

Archiv für Psychiatrie und Zeitschrift Neurologie, Bd. 188, S. 345—378 (1952).

Aus dem Hirnforschungsinstitut Neustadt im Schwarzwald (Prof. Dr. O. VOGT) und
der Abteilung für klinische Neurophysiologie der Universität Freiburg i. Br.
(Prof. Dr. R. JUNG).

Morphologie der spinalen Tibialis- und Peronaeus-Kerne bei der Katze:

**Topographie, Architektonik, Axon- und Dendritenverlauf
der Motoneurone und Zwischenneurone in den Segmenten L₆—S₂.**

Von

KARL BALTHASAR.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Mai 1951.)

Die in den letzten Jahren rasch fortgeschrittene neurophysiologische Erforschung der Rückenmarksfunktionen ist bisher ohne genügende anatomische Grundlage geblieben. Vor allem hat die Architektonik der Rückenmarkskerne sowie der Axon- und Dendritenverlauf ihrer Neurone in der neueren Literatur noch keine systematische Bearbeitung gefunden. Nur ältere Arbeiten aus der Zeit der Jahrhundertwende brachten bereits zahlreiche, untereinander allerdings widersprechende Darstellungen der spinalen Kerntopographie^{7, 8, 33, 39, 44, 45}, die freilich ohne Beziehung zu physiologischen und klinischen Ergebnissen blieben und deshalb bald in Vergessenheit gerieten.

Die moderne Neurophysiologie verlangt dringend eine genaue Untersuchung des morphologischen Substrats der reziproken Innervation an den motorischen Vorderhornzellen und am Schaltzellenapparat, da sich an den Motoneuronen und Zwischenneuronen die zentralen Koordinationsvorgänge abspielen. Seit SHERRINGTON ist das verschiedene Verhalten der Beuger und Strecker bei der reziproken Innervation bekannt und neuerdings sind von BERNHARD und SKOGLUND⁵ unterschiedliche elektrische Potentiale der Vorderwurzeln bei Flexoren- und Extensorenereggung beschrieben. Der N. peronaeus, der hauptsächlich die Verkürzer des Beines beim Beugereflex innerviert, und der N. tibialis, der die Verlängerer des Unterschenkels versorgt, wurden als geeignete Repräsentanten der physiologischen Funktionen ausgewählt. Unsere erste Aufgabe war es daher, eine genaue *Topographie und Architektonik der Peronaeus- und Tibialiskerne* zu erhalten. Im folgenden will ich über die ersten

Ergebnisse dieser Untersuchung berichten und auf einige Befunde über Axon- und Dendritenverlauf hinweisen, die von neurophysiologischem Interesse sind *.

Material und Methoden.

In Pernocton-Narkose wurden bei 25 Katzen — es handelte sich fast durchgehend um junge, bis $\frac{1}{2}$ Jahr alte Tiere — einmal der N. tibialis und zum anderen der N. peroneus 1 cm distal ihrer Abgangsstelle aus dem Ischiadicusstamm durchschnitten und, um eine spätere Wiedervereinigung unmöglich zu machen, ein größeres Stück des betreffenden Nerven excidiert. Ich ließ die Tiere nach diesem Eingriff, der unter aseptischen Kautelen vorgenommen wurde, 8—21 Tage leben, um sie dann vermittels des von KÖNIG, GROAT und WINDLE²⁵ vorgeschlagenen Verfahrens der Perfusionsfixierung zu töten und nach gegebener Zeit ihre in Paraffin eingebetteten, durch Nadelmarkierung identifizierten Lumbal- und Sakralsegmente in lückenlosen Serien auf retrograde Veränderungen der gesuchten Ursprungszellen durchzusehen. Es wurden Quer- und Längsschnitte angefertigt. Um über Axon- und Dendritenverlauf der Ursprungszellen Aufschluß zu erhalten, kamen neben der Zellfärbung nach NISSL vor allem Silberfärbungen in Betracht. Nach Vorversuchen mit dem BODIAN'schen Verfahren erzielte ich bei unserem Paraffinmaterial mit der Zellimprägnationsmethode des schwedischen Zoologen A. PALMGREN²⁸ stets die besten Bilder und ich habe nachher meine ganzen Rückenmarksserien nur mit Kresylviolett einerseits und nach PALMGREN andererseits gefärbt, wobei der Reihenfolge nach immer je 3 Schnitte nach NISSL und die in der Serie folgenden 3 nach PALMGREN behandelt wurden. Die Schnittdicke wechselte zwischen 12 und 20 μ .

Für die spezielle *Dendritendarstellung* hatten wir die PALMGREN-Färbung insofern modifiziert, als wir die Schnitte nicht 15, sondern nur 10 min bei 20° C in der Silberbeize beließen, dafür nachher etwas länger reduzierten oder sie auch einfach dem Sonnenlicht aussetzten. Die Ganglienzellen erschienen hiernach nicht wie gewöhnlich intensiv rot oder rotbraun, sondern hellgrau-violett, die Dendriten dunkelbraun bis schwarz. Im übrigen empfiehlt sich, bei solchen Spezialdarstellungen der Axone und Dendriten nach SEKI^{46a} zu verfahren, d. h. schon bei der Fixierung der Rückenmarksblöcke einige Tropfen Natrium- oder Bleiacetat zuzufügen, während Spezialdarstellungen des Zellplasmas durch Zusätze von Phosphormolybdänsäure am besten gelingen. Um die topographischen und architektonischen Besonderheiten der Vorderhornkerne genauer festzuhalten, wurden von den insgesamt über 24000 Schnitten meiner Paraffinserien annähernd 2000 Skizzen angefertigt. Mit einem nach dem Muster der Mikrophotoapparate konstruierten Zeichengerät stellte ich mir in den Segmenten, die ausgeprägtere Veränderungen zeigten, von jedem der Serienschnitte je eine 30fache Vergrößerung her, in der ich die Zellen dann vermittelte Projektion vom Mikroskop auf eine mit Transparentpapier bedeckte Glasscheibe zur Darstellung brachte und durch Umrandung mit Tinte festhielt. Außer den veränderten Zellen wurden jedesmal zum mindesten einige der intakten Zellen der Umgebung sowie (zur Orientierung) die Umrisse des Rückenmarksquerschnittes wie insbesondere des Rückenmarksgraues mit durchgepaust. In die so gewonnenen topographischen Skizzen zeichnete ich nachher auf Grund erneuter mikroskopischer Inspektionen der betreffenden Präparate die veränderten Zellen schwarz markiert ein.

* Herrn Professor JUNG möchte ich auch an dieser Stelle noch einmal für die Anregung zu dieser Arbeit und mannigfaltige Unterstützung herzlich danken. Besonderen Dank bin ich meiner technischen Assistentin, Frau H. SCHUMANN, schuldig, die bei der Pflege der Versuchstiere sowie bei der Herstellung der Präparate keine Mühe scheute.

Da sich die Veränderung in jedem Fall auf mindestens 150—200 Schnitte ausdehnte, ließ sich durch das beschriebene Verfahren ein sicheres Abbild sowohl der Höhen- wie auch der Querschnittsausdehnung der Veränderungen gewinnen.

Schließlich faßte ich zur Gewinnung einer Übersicht diese meine Transparentzeichnungen dann noch einmal zusammen, indem ich segmentweise alle von den

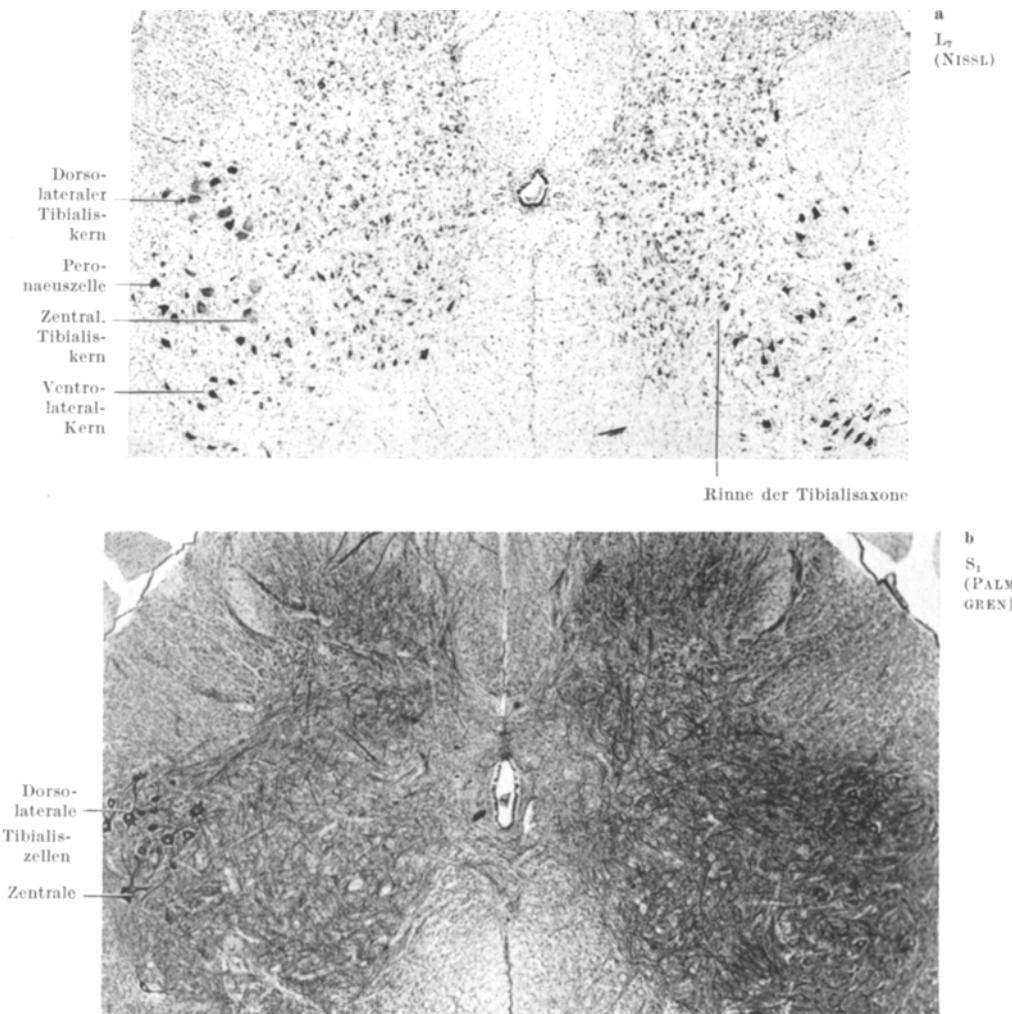


Abb. 1 a u. b. *Tibialisneurone mit retrograder Zellveränderung auf dem Rückenmarksquerschnitt im NISSL-Bild (a) und PALMGRIN-Bild (b).* — a) Segmenthöhe L_7 . Die geblähten hellen (tigrolytischen) Nervenzellen in der dorsolateralen sowie in der zentralen Kernsäule des re. Rückenmarks vorderhorns sind die infolge 8 Tage vor der Tötung erfolgter Resektion des re. $N.$ tibialis retrograd veränderten Tibialismotoneurone. Unveränderte Peronaeuszellen. Auf der li. Rückenmarksseite (im Bild rechts) überall dunkle (normale) Zellen. Vergr. 30:1. — b) Segmenthöhe S_1 vom gleichen Versuchstier (TK 4). Die retrograd veränderten Ursprungszellen imponieren hier (im Silberbild) als geblähte, intensiv rot gefärbte (im Bild dunkle) Zellen. Vergr. 30:1.

retrograd geschädigten Zellen herrührenden Skizzen auf einem Blatt Transparentpapier mit den durchschnittlichen Konturen der grauen Substanz des Segmentes nochmals übereinander projizierte (vgl. Abb. 4). Die veränderten Zellen zeichnete ich hierbei jeweils nur mit einem *Punkt* an. Die in den einzelnen Schnitthöhen wechselnde Umrandung des Rückenmarksgraues wie des gesamten Rückenmarksquerschnitts wurde auf dem zusammenfassenden Segmentsschema aus einer mittleren Höhe des betreffenden Segmentes gewählt. Nur bei dem ausgedehnteren Segment L₇ ergab sich die Notwendigkeit, für die cranialen und caudalen Abschnitte je ein besonderes Blatt mit der jeweils genauer angebbaren Umrißzeichnung zugrunde zu legen. Beim Übereinanderlegen der Blätter orientierte ich mich auch dieses Mal lediglich nach den Umrissen des Zentralkanals. So entstanden die Punktzeichnungen von Abb. 4, die die unterschiedliche Lage und Gruppierung der uns interessierenden Kerne deutlich anzeigen.

Histologie.

In allen meinen Fällen fanden sich deutliche *retrograde Zellveränderungen*, deren Topographie im nächsten Abschnitt genauer behandelt werden soll. Die Feinstruktur der Veränderungen zeigte bei den einzelnen Tieren auffallende Unterschiede. In 12 von den insgesamt 25 Fällen sah ich die von den älteren Beschreibern als charakteristisch beschriebenen *Zellschwellungen* mit typischer Homogenisierung (Ballonierung), Kernverdrängung, Randhyperchromasie, Faltenbildung u. a. m. (Abb. 1 u. 3a). In nur 8 von diesen 12 Beobachtungen war die Ballonierung aber wirklich ausgeprägt — es handelte sich hier ausschließlich um *Tibialisfälle* —, während bei den restlichen 4 Peronaeustieren die Zellschwellung nur gerade angedeutet war und sich die Veränderung im ganzen zunächst lediglich als *einfache Aufhellung (staubförmige Chromatolyse)* erwies. Diese einfache Chromatolyse ohne Zellschwellung konnte in 12 weiteren Peronaeusfällen der Gesamtstatistik als einwandfreie und das histologische Bild bestimmende Veränderung im betreffenden Nervenkern festgestellt werden. In einem einzigen Fall — es handelte sich hier um ein älteres Tibialistier — gab es statt der sonst überall gefundenen Chromophobie eine besonders *dichte Anfärbung* der veränderten Zellen, ohne daß es gleichzeitig zu einer Schrumpfung oder zu einer deutlichen Schwellung gekommen war. Ich möchte diesen Fall histologisch als kernspezifische *Chromophilie* kennzeichnen. Unser Gesamtmaterial setzt sich somit wie folgt zusammen:

- | | |
|---|---|
| 1. Typische <i>primäre Reizung</i> mit <i>Zellschwellung</i> und zentraler oder totaler <i>Homogenisierung</i> , randständiger Hyperchromasie und Kernverdrängung | 8 Tibialis- und
4 Peronaeustiere: 12 |
| 2. Vorwiegend <i>staubförmige Chromatolyse</i> ohne bzw. mit nur geringer Zellschwellung und meist ohne Kernverdrängung | 12 Peronaeustiere: 12 |
| 3. Kernspezifische <i>Chromophilie</i> | 1 Tibialistier: $\frac{1}{25}$ |

Auf histologische Einzelheiten der gefundenen Zellveränderungen soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Die retrograde Degeneration

ist in den neueren zusammenfassenden Arbeiten^{10, 12, 24a, 35} mehrfach erschöpfend behandelt worden. Ich möchte nur auf einige Besonderheiten meiner eigenen Beobachtungen verweisen, die für unser funktionell-

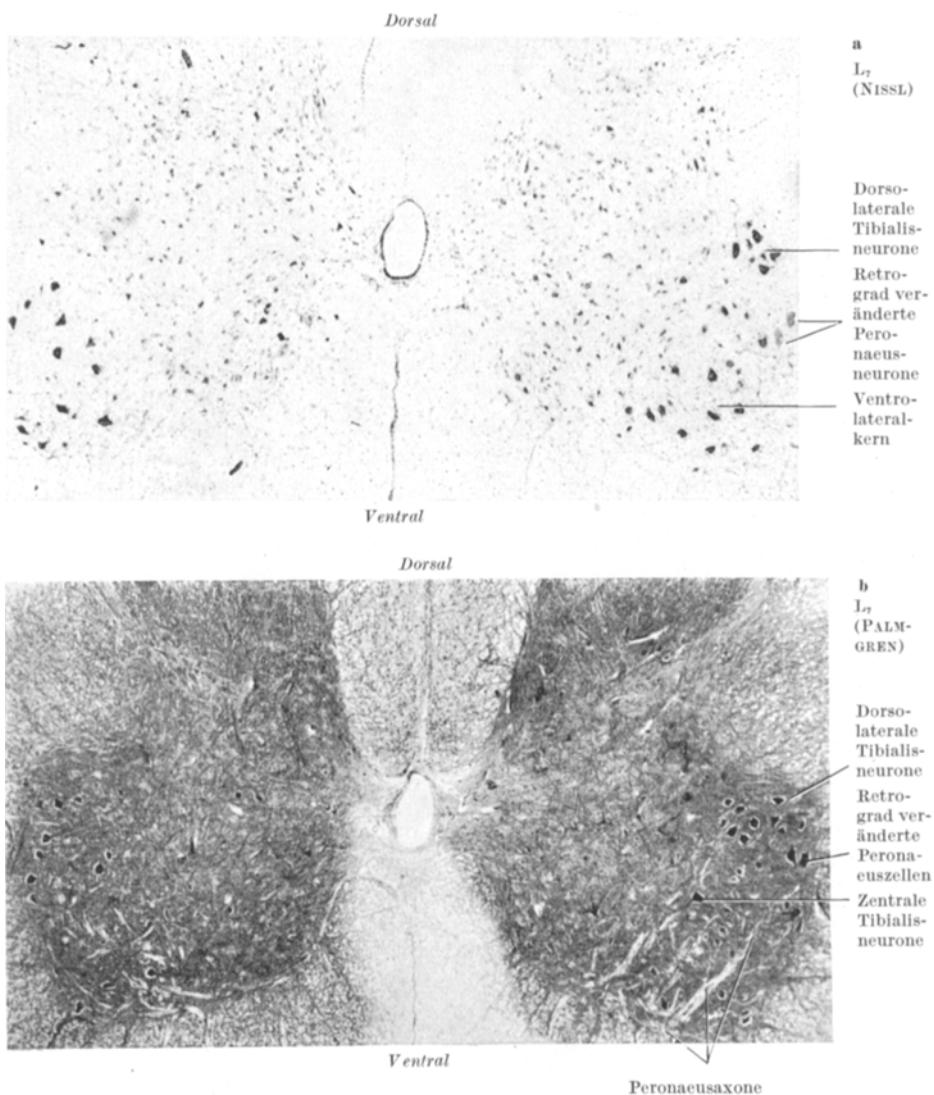


Abb. 2 a u. b. *Peronaeusneurone* mit retrograder Veränderung im Querschnitt von L₇. Vergr. 30:1. — a) NISSL-Bild. Nur wenig geblähte und leicht aufgehellte spindelförmige Nervenzellen im linken Intermediolateralalkern nach 3 Wochen vor der Tötung erfolgter Resektion des li. N. peronaeus. Oberhalb (dorsal davon) einige nicht veränderte (dunkle) dorsolaterale Tibialiszellen, unten rechts im Bild (ventral) die ebenfalls nicht veränderten Neurone des Ventrolateralalkerns. — b) Dasselbe im Silberbild (gleiches Versuchstier, PK 9). PALMGREN-Imprägnation.

anatomisches Thema von Bedeutung sind: 1. auf die *unterschiedliche Veränderung der Tibialis- und der Peronaeuszellen* — die ersten zeigten ausschließlich die typische primäre Reizung, die letzteren vorwiegend einfache staubförmige Chromatolyse mit nur geringer oder fehlender Zellschwellung —, 2. auf die sogenannten *persistierenden „intakten“ Zellen innerhalb des Herdgebietes*, die wir mit den Schalt- oder Zwischenneuronen gleichsetzen, und 3. auf die zwar keineswegs regelmäßigen, aber doch ziemlich häufigen *Veränderungen der Motoneurone des gleichen Kerns der Gegenseite*; deren Histologie in einer späteren Arbeit behandelt werden soll, die aber wegen ihres Zusammenhangs mit den von uns untersuchten, unter Umständen als Kommissurenneuronen aufzufassenden mittelgroßen Zellen innerhalb der Tibialis- und Peronaeuskerne schon jetzt wenigstens erwähnt seien.

Auf Abb. 3a, die die retrograd veränderten Zellen des Posterolateralgebietes nach Tibialisdurchschneidung im Nissl-Präparat wiedergibt, sieht man neben den aus der Literatur genügend bekannten großen hellen, ballonierten Zellen innerhalb des veränderten Kernes auch einige kleinere Elemente, die nicht nur dunkler als die homogenisierten, sondern auch dunkler als die großen Zellen der Gegenseite erscheinen. Diese *dunklen Zellen* sind bei allen meinen retrograd veränderten Zellen im Herdgebiet regelmäßig wiederzufinden. Zuweilen erscheinen sie in unmittelbarer Nachbarschaft der ballonierten Elemente so dicht angefärbt, daß ihre Kernstruktur nur mit Mühe ausgemacht werden kann und auch das normale Tigroidmuster im Kresylviolettpräparat zu einer fast gleichmäßig tief dunkelblau angefärbten Fläche umgewandelt zu sein scheint. Da die Struktur des Kerns ungeachtet der Hyperchromasie und Verschmälerung erhalten ist und das Plasma keine sonstigen Veränderungen aufweist, möchte ich diese kleineren dunklen Elemente als *pyknomorph* bezeichnen. Pyknomorphe Zellen finden sich in den Tibialiskernen sehr viel häufiger als im Peronaeuskern, was an Hand von Statistiken noch genauer belegt wird (Tab. 3). Neben den pyknomorphen gibt es schließlich auch einige blaß oder normal gefärbte kleinere und kleinste Zellen ohne retrograde Veränderungen, die in den einzelnen Kerngebieten zu den großen Neuronen wiederum ein bestimmtes Zahlenverhältnis aufweisen. Die verschiedene Verteilung aller dieser kleinen Zellen und ihre Bedeutung als Schaltneurone werden am Ende der Arbeit besprochen.

Topographie.

In den Segmenten L₆—S₁ bildet der *Peronaeuskern* eine Zellsäule, die die *lateralste Schicht des Vorderhorns* darstellt. *Medial* von dieser schmalen Schalenschicht des Peronaeuskerns liegt die Doppelkernsäule der Neurone

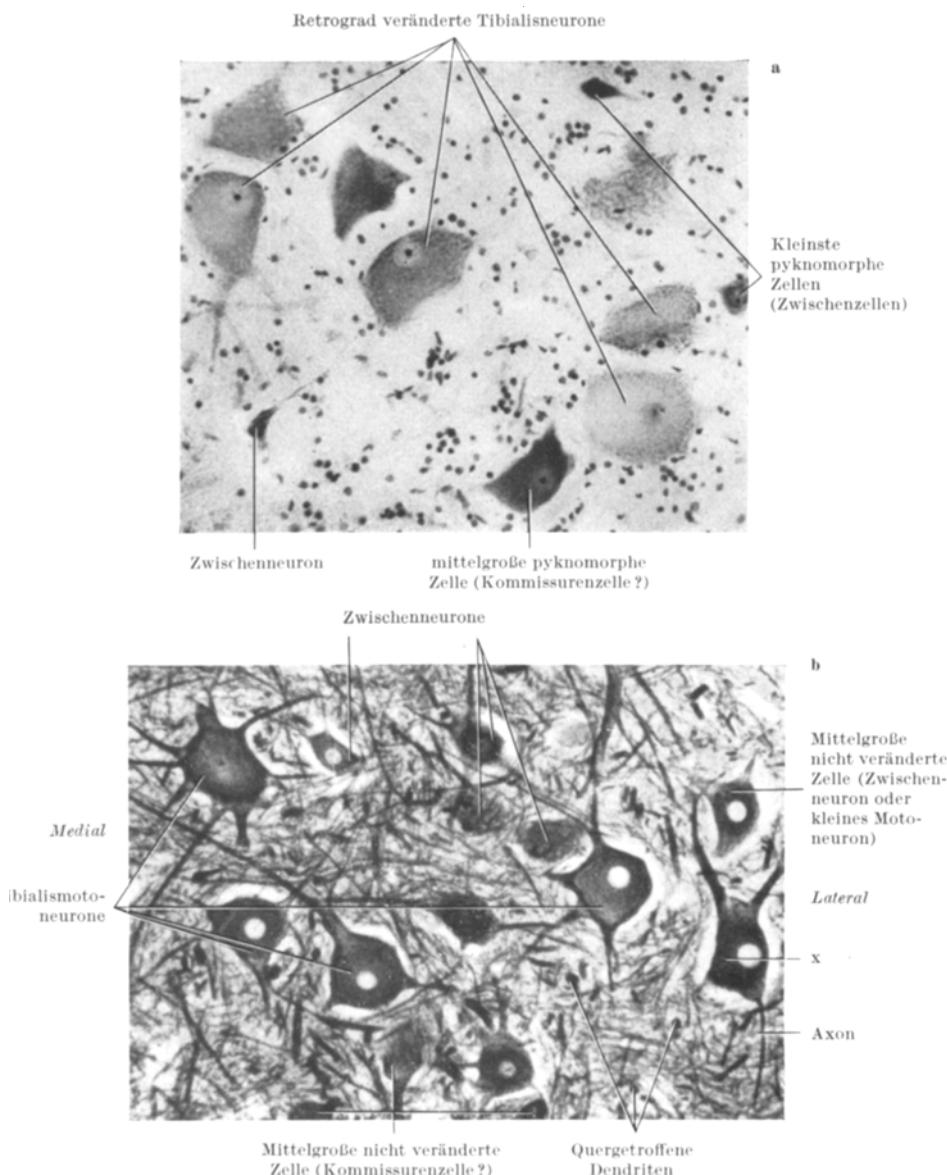


Abb. 3 a u. b. Retrograd veränderte Zellen der *dorsolateralen Tibialiskersäule* bei stärkerer Vergrößerung (200:1) auf dem Querschnitt von L₇. — a) Nissl-Bild. Neben einigen typischen ballonierten sieht man auch einige staubförmig tigrolytische Motoneurone sowie einige kleinere Zellen, schließlich auch ganz kleine pyknomorphe Elemente (Zwischenzellen). — b) PALMGREN-Bild. Links mehrere geblähte, im Präparat leuchtend rot gefärbte Tibialisneurone mit den für sie charakteristischen zahlreichen und nach allen Seiten abgehenden Dendriten, rechts bei x eine dorsoventral ausgestreckte Zelle mit nur wenigen, linear ausgerichteten Dendriten und genau ventralwärts abgehendem Axon.

des *N. tibialis*, ein *dorsolateraler* und ein *zentraler Tibialiskern**. Diese beiden Tibialiskernsäulen erstrecken sich in dorsoventraler Richtung und sind durch zahlreiche Dendriten miteinander verbunden. Die Peronaeusneurone werden dagegen von den Tibialisneuronen durch eine dendritenarme Schicht von Nervenfasern geschieden, die auf schrägen Sagittalschnitten besonders deutlich erkennbar sind.

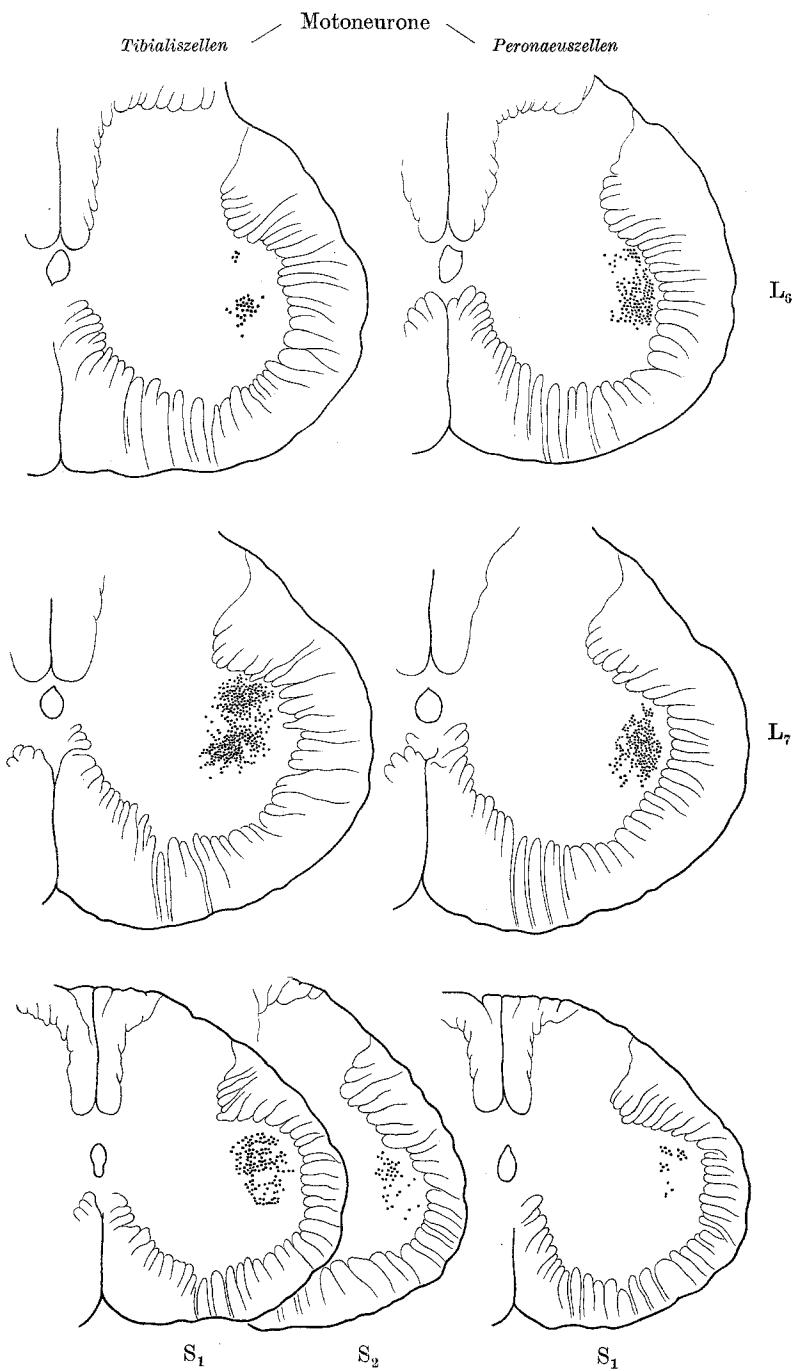
Nach Tibialisdurchschneidung sieht man wesentlich mehr retrograd veränderte Motoneurone als nach Peronaeusdurchschneidung. Das Verhältnis der Tibialismotoneurone zu den Peronaeusmotoneuronen ist hier nach durchschnittlich 1:4, in einzelnen Fällen bis nahezu 5; d. h. bei der gleichen Anzahl von Querschnitten und bei gleicher Schnittdicke zeigen die *Tibialiskerne durchschnittlich 4—5 mal mehr Motoneurone als der Peronaeuskern*.

Vergleicht man die Übersichtsbilder 1 und 2 sowie die Punktschemata auf Abb. 4 miteinander, so wird die *unterschiedliche Lage* der retrograd

* Die Bezeichnungen der Vorderhornkerne sind leider nicht einheitlich. So wird das Posterolateralgebiet z. B. auch in einen sogenannten Posterolateralkern und einen sogenannten Post-posterolateralkern (im französischen Schrifttum *Noyau postero-externe* und *Noyau périphérique* (DÉJÉRINE)¹⁵ aufgeteilt. Exakte Begrenzungen beider Kernsäulen sowie auch des für die Peronaeuszellen in Betracht kommenden Intermediolateralkerns, der nur von wenigen Autoren wieder vom Retrodorsalgebiet bzw. auch vom Anterolateralkern exakt abgetrennt wird, bestehen jedoch noch immer nicht. Die an sich beherzigenswerten Vorschläge, die einzelnen Kerngruppen zu numerieren (ROMANES^{40—43} und ELLIOTT^{17—18}) führen nur weiter, wenn der Vorschlag allgemeine Annahme findet, wovon schon deshalb, weil jeder der letzterwähnten Autoren eine *eigene* Numerierung vorschlägt, leider keine Rede sein kann.

Der „*Posterolateralkern*“ der Literatur und der Handbücher setzt sich nach unseren Untersuchungen aus der *dorsolateralen Tibialiskernsäule und der dorsalen Etage des Peronaeuskerns* zusammen. Der zentrale Tibialiskern entspricht nicht ganz dem „*Zentralkern*“ der Literatur, da in diesen auch ein medialer Abschnitt des Peronaeuskerns mit einbezogen wird. Im großen und ganzen entspricht der Peronaeuskern dem Intermediolateralkern von SANO⁴⁴. Um Mißverständnisse zu vermeiden, sprechen wir im folgenden jedoch nicht von Zentralkern, Posterolateralgebiet und Intermediolateralkern, sondern gebrauchen auf Grund unserer retrograden Veränderungen die funktionell-anatomischen Bezeichnungen: *Peronaeus- und Tibialiskern*, wobei diese nur in *zentrale* und *dorsale Kernsäulen* bzw. *dorsale und ventrale Etagen* unterteilt werden. Statt der sprachlich unschönen Bezeichnung *Anterolateralkern* verwende ich den Ausdruck *Ventrolateralkern*.

Abb. 4 (nebenstehend). *Topographie* der retrograd veränderten Tibialis- und Peronaeusursprungszellen nach Transparentzeichnungen. Man sieht das zahlenmäßig deutliche Überwiegen der Peronaeuszellen in L₄, der Tibialiszellen in S₁. In Segmenthöhe L₅ sind beide Kerngebilde stark vertreten, wobei jedoch die Tibialisneurone die Peronaeuszellen an Zahl erheblich übertreffen. Die im ganzen medialer gelegenen Tibialisneurone zeigen hier 2 deutlich in dorsoventraler Richtung voneinander getrennte Kernsäulen, die zentrale und die dorsolaterale; die im ganzen lateraler gelegenen Peronaeuszellen sind zwar auch in Etagen und lateroventral geschiedenen Gruppen getrennt, liegen im Vergleich zu den Neuronen der Tibialissäulen aber relativ geschlossen zusammen.



veränderten Zellen nach *Tibialis*durchschneidung einerseits und *Peronaeus*durchschneidung andererseits sofort deutlich. Auch daß die Veränderungen nach Tibialisschädigung wesentlich ausgebreiteter und ausgeprägter sind als nach Läsion des N. peronaeus, kann von diesen Abbildungen unmittelbar abgelesen werden. Schließlich zeigt sich auf ihnen auch der bereits erwähnte Befund, daß die Peronaeusschädigung ein relativ einheitliches Feld der retrograden Zellveränderung aufzuweisen pflegt, während die retrograden Veränderungen nach Tibialisdurchtrennung sich in zwei getrennten, in dorsoventraler Richtung einander gegenüberliegenden Kerngruppen dokumentieren.

Einen besonderen Vorteil hatte das in der Methodik beschriebene Serienpausverfahren für die *Höhendifferenzierung der Kerne in verschiedenen Ebenen bzw. Etagen*. Die meisten Lokalisierungen wurden bisher topographisch lediglich auf die seitlichen Grenzen der grauen Substanz bezogen. Da sich diese aber von Segment zu Segment und auch schon innerhalb eines Segmentes von Schnitt zu Schnitt fortwährend verändern, werden die voneinander abweichenden topographischen Angaben der Literatur, die, wie aus den betreffenden Abbildungen hervorgeht, sich nur schematisch an diesen seitlichen Rückenmarkskonturen orientieren, ohne weiteres verständlich, und es wird vor allem erklärlich, warum man in den älteren Arbeiten die Tibialiskerne beispielsweise in die gleiche Höhenebene des Rückenmarksquerschnittes lokalisierte wie die Peronaeuskerne und die Unterteilungen in verschiedene Zellsäulen und Etagen vollends vernachlässigte. Wenn man bezüglich der Höhenebene im Querschnitt genauer lokalisieren will, kann man sich eben sowohl in bezug auf die dorsoventrale wie auf die mediolaterale Ausdehnung immer nur am *Zentralkanal* orientieren, der, wie die Skizzen zeigen, zum mindesten innerhalb eines Segmentes nach Lage und Gestalt die konstanteste Struktur bleibt und den ich deshalb in allen meinen Querschnittszeichnungen vom Präparat auf das Transparentblatt mit übertrug. In Hinsicht auf den Zentralkanal wurde an Hand dieser meiner Skizzen erst ganz deutlich, daß die Ursprungszellen des N. tibialis auf dem Querschnitt des Segments L₇ in zwei *deutlich getrennten Kernsäulen*, nämlich im *Dorsolateralalkern* und im *Zentralkern* liegen, während die Peronaeusneurone wenn auch nicht in einem ganz einheitlichen Zellhaufen, so doch ineinander sehr viel mehr angenäherten *Etagen* zusammenliegen.

Im Querschnitt sind — auch dies dürfte aus den Abb. 1—3 ohne weiteres hervorgehen — die Zellen des dorsolateralen Tibialiskerns dorsal und medial vom Peronaeuskern gelegen, während die Zellen des zentralen Tibialiskerns medial vom Peronaeuskern etwa in der gleichen Horizontalebene zu liegen kommen. Schließlich zeigen sich auch bezüg-

lich der einzelnen Segmente einige weitere Besonderheiten. In L_6 erweisen sich z. B. die Peronaeuszellen ventraler gelegen als in L_7 , und in den kranialen Abschnitten von L_7 kommen die veränderten Zellen des Zentralkerns ebenfalls ventraler zu liegen als in den kaudalen. Die dorsolateralen Tibialiszellen erscheinen erst in den mittleren Abschnitten von L_7 , während die zentralen Tibialiszellen schon in den kranialen Abschnitten vertreten sind. Schließlich werden die Tibialiszellen in L_7 weniger diffus verteilt gefunden als in S_1 und vor allem in S_2 (Abb. 4). Die Sakralsegmente zeigen eine beträchtliche Streuung der veränderten Zellen, zuweilen fast auf das gesamte laterale Vorderhorngebiet. Daß die von den Photographien (Abb. 1 und 2) beschriebene Trennung der Kerne in mehr ventral und mehr dorsal gelegene Säulen bzw. Etagen auf dem Punktschema nicht so deutlich herauskommt, ist durch die mit dem Pausverfahren notwendig verbundenen Übereinanderprojektionen und Verschiebungen bedingt, durch die sich die im Einzelschnitt sicher erkennbaren Grenzen innerhalb der einzelnen Kerne wieder verwischen, und auch zahlenmäßig geben deshalb die erwähnten Punkteintragungen nicht die wahren Verhältnisse wieder. Stellt man sich zur Vermeidung dieser Verschiebungen von dem jeweiligen Segment statt eines einzigen mehrere aus verschiedenen Ebenen des betreffenden Segments stammende Punktschemata her, so kommen die erwähnten Unterteilungen der Kerne sofort wieder zum Vorschein.

Architektonik.

Nicht nur die Lage, sondern auch die *Anordnung* der Zellen ist bei den Tibialiskernen und bei den Peronaeuskernen eine je verschiedene. In Abb. 5a und b habe ich beide Typen im Silber-(PALMGREN-)Bilde des Rückenmarksquerschnittes gegenübergestellt: links (Abb. 5a) die Zellen des dorsolateralen Tibialiskerns und des zentralen Tibialiskerns, rechts (Abb. 5b) 2 Zellen des Peronaeuskerns (s. a. bei p in Abb. 5a). Die *Tibialisneurone des dorsolateralen Kernes* sind in typischer, meist von dorso-medial nach ventrolateral gerichteter, zum Teil aber in genau horizontaler *Reihenbildung* angeordnet und füllen das Retrodorsalgebiet des Vorderhorns bis zum dorsalen Rand, gewöhnlich auch bis zur dorsolateralen Ecke nahezu ganz aus. In den kranialen Abschnitten von L_7 gibt es beim dorsolateralen Tibialiskern gewöhnlich nur eine Reihe, in den kaudaleren Abschnitten von L_7 sowie in S_1 gewöhnlich zwei oder noch mehr solcher Reihen, die dann unter Umständen die erwähnte schräge Richtung vermissen lassen, sich also teilweise genau horizontal erstrecken, hin und wieder sogar in einer von dorsolateral nach ventromedial verlaufenden Schrägen angeordnet sind (vgl. auch die Sagittalschnitte in Abb. 8).

Diese reihenförmige Anordnung wird im zentralen *Tibialiskern* vermißt und macht dort einer mehr *haufenförmigen* Anordnung Platz, wobei diese ziemlich lockeren Gruppen sich in L_7 , aus sehr viel mehr Motoneuronen zusammensetzen als in S_1 , wo die zentralen Tibialiszellen hinter den dorsolateralen Motoneuronen an Zahl immer mehr zurücktreten, bis sie in den caudalen Abschnitten von S_1 und vollends in S_2 gänzlich verschwinden (vgl. Abb. 4, 5 u. 8).

Bezüglich der *Peronaeusneurone* wird aus Abb. 5 b eine andere Gruppierung deutlich. Da im Querschnitt gewöhnlich nur 2—3 Zellen von ihnen zu sehen sind — nur ganz vereinzelt habe ich einmal bis 7 in den $20\ \mu$ dicken Querschnitten gefunden —, kommt eine Reihenbildung hier ja auch von vornherein kaum in Betracht. Die Motoneurone des Peronaeuskerns liegen dem *lateralen Vorderhornrand* vielmehr in *schmaler dorsoventraler Streckung* und meist parallel einander zugeordnet *ziemlich dicht* an, wobei das eine von dem anderen zuweilen auch höhenmäßig voneinander geschieden ist. In den mittleren Abschnitten von L_6 sind diese von den Punktschemata her erwähnten *Etagen* bereits erkennbar. Sie nehmen aber erst in den caudaleren Anteilen von L_6 und in L_7 an Zahl und Ausdehnung zu; d. h. die in dorsoventraler Richtung voneinander getrennten Peronaeuszellen zeigen in L_7 einen größeren dorsoventralen Abstand voneinander als in L_6 , wobei die wenigen oder singulären schmalen Dendriten, die die Etagen miteinander verbinden, die langgestreckte schalenförmige Struktur des Kerns noch besonders betonen. Auf die somatotopischen Beziehungen dieser Kernaufteilungen sowohl im Tibialis- wie im Peronaeusgebiet komme ich in der Besprechung zurück.

Cytologie.

Schon der *Gestalt* nach lassen sich die Zellen der Tibialis- und Peronaeuskerne aber gut voneinander unterscheiden. Auf queren und sagittalen Schnitten sind die *Tibialisneurone sternförmig*, die *Peronaeusneurone spindelförmig*. Die folgende Beschreibung berücksichtigt vor allem das Querschnittsbild.

Die *dorsolateralen* Tibialisneurone lassen mit ihren 5—10 *Dendritenstämmen sternförmige, astrocytentähnliche Umrisse* erkennen. Die Zellgestalt ist zumeist queroval, in der Richtung der queren Reihenbildung etwas ausgestreckt. Die Tibialisneurone des *Zentralkerns* haben durchschnittlich 4—7 *stärkere Dendriten*. Sie sind in der Form *mehr polygonal*, unter Umständen sogar dreieckig. Auf Abb. 5a werden diese Unterschiede besonders deutlich. Auf dem gleichen Bild sieht man links am Rande bei p noch ein Peronaeusneuron, das durch atypischen Anschnitt die übliche dorsoventral-gestreckte schmale Gestalt hier nicht erkennen läßt, aber einen mächtigen Dendriten zeigt, der fast bis zum zentralen Tibialiskern zu verfolgen ist.

Zwei typische *Peronaeusneurone* sind in Abb. 5 b dargestellt. Die teilweise zueinander parallel liegenden und in der Höhenlagerung mehr oder weniger voneinander geschiedenen Zellen zeigen die auf dem Querschnitt übliche in dorsoventraler Richtung ausgestreckte *länglich-spindelförmige Gestalt*. Wenn die obere der beiden Peronaeuszellen hier etwas breit erscheint, so beruht dies darauf, daß es sich hier um retrograd veränderte,

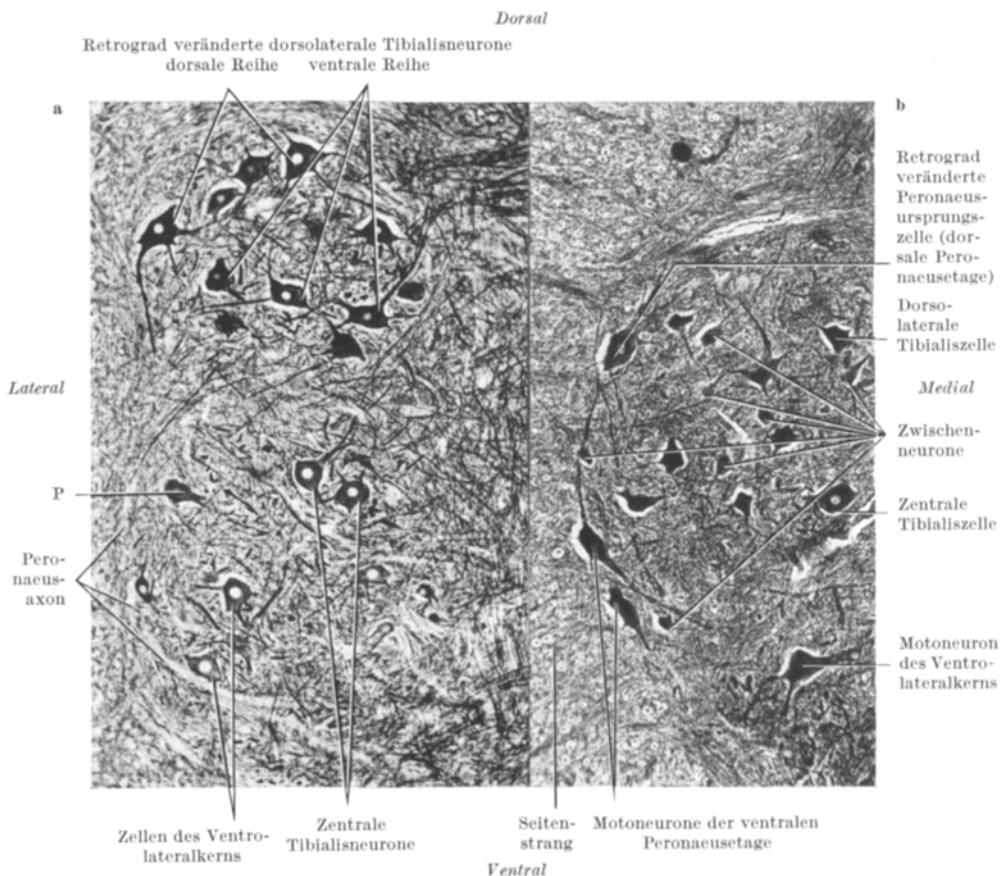


Abb. 5 a u. b. Zell- und Dendritenbilder der retrograd veränderten Tibialis-(a) und Peronaeusneurone (b) im PALMGREN-Bild des Rückenmarksquerschnitts. Vergr. 90:1. — a) *Tibialisneurone*. Segmenthöhe S₁. Man sieht die geblähten, dabei hier noch ziemlich dicht gefärbten Zellen der dorsolateralen Tibialiskersäule (des sogenannten Posteriorlateralalkerns) mit den für diese Neurone charakteristischen zahlreichen vielverschlungenen Dendriten, medioventral davon, in einer deutlich getrennten besonderen Kernsäule, 2 Zellen des vorderen (zentralen) Tibialiskers mit weniger zahlreichen, etwas stärkeren Dendriten. Bei p eine vereinzelte Peronaeuszelle. Unten im Bild (ventral) einige Neurone des Ventrolateralalkerns. — b) *Peronaeusneurone*. Segmenthöhe L₇. Die leicht geblähten, in Etagen übereinander liegenden Zellen des Intermediolateralalkernes zeigen die für den Querschnitt typische dorsoventral ausgestreckte länglich-spindelige Gestalt mit den im Vergleich zu den Tibialisneuronen spärlichen und scharf linear ausgezogenen Dendriten, die nur nach medial, nach dorsal und ventral zu verfolgen sind. Im Bild rechts nicht veränderte Tibialiszellen der vorderen (zentralen) Kernsäule. Die kleinen zumeist am Rand der Kerne gelegenen Zellen sind Zwischenneurone.

leicht geschwollene Vertreter dieses Zelltyps handelt. In Abb. 6b erscheinen die Peronaeusneurone, die hier nicht verändert sind, in der schon bekannten schmalen, dorsoventral ausgestreckten Form, der gegenüber die im Bilde links gelegenen zentralen Tibialisneurone geradezu plump wirken. Der Unterschied wird auf dieser Abbildung noch besonders unterstrichen, da hier die Tibialiszellen infolge retrograder Degeneration geschwollen sind. Auf den in der Längsachse des Rückenmarks, und zwar sowohl sagittal wie frontal geführten Schnitten fällt auf, daß die zentralen Tibialiszellen ebenso wie die Motoneurone des Ventrolateralalkerns cranio-caudal wesentlich größere Ausmaße haben als in der Querschnittsebene. Diese Motoneurone zeigen also eine betont longitudinale Ausrichtung. Die dorsolateralen Tibialisneurone und die Peronaeuszellen erscheinen demgegenüber in der Querschnittsebene des Rückenmarks ebenso ausgedehnt wie in der Längsrichtung. Bei den Peronaeusneuronen scheint die Ausstreckung in der Querschnittsebene sogar die der Längsrichtung bedeutend zu übertreffen. (Vgl. auch Abb. 7 und 8.)

Daß die Gestalt der Zellen durch die *Dendriten* entscheidend bestimmt wird und sich die Tibialis- und Peronaeuskerne auch dadurch voneinander gut scheiden lassen, ist aus Abb. 5a und 5b sofort abzulesen. Es ist hauptsächlich das Dendritenbild, das im Querschnitt sämtlichen Tibialisneuronen den sternförmigen Umriß verleiht, während die relativ spärlichen seitlichen Dendriten der Peronaeuszellen die relative Geschlossenheit der Spindelform dieser Neurone betonen, deren schmale Gestrecktheit um so mehr durch die regelmäßig anzutreffenden nach dorsal und ventral die Zelle verlassenden dünnen Dendriten ins Auge fällt, und innerhalb des Tibialisgesamtgebietes sind es wiederum vor allem die Dendriten, die die Unterschiede der beiden Tibialiskernsäulen entscheidend bestimmen: bei den zentralen Tibialiszellen sehen wir in der Regel nicht nur weniger, sondern auch breitere Dendritenstämme, während das unruhige astrocytenähnliche Zellbild der dorsolateralen Tibialisneurone vornehmlich aus den zahlreicheren und dafür weniger massiven Dendriten resultiert.

Axonverlauf.

Sehr charakteristisch sind die Unterschiede der Tibialis- und Peronaeuskerne auch hinsichtlich der *Axonverläufe*. Der *Abgang* des Axons wurde durch Nachweis des tigroidfreien Ursprungshügels im NISSL-Bild bestimmt, der weitere *Verlauf* zur Vorderwurzel auf den PALMGREN-Bildern verfolgt. Die Axone der Tibialisneurone zeigen danach im ganzen einen *medialen* oder *medioventralen Abgang* mit *geradem* oder *medial-konvexem Verlauf* zu den medialen Vorderwurzeln. Die Axone der Peronaeusneurone haben im Durchschnitt einen *ventralen* oder *ventro-lateralen Abgang* und nehmen danach einen zunächst *genau ventralen*

Verlauf am Rand des Vorderhorns entlang, der an der seitlichen Vorderhornecke in eine *lateral-konvexe bogenförmige Verlaufsrichtung* übergeht. Von dort streben sie gerade oder schräg medialwärts zu den Vorderwurzeln hin, aus denen sie das Rückenmark *lateral von den Tibialisaxonen verlassen*. Daß die beiden Tibialiskernsäulen bezüglich ihrer Axonverläufe noch je einige Besonderheiten aufweisen, durch die wiederum eine Unterscheidungsmöglichkeit der Tibialisneurone voneinander gewährleistet ist, soll an Hand der Abbildungen noch gezeigt werden. Alle diese Differenzierungen beziehen sich zunächst nur auf die Axone der großen, als Motoneurone aufzufassenden Zellen. Über die kleineren, von uns als Zwischenneurone aufgefaßten Zellen soll am Ende der Arbeit noch besonders die Rede sein.

In der Mitte von Abb. 6a ist eine Zelle des *zentralen Tibialiskerns* mit insgesamt 4 Fortsätzen zu sehen, von denen das medialwärts verlaufende Axon sich im Silberbild durch eine von der Markscheide herrührende helle rinnenförmige Umrundung vom Untergrund deutlich heraushebt. Dieselbe Aussparung gestattet übrigens zuweilen schon im Nissl-Bild den Axonnachweis. Die in Abb. 1a zu sehenden hellen Streifen innerhalb des Vorderhorns sind solche von den nicht angefärbten Markscheiden herrührende Axonspuren, deren Verlauf somit auch schon ungefähr im Kresylviolettbild ausgemacht werden kann. Während die Dendriten des Tibialismotoneurons in Abb. 6a dorsal-, lateral- und ventralwärts verlaufen, schlägt der Achsenzylinder, der vom Austritt aus der Zelle an bis zur im Bild links unten gelegenen Vorderwurzel zu verfolgen ist, eine deutlich *mediale* Richtung ein, die im weiteren Verlaufe von einer *ventralen* abgelöst wird. Dieser anfangs mediale und nachher ventrale Axonverlauf ist bei den zentralen Tibialiszellen die Regel. Abweichungen hiervon gibt es nur insofern, als der Achsenzylinder bei einer Reihe von Angehörigen dieses Kerns entweder gleich *ventromedial* oder seltener auch zuweilen zunächst dorsomedial verläuft, um dann unter Umständen scharf recht- bzw. auch spitzwinklig nach ventral umzubiegen.

Die *Axone der dorsolateralen Tibialiszellen* pflegen die Zellkörper fast in gleicher Häufigkeit am medialen oder medioventralen Zellrand zu verlassen und zeigen danach einen mehr durchgehenden *ventromedialen Verlauf*. Doch gibt es auch hier die schon vom zentralen Tibialiskern erwähnten mediodorsalen Axonabgänge und bei den kleinen in der dorsolateralen Ecke gelegenen Elementen sind hin und wieder auch einmal dorsolaterale Axonabgänge festzustellen. (Vgl. Abschnitt Zwischenneurone S. 368 und Abb. 6c.) Die weitere Verlaufsrichtung ist bei den großen Neuronen eine *ventromediale*, wobei unter Umständen der Zentralkern in mehreren Reihen durchquert wird. Wir stellen fest: zwischen den beiden Kernsäulen des Tibialis, dem dorsolateralen Tibialiskern einerseits und dem zentralen Tibialiskern andererseits, bestehen trotz geringer feinerer Unterschiede immerhin große Ähnlichkeiten der Zellgestalt, der Dendritenfigur wie vor allem auch des Axonabgangs und des Axonverlaufs.

Der *Axonverlauf der Peronaeusneurone* ist von dem der Tibialisneurone grundsätzlich verschieden. Wie Abb. 6b zeigt, verlassen die Peronaeus-

axone die Zelle zumeist in genau *ventraler* Richtung, die bis zur Vorderhornbasis gewöhnlich beibehalten wird. Hin und wieder sieht man auch *ventrolaterale* Axonabgänge, was ebenfalls an Abb. 6 b gezeigt werden kann, auf der die Achsenzylinder der im Bilde weiter links gelegenen Peronaeuszellengruppe zunächst deutlich ventrolateral verlaufen. Sehr charakteristisch ist bei allen im Bilde wiedergegebenen Peronaeusneuronen dann der *lateralkonvexe Bogen*, der schon vor Erreichen der

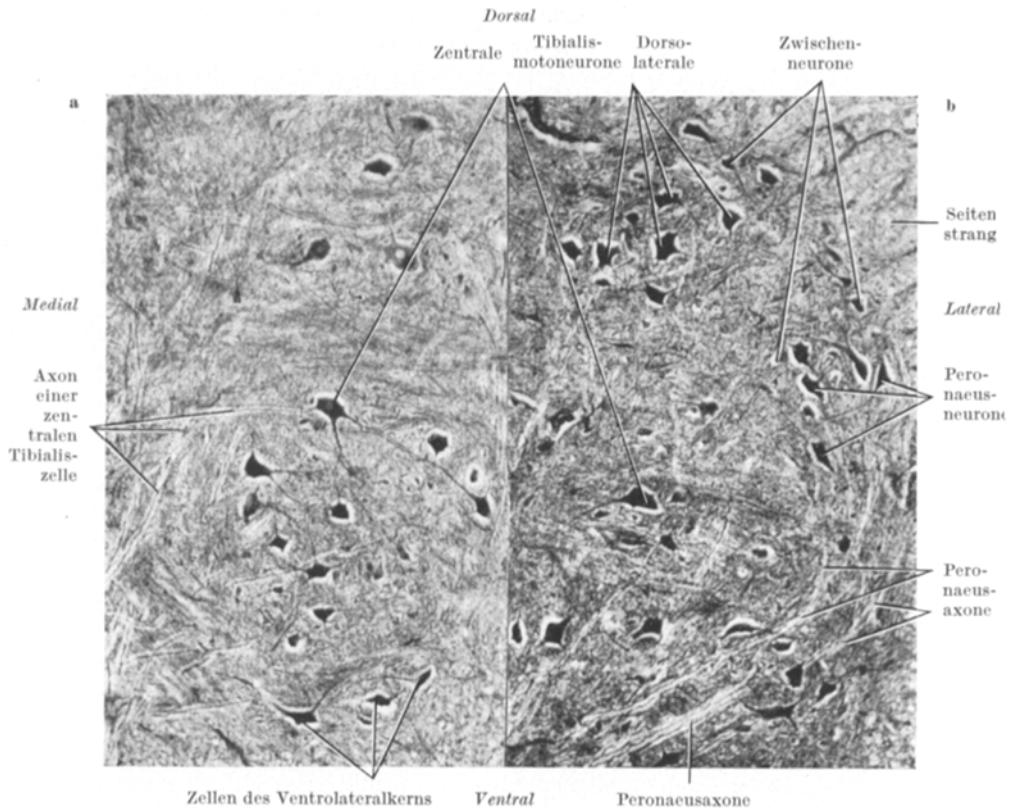


Abb. 6 a u. b. *Axonverlauf*. a) der Tibialis- und b) der Peronaeusursprungszellen auf dem Querschnitt. Segmenthöhe L₇. PALMGREN-Färbung. Vergr. 60:1. — a) Zentrale *Tibialisneurone*. In der Mitte des Bildes eine Tibialisursprungszelle der zentralen Kernsäule des linken Vorderhorns mit im Bogen nach links abwärts (medioventral) verlaufendem, bis zur Vorderwurzel sichtbarem Axon. Rechts oberhalb davon eine etwas blassere Peronaeusursprungszelle des Intermediolateralalkerns mit medialwärts gerichtetem stärkerem Dendriten. Im Bild unten, (ventral) die Neurone des Ventrolateralalkerns. — b) *Peronaeusneurone*. Man sieht am Rande rechts oben 5 parallel nebeneinander wie auch übereinander (in Etagen) angeordnete Peronaeuszellen in der für den Querschnitt charakteristischen Spindelgestalt mit den die Zelle ventral bzw. ventrolateralwärts verlassenden Axonen. Diese verlaufen bis zum ventrolateralen Vorderhorngebiet dicht am Rande der weißen Substanz, um sich dann unter schräg medialwärts gerichteter Durchquerung des Ventrolateralalkerns in laterokonvexem Bogen zur Vorderwurzel zu wenden. In der Mitte links einige retrograd veränderte, im PALMGREN-Präparat leuchtend rot gefärbte Zellen der vorderen (zentralen), weiter oben ebenfalls retrograd veränderte geschwollene Neurone der hinteren (dorsolateralen) Tibialiskernsäule, von denen die typisch ventromedial gerichteten Axone geradlinig zur Vorderwurzel streben.

ventrolateralen Vorderhornecke beginnt und nach Durchqueren des Ventrolateralkerns von einer schräg ventromedialen Verlaufsrichtung abgelöst wird. Das beschriebene Verhalten stellt den Regelfall dar. Nur ein kleiner Teil der Peronaeusaxone schlägt nach der immer am ventralen Zellrand gelegenen Abgangsstelle *gleich* einen ventromedialen Verlauf ein, wobei in seltenen Fällen nicht der Ventrolateralkern, sondern schon der zentrale Tibialiskern durchquert wird. Meist handelt es sich bei diesen Ausnahmefällen um Axone, die von ungewöhnlich ventral gelegenen Peronaeusneuronen ausgehen. Die Axonverläufe beider Kerne, der

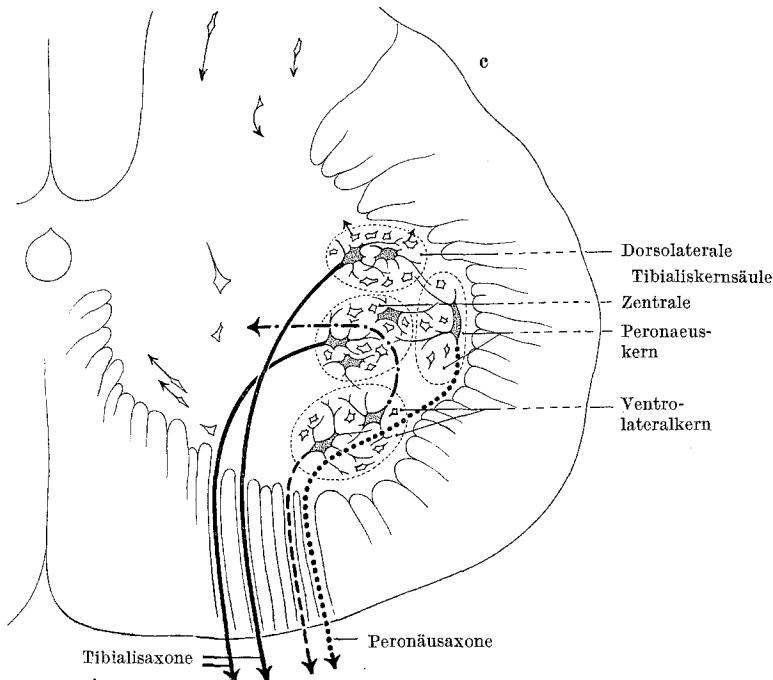


Abb. 6c) Schema des Axonverlaufs. Ausgezogene Linie (—): *Tibialis-Axone* der Tibialis-*ursprungszellen*; dickpunktierter Linie (.....): *Peronaeus-Axone*; gestrichelte Linie (— — —): *Wurzel-Axone* der *Ventrolateralzellen*; strichpunktierter Linie (— · · — · —): *Ventrolateralkern-axone* dorsomedialer Richtung (Commissuren- oder Strangneurone). Links im Bilde einige Vertreter des *Ventromedialkerns*, in der Mitte 1 typische Basalzelle. Der Axonverlauf ist mit einem Pfeil ange deutet. Die hellen kleinen Zellen innerhalb der Vorderhornkerne mit den atypischen Axonverläufen (s. Pfeile) sollen die meist randständig liegenden Zwischenneurone darstellen, deren Axone das Kerngebiet verlassen.

Tibialis- und der Peronaeuskerne sowie diejenigen des Ventrolateralkerns werden in Abb. 6c noch einmal schematisch dargestellt.

Um einen zahlenmäßigen Beleg für die besprochenen Axonabgänge zu bekommen, habe ich unter Kontrolle des Mikroskops auf 500 Zeichnungen, die von nahezu fortlaufenden Serienschnitten der Nissl-Serien

gewonnen waren, in Segmentenhöhe L_7-S_1 die Axonabgänge der Vorderhornkerne besonders markiert und diese nachher in Tab. I zusammengestellt. Der *überwiegend ventromediale Axonabgang bei den Tibialisernen* und der *überwiegend rein ventrale Axonabgang der Peronaeuszellen* wird hierdurch vollends deutlich.

Tabelle I. *Richtung der Axonabgänge der Motoneurone der lateralen Vorderhornkerne im Querschnitt des Lumbosakralmarks (L_6-S_1) der Katze. Von 500 nach NISSL gefärbten Serienschnitten wurden 474 Zellen mit eindeutigem Ursprungshügel ausgewertet, zweifelhafte Zellen nicht berücksichtigt.*

	Axonabgang									N
	dorsal	dorso-medial	dorso-lateral	ventral	ventro-medial	ventro-lateral	medial	lateral		
Ventrolateral-kern . . .	8	4	19	22	51	—	14	3	121	
Peronaeuskern	4	2	2	54	8	12	3	2	88	
dorsolateraler Tibialis kern	6	8	12	10	87	4	28	2	157	
Zentraler Tibialis kern .	5	4	3	15	54	2	24	1	108	
	23	18	36	101	200	18	69	8	474	

Dendriten.

Schließlich bestehen sowohl zwischen beiden Kernen wie auch zwischen den Kernsäulen des Tibialiskerns einerseits und den Etagen des Peronaeuskerns andererseits sehr *charakteristische Unterschiede der Dendritenstruktur*. Die dadurch bedingten Besonderheiten der einzelnen Zellformen wurden auf S. 358 bereits besprochen. Nehmen wir zu den dort vornehmlich zugrunde gelegten Querschnittsbildern jetzt auch die Verhältnisse der *Frontal-* und *Sagittalschnitte* hinzu, so kann bezüglich des *Denditenverlaufs* folgendes gesagt werden:

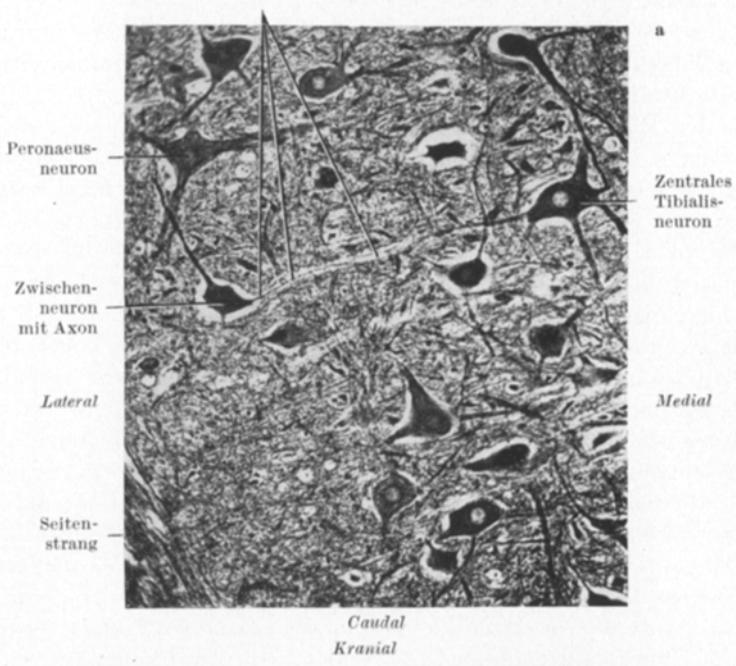
Die *Tibialisneurone* haben im *Dorsolateralkern* durchschnittlich 5—10 feinere Dendritenstämme, die nach allen Seiten ausstrahlen. Einer oder zwei dieser zahlreichen Dendriten sind gewöhnlich von stärkerem Umfang und diese *Hauptdendriten* wenden sich zumeist benachbarten Kernen

Abb. 7 a u. b (nebenstehend). Tibialis- und Peronaeusneurone auf dem *Längsschnitt*. (a) Frontalschnitt, (b) Sagittalschnitt. PALMGREN-Färbung. Vergr. 100:1. — a) *Frontalschnitt*. Man sieht die retrograd veränderten Tibialisneurone. Ihre Dendritenverästelung erscheint hier im Vergleich mit den Bildern des Querschnittes weniger ausgiebig. Ein Axonabgang ist von den größeren Zellen (Motoneuronen) nirgends erkennbar, dagegen ein zu der im Bild rechts oben (median) gelegenen zentralen Tibialiszelle hin strebendes Axon einer kleineren dunklen Zelle (Zwischenzelle), deren Dendrit eine im Bild links oben, d. h. lateral gelegene Peronaeuszelle umgreift. Links unten (caudal-lateral) wird an der Stelle der hier gerade einsetzenden Verschmälerung des Rückenmarks ein Teil des Vorderseitenstrangs sichtbar. — b) *Sagittalschnitt*. Die Schnittführung geht durch die lateralste Vorderhornschale. Im Bild unten, also caudal und dorsal sind 2 Motoneurone der dorsolateralen Tibialiskernsäule, rechts darüber in dorsoventraler Ausstreckung 3 zueinander nahezu parallel liegende Peronaeuszellen getroffen. Von der unteren Peronaeuszelle sieht man ein Axon ventralwärts abgehen.

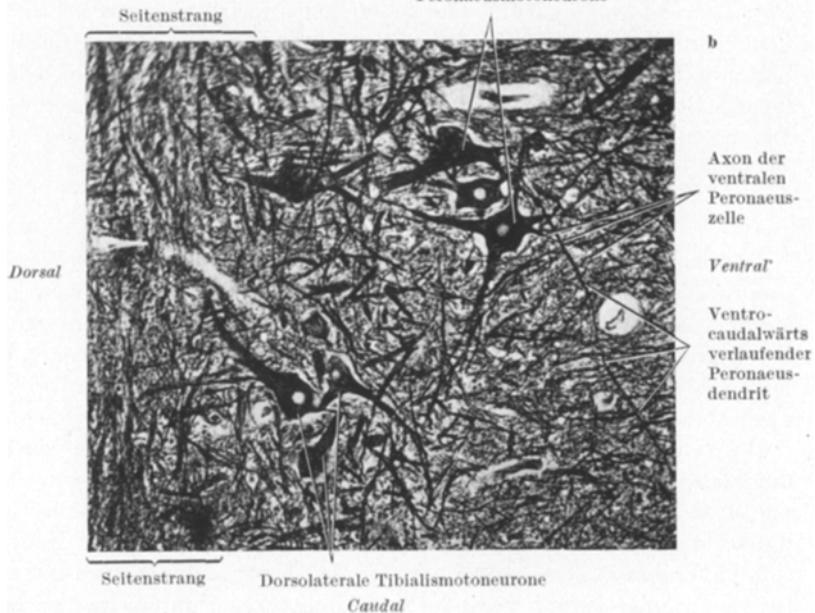
Tibialis- und Peronaeusneurone stehen durch ihre Dendriten in gegenseitiger Beziehung.

Axon des Zwischenneurons (II) zum Tibialismotoneuron (re)

Kranial



Peronaeusmotoneurone



zu, die medialer gelegenen von ihnen vor allem in *Richtung auf den zentralen Tibialiskern*, die mehr lateral liegenden zum *Peronaeuskern* (Abb 5a). Auf dem Sagittalschnitt (Abb. 8 b) sieht man gerade bei der zentralen Tibialiskernsäule auch ziemlich zahlreiche und umfangreichere *kranio-caudal verlaufende Dendriten*.

Bei den Motoneuronen der *zentralen Tibialiskernsäule* handelt es sich meist um 4—7 relativ starke Dendritenstämme, die weniger bogenförmig als in ziemlich geraden Richtungen, und zwar vorwiegend dorsal, ventral und lateral, weniger als die dorsolateralen Tibialisdendriten aber kranio-caudal ausstrahlen. In *beiden* Tibialiskernsäulen herrscht durch die sich auch nach Abgang von der Zelle weiter teilenden Fortsätze ein ziemlich unruhiges, astrocytenartiges Dendritenbild vor.

Die *Peronaeusneurone* zeigen gewöhnlich 3 bis 5, zum Teil recht starke Dendritenstämme, die *medial-, dorsal- und ventralwärts* verlaufen. (Abb. 5a und 5b). Kraniocaudale Dendriten treten hier zurück. Am stärksten sind die *medialwärts zum Tibialiskern* ausstrahlenden Dendriten entwickelt, während die sich dorsal-, ventral- und kraniocaudalwärts wendenden wesentlich schmäler zu sein pflegen. Alle Fortsätze der Peronaeuszellen zeichnen sich gegenüber dem unruhigen Dendritenbild der Tibialisneurone durch einen relativ beständigen, *geraden* und linear gestreckten Verlauf aus. Die astrocytenartigen Formen der zentralen Tibialiskernsäule, vor allem die von den dorsolateralen Tibialisneuronen geschilderten Dendritenknäuel gibt es hier nicht. Auch kommt es bei den Peronaeusneuronen nach Verlassen der Zelle nur zu wenigen Dendritenverästelungen. Erst kurz vor Erreichen anderer Neurone gabelt sich der betreffende Dendrit gewöhnlich auf (Abb. 5 b), wobei runde, bogenförmige Strukturen meistens fehlen. Im ganzen finden sich also gerade im Dendritenbild zwischen Tibialis- und Peronaeusneuronen charakteristische Unterschiede.

Zwischenneurone.

Ist hiermit die Frage der Axon- und Dendritenverläufe der Nervenursprungszellen einigermaßen geklärt, so wissen wir nach obiger Darstellung noch nichts über die gesuchten Schalt- oder Zwischenneurone. Wo liegen diese in der Neurophysiologie so viel diskutierten Zellen und läßt sich an Hand der Querschnitts- und Längsschnittsbilder eventuell auch über ihre Verbindung mit den Motoneuronen etwas aussagen?

Bei Durchsicht der retrograd veränderten Vorderhornkerne war mir aufgefallen, daß einige der geschilderten, an der Ballonierung bzw. Chromatolyse nicht teilnehmenden Zellen meist deutlich kleiner und dabei dunkel gefärbt waren (*pyknomorphe* Nervenzellen). Da diese Neurone sich außerdem ihrer Gestalt nach von den homogenisierten oder staubförmig-chromatolytisch veränderten Motoneuronen unterschieden, habe

ich alle meine Durchschneidungsfälle auf diese kleineren, z.T. pyknomorphen Zellen besonders durchgesehen. Es ergab sich, daß sämtliche Fälle in den retrograd veränderten Kernen *pyknomorphe Einheiten in einem bestimmten Zahlenverhältnis enthalten*. Hierüber geben die Tab. 2 und 3 noch genaueren statistischen Aufschluß. Dariüber hinaus zeigte es sich, daß die betreffenden Kerne aber nicht etwa nur tigrolytische helle Ursprungszellen und kleinere dunkle pyknomorphe Zellen aufweisen, sondern es daneben überall auch kleinere blasse Zellen gibt, die wiederum zu den anderen in einem bestimmten Zahlenverhältnis stehen. Es lassen sich somit innerhalb der veränderten motorischen Vorderhornkerne 9 verschiedene Zellgruppen unterscheiden: 1. *große*, durch ihre retrograde Veränderung (Homogenisierung bzw. Chromatolyse und Schwellung) gekennzeichnete sichere Motoneurone; 2. *große normale* (nicht retrograd veränderte) Zellen; 3. *größere dunkle* (pyknomorphe) Zellen; 4. *mittelgroße helle* (retrograd veränderte), 5. *mittelgroße normale* (nicht retrograd veränderte), 6. *mittelgroße dunkle*, deutlich pyknomorphe Elemente; 7. *kleine bis kleinste helle* (fraglich tigrolytische), 8. *kleine helle* Zellen von normalem Aussehen und 9. *kleine bis kleinste dunkle* Zellen, zum Teil von deutlich pyknomorphem Aussehen. Trennen wir die 5 letztgenannten Zellgruppen von den Motoneuronen ab, so können wir ihnen trotz der bestehenden Unterschiede, die sie wiederum untereinander aufweisen, die eine Gemeinsamkeit zuschreiben: sie sind alle 5 deutlich kleiner als die Motoneurone. Die folgenden Tabellen-

Tabelle 2.
Verhältnis der großen und kleinen motorischen Zellen in den Vorderhornkernen der Katze in Segmenthöhe L_7 nach Durchschneidung des N. tibialis (Katze TK5) und des N. peronaeus (Katze PK9) auf Grund von Auszählungen aller Zellen auf 30 nach Nissl gefärbten Serienschnitten.

	Dorsolateraler Tibialiskern									Zentraler Tibialiskern									Peronaeuskern																																																								
	Große normale Zellen			Große pyknomorphe Zellen			Mittelgroße normale Zellen			Mittelgroße pyknomorphe Zellen			Kleine helle (fragl. tigrolyt.) Zellen			Kleine normale Zellen			Kleine pyknomorphe Zellen			Große normale Zellen			Große pyknomorphe Zellen																																																		
	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9	TK 5	PK 9																																															
Dorsolateraler Tibialiskern	61	8	4	57	3	2	20	17	15	21	20	25	25	20	29	40	12	28	Zentraler Tibialiskern	44	4	10	47	1	—	16	19	17	18	10	16	25	20	28	39	8	10	Peronaeuskern	3	21	25	—	1	1	10	18	8	12	7	7	13	16	19	30	7	13	Ventrilateralkern	5	1	28	31	2	—	20	16	19	33	28	40	28	32	42	51	19	37

werte (Tab. 2) geben die statistischen Verhältnisse wieder, die von zwei retrograd veränderten Katzenrückenmarkssegmenten gewonnen wurden, einem tibialisdurchschnittenen Fall (TK 5) und einem peronaeusdurchschnittenen Tier (PK 9). In beiden Fällen wurden sämtliche Zellen der motorischen Hauptkerne auf je 30 in der Serie nahezu fortlaufenden Schnitten aus Segmenthöhe L_7 ausgezählt.

Solchen Zellauszählungen gegenüber ist selbstverständlich eine gewisse Reserve geboten. Von der Schwierigkeit, bei den zu vergleichenden Fällen auf das Haar gleiche Segmenthöhen zugrunde zu legen, abgesehen kann die Schnittrichtung nicht immer genau horizontal innegehalten werden, so daß man auch im einzelnen Schnitt rechts und links hin und wieder verschiedene Ebenen und entsprechend andere Zellverhältnisse antrifft. Wie schon CRAW^{14a} bemerkt, kann es einem bei der Auszählung fortlaufender Serienschnitte sodann leicht passieren, daß man dieselbe große Vorderhornzelle auf einander folgenden Schnitten antrifft und dann zweimal zählt. Auch diesbezüglich bedarf es bei solchen Zählungen also einer besonderen Sorgfalt und man dürfte der eventuellen Gefahr dadurch am besten entgehen, daß man nur Zellen, die einen *Nucleolus* enthalten, bei der Zählung berücksichtigt, Zellen *ohne* sichtbaren Nucleolus aber ausläßt. Schließlich ist die NISSL-Färbung trotz der von uns durchgeführten gleichmäßigen Pufferung des Farbstoffs bei der unvermeidlich variablen Differenzierungsmöglichkeit noch immer zu launisch, um alle artifiziellen Anteile bei der Differenzierung heller und dunkler Zellen immer ganz sicher ausschließen zu können.

Trotzdem vermag die Tab. 2 die auch bei wiederholten Auszählungen von Serien verschiedener Fälle aus der gleichen Schnithöhe immer wiederkehrenden und die erwähnten variablen Faktoren somit einigermaßen ausgleichenden Unterschiede deutlich zu machen. Sie demonstriert zunächst das sehr starke zahlenmäßige Überwiegen der Tibialisneurone gegenüber den Peronaeusneuronen. Das Verhältnis ist bei den *großen Nervenursprungszellen* ungefähr 1:5; wenn man die *mittel-großen Zellen mitberücksichtigt*, 1:4. Dann sehen wir, daß sich pyknomorphe kleinere Zellen wie auch kleinere und kleinste blassé bzw. normale Zellen ebenfalls in jedem der motorischen Hauptkerne in bestimmtem Zahlenverhältnis finden. Nimmt man alle diese Gruppen der Nichtursprungszellen zusammen, so ergibt sich ungefähr ein Zahlenverhältnis der kleinen und großen Zellen von 3:1. Das bedeutet: *auf eine motorische Ursprungszelle kommen in jedem der retrograd veränderten motorischen Vorderhornkerne ungefähr drei kleinere Zellen*, wovon zwei allein auf die kleinsten (blassen und pyknomorphen) Elemente entfallen. Es ist hierbei zu betonen, daß alle diese kleineren Einheiten zwar vornehmlich in den Randgebieten der betreffenden Kernsäule, jedoch stets im engeren Kernbereich liegen, wenn auch eine schärfere Abgrenzung der einzelnen Kerne aus den oben erwähnten Gründen nicht immer durchführbar ist.

Diese kleineren Zellen des Herdbereiches bei retrograder Degeneration sind bei den Anatomen Gegenstand lebhafter Diskussionen gewesen, wobei hier vornehmlich an den bekannten Streit zwischen v. MONAKOW

und Nissl erinnert sei, und es war zu prüfen, ob sie überhaupt etwas für die retrograde Zellveränderung Spezifisches darstellen oder auch in den nicht veränderten normalen Tibialis- und Peronaeuskernen vorkommen. Zur Prüfung dieser Frage habe ich zwei *Normalserien* vom Katzenrückenmark herangezogen und im gleichen Segmentbereich (L_7) die verschiedenen Gruppen von Zellen ausgezählt. Das Ergebnis ist in Tab. 3 zusammengestellt. Es zeigte sich, daß auch bei den völlig normalen

Tabelle 3. Verhältnis der kleinen und großen motorischen Zellen des Vorderhorns zweier normaler Katzen in Segmenthöhe L_7 auf Grund von Auszählungen von 30 Nissl-Serienschnitten.

Bezeichnung des Rückenmarkskerns	Große, helle Zellen (typ. Nissl- Struktur)		Mittelgr. helle Zellen (typ. Nissl- Struktur)		Mittelgr. dunkle (pyk- nomorphe) Zellen		Kleine, helle Zellen (typ. Nissl- Struktur)		Kleine, dunkle (pyk- nomorphe) Zellen		
	NK 3	NK 6	NK 3	NK 6	NK 3	NK 6	NK 3	NK 6	NK 3	NK 6	
Dorsolateraler	l.	59	54	53	22	21	38	88	73	23	18
Tibialiskern	r.	52	54	25	20	34	39	81	57	40	33
Zentraler	l.	50	57	13	40	18	33	75	58	18	35
Tibialiskernen	r.	40	62	27	13	25	26	80	61	23	26
Peronaeuskern	l.	29	29	30	10	7	11	46	37	9	14
	r.	27	18	14	8	16	7	43	30	19	12
Ventrolateralalkern	l.	97	93	84	79	16	31	101	82	38	121
	r.	92	87	80	57	36	18	107	101	48	56

Fällen die Motoneurone zu den kleineren Elementen der betreffenden Kerne ein Verhältnis von 1 : 3 aufweisen, zwischen normalen und degenerierten Kernen also diesbezüglich kein Unterschied besteht. Daraus folgt, daß die „persistennten intakten“ Zellen des Herdbereichs nach retrograder Degeneration keine Besonderheiten der Degenerationsfälle darstellen. Da sie auch in den normalen Kernen, und zwar in nahezu derselben Häufigkeit vorkommen, stehen sie mit den Motoneuronen wahrscheinlich in enger funktioneller Verbindung. Es liegt daher nahe, sie als die gesuchten *Schalt- oder Zwischenneurone* aufzufassen. Die Zahlenverhältnisse der großen und kleinen Vorderhornzellen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 4. Zahlenverhältnis der Motoneurone- und Zwischenneurone vom *N. tibialis* und *N. peronaeus*.

<i>Motoneurone</i>	<i>Peronaeus : Tibialis</i>	= 1 : 4
<i>Motoneurone :</i> (Tibialis + Peronaeus)	<i>Zwischenneuronen</i>	= 1 : 3
<i>Motoneurone :</i> (Tibialis)	<i>Zwischenneuronen</i> (Tibialis + Peronaeus)	= 1 : 3,6
<i>Motoneurone :</i> (Peronaeus)	<i>Zwischenneuronen</i> (Tibialis + Peronaeus)	= 1 : 16,5

Es ergibt sich dann die Frage, wie die Verbindung zwischen Motoneuronen und den als Schaltneuronen aufgefaßten kleineren Einheiten zu denken ist und ob sich auch histologische Hinweise für diese Zusammenhänge finden lassen. Um diese Frage zu beantworten, habe ich in den Silberserien die *Axone und Dendriten der kleinen Zellen* innerhalb der motorischen Kerne aufgesucht. Im Querschnitt kann man bei einer großen Anzahl von Schnitten nur ganz selten einmal ein Schaltzellenaxon auf eine längere Strecke sehen. Da die Axone der Motoneurone demgegenüber im Querschnitt oft von der Ursprungszelle bis zur Vorderwurzel verfolgbar sind, ergab sich diesbezüglich also ein sehr deutlicher Unterschied. Bei den kleinen Zellen der dorsolateralen Tibialiskernsäule sind die *Axone der kleinen Einheiten* sowohl an der dorsalen wie an der dorsomedialen oder dorsolateralen Zellwand zu sehen, im zentralen Tibialiskern mehr am lateralen oder medialen Zellrand, während ich sie im Peronaeuskern meist lateral- oder medialwärts abgehen sah. Jedoch kann man die Axone aller dieser kleinen Zellen auf dem Querschnitt, wie gesagt, immer nur ein ganz kleines Stück verfolgen und die weitere Verlaufsrichtung bleibt somit durch den Querschnitt unerschlossen. Da bei diesen kleinen Zellen die Dendriten zudem besonders zart sind, macht die Identifizierung der Axone hier besondere Schwierigkeiten. Einzelne Axone der kleinen und mittelgroßen Neurone verlassen sicher das gesamte Kerngebiet nach dorsal und medial (vgl. Schema 6c).

Viel besser sind die Axone der mittleren und kleinen Zellen auf den *Längsschnitten* zu verfolgen. Sie ziehen hier zu anderen kleinen Neuronen oder zu großen Motoneuronen, vor allem zu deren Dendriten. Sowohl auf den Frontal- wie auf den Sagittalschnitten kann man sie zum Teil auf eine etwas längere Strecke hin sehen. In Abb. 7a ist ein solcher Fall dargestellt. Man sieht hier eine mittelgroße pyknomorphe Zelle, die sich von den benachbarten tigrolytisch veränderten Motoneuronen deutlich abhebt. Das markhaltige *Axon* der kleinen Zelle zieht zu einer rechts im Bilde gelegenen *Tibialisursprungszelle* hinüber, während ihr *Dendrit* mit einer im Bilde links oben gelegenen *Peronaeusursprungszelle* in Verbindung tritt. Die Abbildung stammt von einem frontalen Längsschnitt aus dem Segmentbereich L₇ einer Katze, bei der 3 Wochen vor der Tötung der linke N. tibialis excidiert worden war.

Auf *Sagittalschnitten* kann man hin und wieder solche Schaltzellenaxone ebenfalls sehen, freilich nicht auf längere Strecken, und auch nicht so häufig wie auf den Frontalschnitten. Dagegen erscheinen die meist *longitudinal gebündelten Dendriten der Motoneurone* auf den Sagittalschnitten wesentlich besser als auf den Frontalschnitten (Abb. 8a und b). Die Peronaeus- und Tibialisneurone zeigen aber kein so ausgeprägtes longitudinal-sagittales Dendritenstrauchwerk wie der ventrolaterale und der (vermutlich parasympathische) ONUFSche Kern.

Besprechung.

Die beschriebenen Befunde sind geeignet, einige morphologische Grundlagen für die Neurophysiologie der spinalen Funktionen abzugeben.

Seit MARINESCO³³, insbesondere aber HYDÉN²⁴ u. a. ist der unterschiedliche Chromatingehalt der Nervenzellen nach Axondurchschneidung mit zeitlich wechselnden funktionellen Zuständen des Neurons in

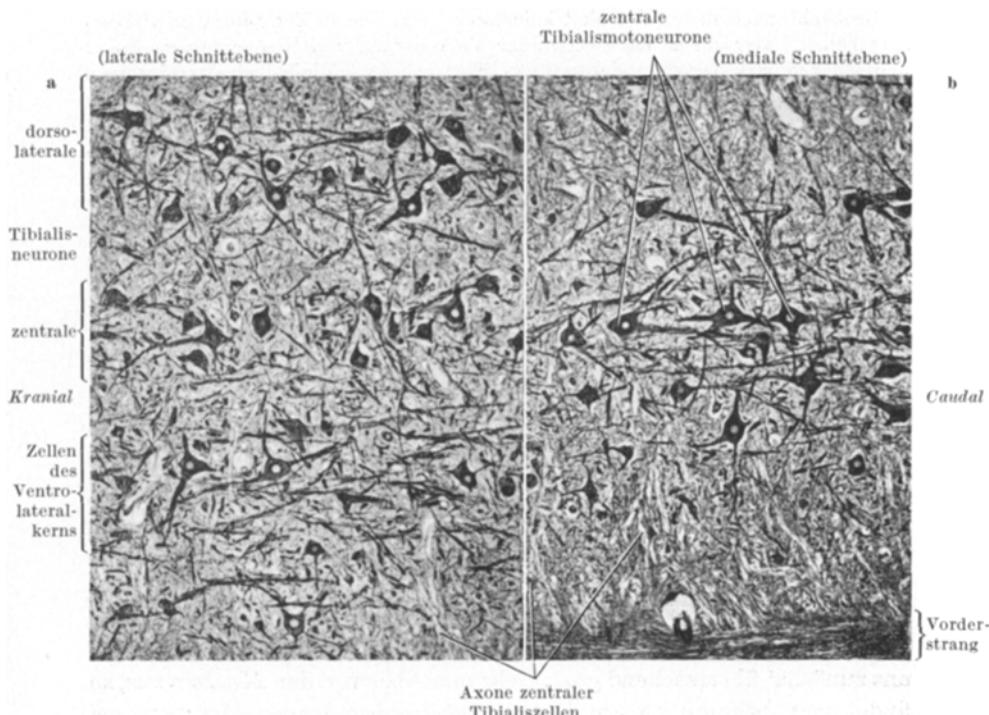


Abb. 8 a u. b. *Dendritenbilder der Tibialis- und Peronaeusneurone im Sagittalschnitt* bei im Vergleich zu Abb. 7 medial weitergeführten Schnitten. PALMGREN-Färbung, Vergr. 60:1. — a) Dorsolaterale und zentrale Tibialisneurone. Die im Bild oberste (dorsalste) Zellschicht sind die dorsolateralen Tibialisneurone, die mittlere die zentralen Tibialisneurone, die im Bild unterste (ventralste) die Neurone des Ventrolateralalkerns. Man sieht die besonders sinnige Dendritenverbindung zwischen zentraler und dorsolateraler Tibialiskernsäule. — b) Zentrale Tibialisneurone allein bei Schnittführung medial von 8 a. Man erkennt nur in der Mitte 2–3 Reihen von weniger parallel als in lockeren Haufen zueinander gelagerten großen dreieckigen bis polygonalen Zellen mit relativ wenigen aber starken Dendriten, die nach dorsal, ventral, besonders aber nach kranial oder caudal ausgerichtet sind. Im Bild unten (ventral) der Vorderstrang.

Beziehung gebracht worden. Die oben beschriebene unterschiedliche Ausprägung der retrograden Zellveränderung, die in einem Fall sogar statt der üblichen Zellaufhellungen zur Hyperchromasie führte, ist zum Teil durch das unterschiedliche Lebensalter der Tiere, zum Teil durch die je verschiedene Überlebenszeit nach dem Eingriff bedingt. Hierüber soll an anderer Stelle noch berichtet werden.

Außerdem spielt die *Verschiedenheit der durchschnittenen Nerven* eine Rolle: Nur beim Tibialis typische Ballonierung, beim Peronaeus Tigrolyse ohne Schwellung! Da die 16 Peronaeustiere bei verschiedenem Lebensalter und verschieden langer Überlebenszeit nicht ein einziges Mal die für die Tibialisdurchschneidung typische primäre Reizung zeigten, können nicht äußere, zeitliche Faktoren, sondern nur spezifische Reaktionen der einzelnen Neurone selbst dafür verantwortlich sein.

Beobachtungen dieser Art sind keineswegs neu. Die in der Literatur viel besprochenen Unterschiede der retrograden Veränderung von Hirnnerven einerseits und Rückenmarksnerven andererseits^{19, 24a, 34} wie auch diejenigen der einzelnen Hirnnerven und der einzelnen peripheren Nerven untereinander haben immer wieder die Histologen beschäftigt und WOHLFART⁵² sprach die Vermutung aus, daß hierfür außer der verschiedenen Axonlänge auch die durch die Axone versorgten je differenten Körperregionen von Bedeutung seien, also z. B. die Ursprungszellen der die Beine versorgenden Nerven anders reagieren würden als etwa die für die Innervation der Schulter, der Hand, des Halses verantwortlichen Neurone. Obwohl unsere Untersuchungen sich bisher nur auf 2 Nerven beziehen, kann auf Grund der oben berichteten einschlägigen Unterschiede der axonalen Degeneration dieser unter Zuhilfenahme der über weitere Unterschiede bei Hirn- und peripheren Nerven berichtenden Arbeiten der Literatur doch bereits die Frage gestellt werden, ob es außer der kern- bzw. schichten- und zellspezifischen Pathologie C. und O. VOGTS⁵⁰ auch eine solche der differenten *Neurone* gibt, eine Frage, mit deren Beantwortung unter Umständen ein neues Bindeglied zwischen Funktion und Morphologie gefunden wäre.

Die mit dem etwa 4—5fachen weit überwiegende Zahl der *Tibialisneurone* gegenüber den *Peronaeusneuronen* entspricht der bei Tier und Mensch weit stärker entwickelten Tibialismuskulatur gegenüber den vom Peronaeus versorgten Muskeln. Das Ausmaß dieses Überwiegens der Ursprungszellen in Höhe von L_7 , das in Abb. 4 wegen des in der schematischen Darstellung unvermeidlichen Übereinanderprojizierens der vielen Tibialisneurone nicht genügend zum Ausdruck kommt, erschien uns zunächst überraschend groß. Geht man aber von den *Muskeln* aus, so findet man bekanntlich am *Unterschenkel* neben beiden Mm. peronaei nur 3 Verkürzermuskeln des N. peronaeus (M. tibialis ant., M. ext. halluc. long. und M. ext. digit. long.) gegenüber 7 Verlängerern des N. tibialis (M. gastrocnemius, M. soleus, M. plantaris, M. popliteus, M. flex. digit. long., M. tibial. post. und M. flex. halluc. long.). ECCLES und SHERRINGTON¹⁶ fanden bei Zählung der Markfasern freilich nur stichprobenmäßig ausgewählter einzelner Muskeln ein Verhältnis von 1 : 10 zugunsten der vom Tibialis versorgten Muskeln. Die Zahl aller motorischen Fasern ist noch nicht bestimmt. Für den M. gastrocnemius und den M. soleus fanden die englischen Autoren 430 bzw. 250, für den M. ext. digit. long. 330 Motoneurone, während REXED und THERMAN^{39a} 314 motorische Nervenfasern in dem vom Peronaeus versorgten M. tibialis ant., im vom Tibialis versorgten M. gastrocnemius dagegen 1011 motorische Nervenfasernzählten. In L_7 und S_1 sind auch die von hier innervierten *Fußmuskeln*

auf der vom Tibialis bzw. seinen Ästen, N. plantaris med. und lat., versorgten Plantarfläche nicht nur der Kraftleistung nach, sondern auch in der Zahl der Muskeln selbst um 5 mal — wenn wir die einzelnen Anteile der Mm. lumbricales und der Mm. interossei mitberücksichtigen, um 9 mal — besser gestellt als auf der vom Peronaeus versorgten Dorsalseite.

Aus der *Lage* der Tibialis- und Peronaeusneurone ergeben sich ebenfalls manche Aufklärungen funktioneller Tatsachen, wie auch die physiologischen Theorien der Reflex- und Reizleitung durch obige topographische Ermittelungen an Verständnis gewinnen, wenn man nur die verschiedene Terminologie der Physiologen und Anatomen beachtet. Zunächst entspricht es der schon von der holländischen und belgischen Schule^{6, 19, 28, 29, 44–46}, besonders von BOK¹¹, vermuteten *somatotopischen Gliederung der Vorderhornkerne* des Rückenmarks, daß die Ursprungszellen der anatomisch sogenannten „Extensoren“ (Beugereflexmuskeln der Physiologen) im Rückenmarksvorderhorn lateraler liegen als die Kerne der anatomisch sogenannten „Flexoren“ (= Verlängerermuskeln und Extensoren der Physiologen). Es war auch bereits bekannt, daß die distalsten Muskeln der Extremitäten, also die der Hand bzw. des Fußes, im Vorderhorn eine dorsalere Vertretung ihrer Kerne zeigen als die proximalen, rumpfnäheren Muskelgruppen, etwa die der Schulter bzw. des Gesäßes usw¹¹.

Wenig bekannt war aber die oben mehrfach erwähnte, aus den Abb. 4 und 6c hervorgehende *Unterteilung* sowohl der Tibialis- wie auch der Peronaeuskerne in mehr ventrale und mehr dorsale Kerngruppen. Beim Tibialiskern zeigte sich diese in Gestalt der beiden voneinander ziemlich entfernten Säulen (vgl. Abb. 1, 4 und 8) weit deutlicher als bei dem relativ einheitlicheren Peronaeuskern. Berücksichtigt man die Vertretung der verschiedenen Muskelgruppen, so ergibt sich folgendes Bild: die *dorsale* Säule (bzw. Etage) des betreffenden Kerngebietes repräsentiert wahrscheinlich die Ursprungszellen der Fußmuskeln und *distalen* Unterschenkelbeuger, die *ventralere* die der *proximalen* Unter- sowie Oberschenkelmuskeln*. Mit dieser Annahme verträgt es sich, daß wir die dorsolateralen Tibialiszellen erst in den etwas caudaleren Abschnitten von L₇, am zahlreichsten aber erst in S₁ und S₂ antreffen, die zentralen aber schon in den kranialen Abschnitten von L₇. Damit könnte auch zusammenhängen, daß wir im dorsolateralen Anteil des Tibialiskerns kramio-caudal weniger ausgestreckte, in der Querschnittsebene aber dafür unter-

* In einer soeben erschienenen Arbeit hat ROMANES⁴³ die Motoneurone der einzelnen Beinmuskeln bei der Katze genau untersucht und ihre Verteilung innerhalb der motorischen Vorderhornkerne dargestellt. Seine Untersuchungen beweisen die schon von GOERING²¹ vermutete topographische Neuronenverteilung der Strecker- und Beugermuskeln und passen gut zu unseren Befunden.

einander vielfältiger verbundene Zellen vorfanden, die dünneren Dendritenäste zeigten, während die für die kompakteren Unter- und Oberschenkelmuskeln zuständigen Ursprungszellen des zentralen Tibialiskerns mächtigere, dafür aber weniger zahlreiche Dendritenstämme erkennen ließen, deren Äste weit weniger ausgiebig verschlungen waren als die für die kleinen Fußmuskeln zuständigen Motoneurone des dorsolateralen Tibialiskerns.

Die zentralen Tibialiszellen sind in der kranio-caudalen Achse auffallend gestreckt, während die für die kleinen Fußmuskeln zuständigen dorsolateralen Tibialismotoneurone in der Querschnittsebene genau so ausgedehnt erschienen wie im Längsschnitt. Die früher geäußerte Ansicht^{30a}, ⁵¹, ^{14a}, die Vorderhornzellen seien kranio-caudal ausgedehnter als im Querschnitt, trifft für die Motoneurone des Lumbosacralmarks daher nicht durchgehend zu. Da diese Autoren fast nur die Motoneurone des Dorsalmarks untersuchten, waren sie durch diese Beschränkung auf nur einen Zelltypus zwangsläufig zu einseitig orientiert. Vermutlich sind es vor allem die Ursprungszellen für die langen Rückenstrecker, deren Motoneurone im Rückenmark die eventuell besonders betonte longitudinale Ausdehnung aufweisen.

Daß bei den *Peronaeuszellen* die Unterschiede sowohl der Zellgestalt wie auch der Dendritenstruktur weit geringere waren, läßt sich unschwer aus der Tatsache ableiten, daß im Vergleich zu den Verhältnissen beim Tibialis die Differenzierung in kleine und kleinste Fußmuskeln (Beispiel: mm. lumbricales und interossei) bekanntlich hier noch eine weit geringere ist. Ich brauche in dieser Hinsicht nur noch einmal auf die in Abb. 5 b erkennbaren relativ wenigen und in ihrer gleichförmigen Verlaufsrichtung beinahe monoton wirkenden Dendriten der Peronaeuskerngruppe einerseits wie auf die demgegenüber äußerst unruhigen und oft viel gewundenen Dendritenfiguren des dorsolateralen Tibialiskerns (Abb. 5a) andererseits zu verweisen, um die hier mitspielenden funktionellen Besonderheiten histologisch zu unterbauen.

Der in Abb. 6c schematisch dargestellte *Axonverlauf der Tibialis- und Peronaeusneurone* — bei den Tibialiskernsäulen medioventrale Axonabgänge und ventromediale -verläufe (Abb. 6a u. b), bei den Peronaeusneuronen ventrale oder ventrolaterale Abgänge und am seitlichen Vorderhornrand ventralwärts gerichtete Verläufe (Abb. 6b) — ist von erheblicher Bedeutung für physiologische Untersuchungen an kleinen Vorderwurzelbündeln der unteren Lumbalsegmente. In L₇ sind bei Ableitung von *medial* liegenden Wurzelaxonen vorwiegend Tibialisentladungen, von *lateralen* Wurzelaxonen mehr Peronaeusentladungen zu erwarten, was bisher mangels genauer anatomischer Kenntnisse der Axonverläufe nicht beachtet wurde.

Die von uns gefundene Topographie der Tibialis- und Peronaeusneurone paßt gut zu den *elektrophysiologischen Untersuchungen* von CAMPBELL¹³, BERNHARD und REXED⁴, ÅSTRÖM¹ sowie BARAKAN u. Mitarbeitern^{1a}: ihre an verschiedenen Stellen des Vorderhorns vorgenommenen

Reizungen oder Ableitungen zeigen eine ähnliche Potentialverteilung, wie sie nach unseren anatomischen Darlegungen zu erwarten ist. CAMPBELL'S Abb. 2 der Vorderhornpotentialfelder nach orthodromem Tibialisreiz¹³ entspricht in der Positivität nach 2—4 msec (D—F) unserem Peronaeusgebiet, in der Negativität nach 10 msec (M) dem Axonverlauf der Tibialisneurone, zeitlich also ziemlich genau der Bahnungs- und Hemmungsphase des Beugereflexes⁴⁹. Auch das von BERNHARD und SKOGLUND⁵ beschriebene verschiedene Verhalten der langsamen Vorderwurzelpotentiale von Beugern einerseits und Streckern andererseits könnte mit diesem unterschiedlichen Axonverlauf und der ebenso differenten Orientierung der Zellkörper, ihrer Axone und Dendriten zusammenhängen. Die Korrelation der Dendritenverteilung mit der von TÖNNIES⁴⁸ postulierten Rückmeldefunktion der Dendriten soll späteren Arbeiten vorbehalten bleiben.

Von besonderem neurophysiologischem Interesse ist die genauere Bestimmung der *Schaltzellen* oder *Zwischenneurone*. Die Schaltzellen waren in der älteren Literatur nur einmal Gegenstand der Diskussion im Streit v. MONAKOW³⁴ und NISSLS³⁷ über die allgemeine Deutung retrograder Veränderungen im Gehirn. Die meisten übrigen Forscher begnügten sich mit dem Hinweis, daß es von den retrograden Veränderungen entweder ganz oder zum mindesten lange Zeit verschont bleibende Zellen gibt, deren funktionelle Bedeutung offen bleibt. Nur v. MONAKOW³⁴ hat die Bedeutung dieser Schalt- oder Zwischenneurone zuerst klar erkannt.

In der 2. Aufl. von MONAKOWS „Gehirnpathologie“ liest man: „Wenn wir einen Zellenhaufen (z. B. einen Thalamuskern) in der Weise isolieren, daß wir in dessen Peripherie sämtliche demselben zufließende Fasern unterbrechen . . . , so gelingt es nie, sämtliche Ganglienzellgruppen zur Degeneration zu bringen. Vielmehr behauptet hier eine ziemlich stattliche Anzahl von namentlich kleinen* Elementen ihre Existenz . . . Durch Anwendung der GOLGI-Methode . . . erfährt man aber nun, daß gerade jene zurückbleibenden kleinen Nervenzellen . . . aus Ganglienzellen mit kurzem, sich astförmig spaltendem Achsenzyylinder bestehen* (Ganglienzellen vom zweiten Typus).“ Diese ihre histologische Struktur wie auch die Erfahrung, daß die erwähnten kleinen Elemente von degenerativen Veränderungen selbst bei Abschneidung des Zuflusses der aus allen Richtungen herkommenden markhaltigen Fasern lange Zeit verschont bleiben, schließlich die Beobachtung, daß sie sich gewöhnlich dort in reicher Zahl vorfinden, wo eine Neuronenordnung in eine andere übergeht, veranlaßten v. MONAKOW, ihnen die Rolle von Übertragungszellen zuzusprechen. Er nannte sie daher *Schaltzellen* und forderte ihre Abtrennung von den langen Neuronen.

In dieser seiner Theorie wurde v. MONAKOW nun seinerzeit von NISSL angegriffen, der auf Grund seiner bekannten Dekortikationsversuche behauptete, daß eine restlose Zerstörung bzw. Abtrennung der Rinde sämtliche Thalamusneurone, große und kleine, zur Degeneration bringe und es daher nur von dem Ausmaß der Zerstörung der Achsenzyylinder abhänge, ob die von v. MONAKOW abgetrennten kleineren Zellen erhalten bleiben oder nicht.

* Vom Autor gesperrt.

Obwohl dieser Nisslsche Einwand unseres Erachtens nicht zu recht besteht, — auch Ganglienzellen vom zweiten Typus können ja, von ihrer Verbindung mit den langen Neuronen gelöst, mit der Länge der Zeit transneuronal zugrunde gehen —, geriet die Schaltzellentheorie durch den Einwand Nissls bei den Morphologen in Vergessenheit und die kleinen Zellen im Rückenmarks vorderhorn wurden in der Folge nur noch von den Physiologen als Zwischenneurone postuliert, aber nicht genauer anatomisch untersucht. Um so wichtiger erscheinen sie mir für unsere histologische Betrachtung. Bevor ich die Schaltzellenlehre nunmehr auf meine obigen Befunde anwende und dabei die ihr zukommende Bedeutung im Zusammenwirken gerade von Tibialis- und Peronaeusneuronen erweise, soll sie jedoch einem Einwand gegenüber verteidigt werden, den man bei der Deutung der kleinen Zellen als Zwischenneurone erheben könnte; es ist die Lehre von der neuerdings nachgewiesenen motorischen *Muskelinnervation durch verschieden dicke*, u. a. auch auffallend dünne *Nervenfasern*, d. h. durch kleine Motoneurone.

HÄGGQUIST²² richtete bei spinalen Anoxieversuchen erneut die Aufmerksamkeit auf diese kleinen Vorderhornzellen. Er fand, daß sie dünnere Axone haben, dazu auf Anoxie weniger empfindlich sind als die großen Motoneurone und glaubte, in ihnen kleine Motoneurone für die tonische Muskelinnervation mit besonderen Endplatten „en grappe“ sehen zu dürfen. Einzelne der kleinen Neurone könnten auch Ursprungszellen der die Muskelpindeln innervierenden dünneren Nervenfasern (γ -Fasern nach LEKSELL³⁰, „small nerve motor fibers“ nach KUFFLER²⁷) sein. Ihre große Zahl steht zu dieser Erklärung jedoch im Widerspruch.

Bei der Annahme, daß diese kleinen Vorderhornzellen Motoneurone für die tonische Muskelinnervation oder die Muskelpindeln seien, bleibt ungeklärt, warum sie nach Nervendurchschneidung keine deutlichen retrograden Veränderungen zeigen. Man kann nicht einfach die weniger stark gefärbten kleinen Neurone innerhalb der Tibialis- und Peronaeuskerne als retrograd verändert ansehen, denn „helle“ kleine Zellen finden sich auch im normalen Rückenmark (vgl. Tab. 3). Aus unseren Auszählungen wie auch aus dem histologischen Bild ergab sich kein sicherer Hinweis darauf, daß sich unter den zahlreichen *kleinen* Vorderhornzellen innerhalb der Tibialis- und Peronaeuskerne retrograd veränderte Motoneurone befinden. Nur unter den mittelgroßen Zellen (Abb. 3) könnten sich Motoneurone verbergen. Die Frage, wieviele koordinatorische Schaltneurone darunter sind, u. a. auch Zellen, deren Axone zur Gegenseite laufen (sog. Commissurenzellen), läßt sich nach den bisherigen Untersuchungen noch nicht entscheiden.

Die seinerzeit von NISSL gegebene Begründung für das Erhaltenbleiben einiger kleinerer Zellen in den sonst retrograd veränderten Kernen mit einer nicht vollständigen Axonendurchtrennung lag bei den damals zur Diskussion stehenden wenig übersichtlichen Dekortikationsversuchen v. MONAKOWS nahe, kommt aber für unsere Fälle einfacher Nerven-

durchschneidung nicht in Betracht. Daß einzelne Axone der von uns excidierten Nerven etwa erhalten geblieben wären oder durch Sprossen neuer Axonfasern während der Überlebenszeit der Tiere eine zur Wiederherstellung der Ursprungszellen führende Wiedervereinigung der Nervenfragmente zustande kam, ließ sich bei uns durch die Ausgiebigkeit der Excisionen, durch die niemals mehr als 3—4 Wochen betragende Überlebenszeit, vor allem aber durch die bei jeder Sektion mit vorgenommene autoptische Kontrolle der uns interessierenden Nerven sicher ausschließen. Es verbleibt nur die Annahme, daß die überwiegende Mehrzahl der erwähnten kleinen Zellen ohne retrograde Veränderung gar keine Axone in die peripheren Nerven schicken, d. h. daß sie *Schaltneurone mit kurzen Axonen vom Typus GOLGI II* sind. Dafür spricht u. a. der bis zu einzelnen Motoneuronen verfolgbare Axonverlauf (Abb. 7a). Man wird nicht fehlgehen, wenn man der Mehrzahl dieser kleinen Elemente bestimmte Aufgaben für die Koordination und Impulsverteilung auf die Motoneurone zuschreibt, wie dies TÖNNIES und JUNG für die Beugereflexe dargestellt haben⁴⁹. Wahrscheinlich leiten die mittelgroßen Neurone bis zur Gegenseite, die kleinsten nur intranucleär. Das Erhaltenbleiben der Zwischenneurone nach kurzdauernder retrograder Degeneration der Hauptzellen läßt diese funktionelle Zusammengehörigkeit mit den einzelnen Motoneuronen unberührt. Erst nach langdauernder und sehr vollständiger Ausschaltung scheinen auch die Zwischenneurone sekundäre, und zwar jetzt *transneuronale* Veränderungen zu zeigen, ähnlich wie NISSL in den retrograd veränderten Thalamuskernen bei umfangreicher oder intensiverer Zerstörung der von den Hauptzellen ausgehenden Axone ebenfalls „Degenerationen“ der kleinen Thalamuszellen sah. Doch können die Verhältnisse des Gehirns mit denen des Rückenmarks nicht ohne weiteres verglichen werden.

Der Axon- und Dendritenverlauf der Schaltneurone ist sehr schwer zu verfolgen und bedarf noch genauerer Untersuchungen. Insbesondere müssen die Axone der kleinen und mittelgroßen Zellen, unter denen sich *intranucleäre*, *internucleäre* und *kommissurale Schaltneurone* befinden können, noch genauer differenziert und von den kleinen Motoneuronen abgegrenzt werden. Erst dann kann über sie auch genauere Zahlenverhältnisse angeben. Die in Tab. 4 angeführten Zahlen sind zunächst nur als Approximativwerte zu betrachten.

Bisher sind in der Literatur keine genaueren Angaben über das Verhältnis der Motoneurone zu den Zwischenneuronen im Vorderhorn zu finden. Nur LORENTE DE NÓ³² erwähnt kurz, daß sich zwischen den Motoneuronen auch große Schaltneurone finden. Ferner wurden die Endigungen der langen Bahnen an den Zwischenneuronen des Rückenmarks von HOFF²³ anatomisch und von LLOYD³¹ elektrophysiologisch genauer untersucht. Wenn man unsere morphologische Untersuchung mit den Ergebnissen der physiologischen Forschung korreliert, kann man mit hoher Wahrscheinlichkeit für die Impulsverteilung der Schaltneurone

folgende Annahme machen: Da nach den Reflexzeiten des Beugereflexes und seinen rhythmisch wiederholten Entladungen offenbar 5 Zwischenneurone in den Weg vor das Peronaeusneuron eingeschaltet sind (vgl. das Schema der Abb. 6 bei TÖNNIES und JUNG⁴⁹), bei der obigen Auszählung im Peronaeuskern aber nur etwa 3 Schaltneurone auf ein Motoneuron kommen, wird der Erregungskreis der Zwischenneurone wahrscheinlich durch *beide* Kerngebiete, die Strecker- sowohl wie Beugerneurone hindurchgehen. Für je ein Tibialis-Motoneuron stehen gemäß dieser Annahme dann etwa 4 Schaltneurone, für je ein Peronaeusmotoneuron etwa 16 Schaltneurone (Tab. 4, S. 367) zur Verfügung. Das würde mit den physiologischen Ergebnissen übereinstimmen.

Die beschriebenen Strukturen der Zwischenneurone wie auch die verschiedene Orientierung von Dendriten und Axonen der Motoneurone sind als das anatomische Substrat der reziproken Innervation zwischen den antagonistischen Kerngruppen aufzufassen. Weitere Untersuchungen über die Synaptologie und über die feinere spinale Architektonik, vor allem der Zwischenneurone sind notwendig. Genauer zu untersuchen sind ferner noch die Verbindungen der Motoneurone mit den Zwischenneuronen, die außerhalb der Kerngebiete im medialen Vorderhorn und im Hinterhorn liegen. Erst wenn auch diese Untersuchungen abgeschlossen sind, dürfte ein genauerer Einblick in die morphologischen Grundlagen der spinalen Koordinationsvorgänge möglich sein.

Zusammenfassung.

1. An 25 Katzen wurden entweder der *N. tibialis* oder der *N. peronaeus* excidiert und 8—30 Tage danach die retrograd veränderten Ursprungsnervone dieser Nerven im Rückenmark an Serienschnitten mittels PALMGREN- (Silber-) und NISSL- (Zell-)Färbung untersucht.

2. Bei allen Tieren zeigten sich deutliche und meist scharf begrenzte retrograde Veränderungen der jeweiligen *Ursprungszellen*; bei 12 Tieren in Gestalt der klassischen *primären Reizung* NISSLs, bei weiteren 12 in Gestalt einer *einfachen Chromatolyse* ohne oder mit nur angedeuteter Zellschwellung, in 1 Fall eine *kernspezifische Hypertigrose* bzw. Chromophilie.

3. Mit Hilfe von Transparentzeichnungen wurde die *Lage* der veränderten Zellen festgelegt und durch Vergleich der Quer- und Längsschnittsbilder Axon- und Dendritenverlauf bestimmt. Der *Tibialiskern* liegt hiernach in den Segmenten L_7-S_2 und zeigt zwei deutlich getrennte Kerngebiete, die dorsolateralen und die zentralen Kernsäulen. Der *Peronaeuskern* liegt lateral vom Tibialiskern, vorwiegend in L_6 und L_7 — weniger in S_1 —, an der Grenze zum Markweiß. In L_7 sind auf dem Querschnitt zwei übereinander geschichtete Etagen der Peronaeusneurone, eine dorsale und eine ventrale, zu unterscheiden.

4. Die *Dendritenverteilung* zeigt bestimmte Charakteristica: die Tibialisneurone haben zahlreiche Dendriten (durchschnittlich 5—10 Dendritenstämme im dorsalateralen, 4—7 im zentralen Tibialiskern), die sich im Querschnitt sternförmig nach allen Seiten, im Sagittalschnitt vor allem auch nach cranial und caudal ausbreiten. Die Peronaeusneurone haben im Querschnitt eine dorsoventral gerichtete längliche Form mit weniger zahlreichen Dendriten (durchschnittlich nur 3—5 Dendritenstämme), die vorwiegend dorsal und medial in Richtung der Tibialiskerne und weit weniger craniocaudal verlaufen.

5. Der Abgang der *Axone* wurde nach dem Nissl-Bild, der Axonverlauf nach dem PALMGREN-Bild untersucht. Die *Tibialisneurone* zeigen in beiden Kernsäulen einen medioventralen Axonabgang und einen beinahe geradlinigen ventromedialen Verlauf zu den medialen Vorderwurzeln. Die *Peronaeusneurone* zeigen dagegen einen ventralen oder ventrolateralen Axonabgang mit bogenförmigem Verlauf am ventrolateralen Rand des Vorderhorns zu den lateralen Vorderwurzeln.

6. Durch Auszählung der retrograd veränderten und intakten Neurone in den Tibialis- und Peronaeuskernen wird unter Berücksichtigung von Zellgröße und Färbungsgrad die *Zahl der Motoneurone* und der nicht retrograd veränderten übrigen *Neurone* bestimmt. Die retrograd veränderten hellen Motoneurone verhalten sich zu den im Nissl-Bild z. T. dunkel gefärbten kleineren Zellen innerhalb der Peronaeus- und Tibialiskerne wie 1:3. Es wird angenommen, daß es sich bei den zahlreicheren kleinen Zellen vorwiegend um *Zwischenneurone* handelt, die demnach innerhalb der Vorderhornkerne *3fach häufiger sind als Motoneurone*. Die Dendriten dieser zum Teil „pyknomorphen“ kleinen Neurone sind meist sternförmig nach allen Seiten gerichtet. Ihre kurzen Axone verlaufen zu anderen Zwischenneuronen oder Motoneuronen des Peronaeus oder Tibialis, nur wenige Axone verlassen das gemeinsame Kerngebiet.

7. Die Bedeutung der Befunde für die Neurophysiologie wird kurz besprochen. Die Anordnung der Dendriten und Zwischenneurone in den Tibialis- und Peronaeuskernen wird als das *anatomische Substrat der reziproken Innervation* angesehen.

Literatur.

Die ältere anatomische Literatur ist, soweit sie hier nicht noch einmal aufgeführt wird, bei BOK¹¹ im Handbuch für mikroskopische Anatomie, Bd. 4 einzusehen. Im folgenden wird daher vor allem das neuere Schrifttum genannt.

¹ ÅSTRÖM, K. E.: Acta physiol. scand. **16**, Suppl. 55 (1948). — ² BARAKAN, TH., C. B. B. DOWNMAN and J. C. ECCLES: J. Neurophysiol. **12**, 393 (1949). — ³ BARR, M. L.: J. of Anat. **74**, 1 (1939). — ⁴ BARR, M. L., and E. G. BERTRAM: J. of Anat. **85**, 171 (1951). — ⁵ BERNHARD, C. G., and B. REXED: J. Neurophysiol. **8**, 387 (1945). — ⁶ BERNHARD, C. G., and C. R. SKOGLUND: Acta physiol. scand. **14**, Suppl. 47, 1 (1947). — ⁷ BERTRAND, I., et L. VAN BOGAERT: Revue neur. **40**, 177 (1923). —

- ⁷ BIKELES, G.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **29**, 180 (1905). — ⁸ BIKELES, G., u. M. FRANKE: Dtsch. Z. Nervenheilk. **29**, 171 (1905). — ⁹ BODIAN, D., and H. A. HOWE: Brain **63**, 135 (1940). — ¹⁰ BODIAN, D., and R. C. MELLORS: J. of Exper. Med. **81**, 469 (1945). — ¹¹ BOK, S. T.: Das Rückenmark, im Handbuch der mikroskop. Anatomie des Menschen. Bd. IV, S. 478. Berlin: Springer 1928. — ¹² BRODAL, A.: Z. Neur. **166**, 646 (1939). — ¹³ CAMPBELL, B.: Anat. Rec. **91**, 77 (1945). — ¹⁴ COOPER, S. and C. S. SHERRINGTON: Brain **63**, 123 (1940). — ^{14a} CRAW, H.: J. comp. neur. **45**, 283 (1928). — ¹⁵ DÉJÉRINE, J.: Anatomie des Centres nerveux, Paris 1895. — ¹⁶ ECCLES, J. C., and C. SHERRINGTON: Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B, **106**, 326 (1930). — ¹⁷ ELLIOTT, CH.: Amer. J. Anat. **70**, 95 (1942); **72**, 29 (1943). — ¹⁸ ELLIOTT, CH.: J. Comp. Neur. **81**, 97 (1944). — ¹⁹ GEHUCHTEN, VAN: Névraxe **5** (1903). — ²⁰ GERSH, I., and D. BODIAN: J. Cell. and Comp. Physiol. **21**, 253 (1943). — ²¹ GOERING, J. H.: J. Comp. Neur. **46**, 125 (1928). — ²² HÄGGQUIST, G.: Z. mikrosk.-anat. Forschg **44**, 169 (1938). — ²³ HOFF, E. C.: Proc. Roy. Soc. Lond. **111B**, 175, 226 (1932). — ²⁴ HYDÉN, H.: Acta physiol. scand. **6**, Suppl. 17 (1943). — ^{24a} JACOB, H.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **166**, 146 (1951). — ²⁵ KÖNIG, H., R. A. GROAT and W. F. WINDLE: Stain. tech. **20**, 13 (1945). — ²⁶ KROGH, E.: Acta physiol. scand. **20**, 263 (1950). — ²⁷ KUFFLER, ST. W., C. C. HUNT and J. P. QUILLIAM: J. Neurophysiol. **14**, 29 (1951). — ²⁸ LARUELLE, L.: Revue neur. **67**, 695 (1937). — ²⁹ LARUELLE, L., et M. REUMONT: Ann. d'Anat. path. **10**, 1130 (1933). — ³⁰ LEKSELL, L.: Acta physiol. scand. **10**, Suppl. 31 (1945). — ^{30a} LHERMITTE, J., et W. M. KRAUS: Anat. Rec. **31**, 20 (1925). — ³¹ LLOYD, D. P. C.: J. Neurophysiol. **4**, 525 (1941). — ³² LORENTE DE NÓ: J. Neurophysiol. **1**, 195 (1938). — ³³ MARINESCO, G.: Semaine méd. **24**, 225 (1904). — ³⁴ v. MONAKOW, C.: Gehirnpathologie Bd. I (1905). — ³⁵ NICHOLSON, F. M.: Arch. of Neur. **11**, 680 (1924). — ³⁶ NISSL, F.: Allg. Z. Psychiatr. **48**, 197 (1892). — ³⁷ NISSL, F.: Arch. f. Psychiatr. **52**, 867 (1913). — ³⁸ PALMGREN, A.: Acta zool. (Stockh.) **29**, 377 (1948). — ³⁹ PARHON, C., et C. POPESCO: Roumaine médicale **3** (Bucarest 1899). — ^{39a} REXED, B., and P. THERMAN: J. Neurophysiol. **11**, 133 (1948). — ⁴⁰ ROMANES, G. J.: J. of Anat. **75**, 145 (1941). — ⁴¹ ROMANES, G. J.: J. of Anat. **76**, 112 (1942). — ⁴² ROMANES, G. J.: J. of Anat. **80**, 117 (1946). — ⁴³ ROMANES, G. J.: J. Comp. Neur. **94**, 313 (1951). — ⁴⁴ SANO, F.: J. of Neur. **15**, 1 (1901). — ⁴⁵ SANO, F.: Congrès des méd. alien. et neurologists de France XIV, Sess. Paris 1904. — ⁴⁶ SANO, F.: Verh. Anat. Ges. Internat. Anat.-Kongr. Genf, Jena 1905. — ^{46a} SEKI, M.: Z. Zellforschg. **30**, 529 (1940). — ⁴⁷ SHERRINGTON, C. S.: J. of Physiol. **13**, 621 (1892). — ⁴⁸ TÖNNIES, J. F.: Arch. f. Psychiatr. **182**, 478 (1949). — ⁴⁹ TÖNNIES, J. F., u. R. JUNG: Pflügers Arch. **250**, 667 (1948). — ⁵⁰ VOGT, C. u. O.: J. Psychol. u. Neur. **31**, 245 (1925). — ⁵¹ WEIL: Arch. of Neur. **17**, 6 (1927). — ⁵² WOHLFART, S.: Acta med. scand. (Stockh.) Suppl. **46**, 1 (1932).

Dr. K. BALTHASAR, (17b) Freiburg i. Br., Hauptstr. 5.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft verdanke ich seit Sommer 1951 Mittel zur Weiterführung dieser Arbeit.