufigkeiten (eindeutig in den Klassen 2—8) Variationsreihen, so daß bezüglich des Faserdurchmessers Mittelwertbildung erlaubt ist. Unter M sind diese Mittelwerte für die Klassen 1—15 in die Tabelle eingetragen.

Wir können an Hand der Tabelle die Feststellung treffen, daß 1. Fasern mit gleich dicken Achsenzylindern verschieden dicke Markscheiden besitzen und daß 2. mit zunehmender Dicke des Achsenzylinders der Gesamtdurchmesser der Faser zunimmt.

Wir kommen zu weiteren Schlußfolgerungen, wenn wir bestimmte Werte der Tabelle in eine graphische Darstellung überführen (Abb. 1). Auf der Abszisse (x -Achse) ist die Achsenzylinderdicke abgetragen. Über dem Klassenmittel finden wir als Ordinate eingezeichnet den Mittelwert für den Faserdurchmesser der entsprechenden Klasse, sowie den zugehörigen Wert für die dünnste und dickste Faser. Wir erhalten

so eine obere und untere Grenze für die Streuung des Faserdurchmessers gleicher Achsenzylinderstärke. Die Streuungsbreite ist als Ordinatendifferenz des unteren und oberen Grenzwertes eingezeichnet. (Für die Klassen 12—15, die einen sehr geringen Umfang der Häufigkeiten aufweisen, ist die Streuungsbreite gestrichelt angegeben.)

Betrachten wir jetzt die Lage der Mittelwerte der Klassen 1—12 zueinander, so scheint offenbar eine gesetzmäßige, und zwar lineare

Beziehung zwischen Achsenzylinderdicke und mittlerem Gesamtfaserdurchmesser zu bestehen. Wir halten es daher für angängig, die Mittelwerte durch die ausgleichende Gerade MG zu verbessern. Gehen wir weiterhin zur Betrachtung der unteren und oberen Grenzwerte über, so handelt es sich auch hier in beiden Fällen ebenfalls um einen linearen Zusammenhang, der durch die Gerade UG bzw. OG ausgeglichen werden darf. Wir finden, daß beide Geraden die gleiche Steigung haben, also parallel zueinander verlaufen, d. h. daß bei verschiedenen dicken Achsenzylindern für den Gesamtdurchmesser die gleiche Streuungsbreite angenommen werden darf. Diese Aussage würde weiterhin zu der Folgerung berechtigen, daß unter der Voraussetzung einer idealen Verteilung der Häufigkeiten die ausgleichende Gerade MG der Mittelwerte ebenfalls die gleiche Steigung wie UG und OG zeigen müßte. Sie zeigt jedoch in unserer Darstellung einen steileren Verlauf. Wir suchen hierfür die Erklärung in einer durch den geringen Umfang des Kollektivgegenstandes der einzelnen Klassen gegebenen Zufälligkeit.

Bringen wir schließlich durch Einzeichnen der geraden AG (Achsenzylinderdicke) die Stärke der Markscheide allein (Ordinatendifferenz zwischen AG und MG) zur Darstellung, so finden wir im Verlauf der Geraden AG und MG als auch zwischen AG einerseits und UG bzw. OG andererseits, mit wachsender Achsenzylinderdicke eine Divergenz.

Man kann nach diesen Ausführungen folgende Formulierung treffen:

1. Markhaltige Nervenfasern mit gleicher Achsenzylinderdicke haben verschieden starke Markscheiden. Die Differenz in der Dicke der dünnsten und stärksten Markscheide von Fasern ein und desselben Achsenzylinderdurchmessers ist konstant und unabhängig von der Größe des Durchmessers.

2. Es bestehen lineare Beziehungen zwischen Achsenzylinderdicke und I) Markscheidenstärke der a) jeweils dünnsten, b) der jeweils dicksten Faser, II) der mittleren Markscheidendicke von Nervenfasern, die nach dem Durchmesser ihres Achsenzylinders geordnet werden, und zwar steigt in allen Fällen mit der Dicke des Achsenzylinders auch die Stärke der Markscheide.

Gehen wir jetzt dazu über, unsere gemessenen Werte in μ umzurechnen (1 mm Länge im Bild entspricht $1,0447 \mu$ im Objekt), so erhalten wir für den dünnsten gemessenen Achsenzylinder einen Durchmesser von $0,888 \mu$, für den dicksten Achsenzylinder $3,813 \mu$, für den Durchmesser der dünnsten markhaltigen Faser $2,2 \mu$ und für den der dicksten markhaltigen Faser $8,5 \mu$. Wir wissen jedoch aus einer an anderer Stelle veröffentlichten Arbeit¹ über messende Untersuchungen an markhaltigen Nervenfasern vom Ischiadicus des Frosches, daß die Schwankungsbreite

¹ SCHUCHARDT, E.: Z. Zellforsch. (im Druck).

des Faserdurchmessers zwischen $5\text{--}16\ \mu$ (maximal $18\ \mu$) liegt. In der genannten Arbeit wurden die Messungen am *N. ischiadicus* von Fröschen durchgeführt, die etwa die gleiche Körpergröße besaßen wie das Tier, welchem das Material für die vorliegende Untersuchung entnommen wurde. Ein Unterschied bestand nur in der histologischen Behandlung der Nervenfasern. Erstere Messung wurde an lediglich fixiertem Material angestellt, während wir im vorliegenden Fall der Fixation noch

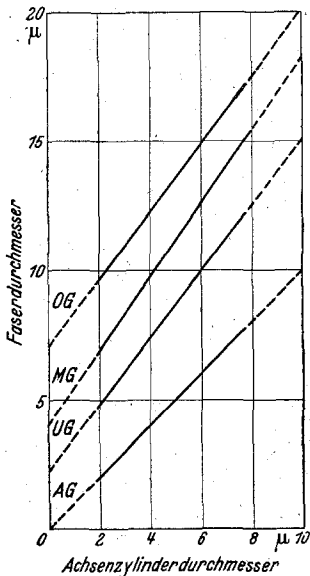


Abb. 2. Graphische Darstellung der Beziehung Achsenzylinderdurchmesser und Faserdurchmesser nach Ausgleichung in den Maßeinheiten des Objektes. x -Achse, Achsenzylinderdurchmesser, Einheit $2\ \mu$; y -Achse, Faserdurchmesser, Einheit $5\ \mu$. Weitere Erklärungen im Text.

Färbung und Einbettung anschließen mußten. Diese Prozesse führen bekanntlich zu einer nicht unerheblichen Schrumpfung der organischen Substanzen. Man muß daher, um zu annähernd richtigen Werten zu kommen, diesen Umstand in Rechnung setzen.

Es hat sich gezeigt, daß bei Tieren der Art *Rana esculenta*, deren Körpergröße zwischen 53 und 68 mm liegt, die markhaltigen Fasern im *N. ischiadicus* in ihrem Durchmesser nicht gesetzmäßig einen Wert von $4,5\ \mu$ unterschreiten. Setzt man diesen Wert mit dem Wert von $2,2\ \mu$ für die dünnste markhaltige Faser der vorliegenden Messung in Beziehung, so ergibt sich eine Schrumpfung von 50% . Man gelangt zu brauchbaren Ergebnissen, wenn die letztthin gemessenen Werte mit dem Faktor $2,045$ ($4,5:2,2 = 2,045$) multipliziert werden.

Die Achsenzylinder fallen dann bezüglich ihrer Dicke in den Bereich von $1,82\text{--}7,8\ \mu$, und der Gesamtfaserdurchmesser ist in den Grenzen zwischen $4,5\text{--}17,4\ \mu$ enthalten. (Der Wert der oberen Grenze [$17,4\ \mu$] bestätigt die Richtigkeit für die Annahme des Faktors $2,045$.)

Weitere Einzelheiten sind ohne weiteres aus der Abb. 2 ersichtlich. Die Abbildung stellt die Verhältnisse dar, wie sie sich bei den markhaltigen Nerven im *N. ischiadicus* eines Frosches von bestimmter Größe bieten.

Es könnte noch die Frage diskutiert werden, ob dem Schnittpunkt der Geraden UG mit der y -Achse ($x = 0$; $y = 2,2\ \mu$) eine Bedeutung zukommt. Es ist naheliegend, daran zu denken, daß die Aussagen, daß die Grenze zwischen marklosen und markhaltigen Fasern schlechthin bei $2\ \mu$ zu suchen ist, hier eine Bestätigung findet¹.

¹ SCHMITT, F. O. u. R. S. BEAR: J. cellul. a. comp. Physiol. (Am.) **9**, 261 (1937).

Doch die Frage liegt außerhalb des Rahmens unserer in der Einleitung umrissenen Aufgabe. Wir begnügen uns hier mit den zahlenmäßigen Ergebnissen, die eine Grundlage mit bilden sollen, um aus quantitativen, morphologischen Daten über die Bauelemente der markhaltigen Nervenfasern dem Verständnis ihrer physiologischen Funktion näherzukommen.

Zusammenfassung.

An einem histologischen Schnitt des *N. ischiadicus* eines erwachsenen Frosches (*Rana esculenta*) sind die markhaltigen Nervenfasern Gegenstand einer messenden Untersuchung.

Bei der Messung wird der Durchmesser der Achsenzylinder und die Dicke der zugehörigen Markscheiden bestimmt und statistisch ausgewertet.

Es konnte nachgewiesen werden, daß 1. Fasern mit gleichem Durchmesser des Achsenzylinders verschieden dicke Markscheiden besitzen, daß 2. die Differenz zwischen der Dicke der dünnsten und dicksten Markscheide von Fasern mit bestimmtem Durchmesser des Achsenzylinders konstant ist, daß 3. mit zunehmender Achsenzylinderdicke auch die mittlere Dicke der Markscheide zunimmt.
