

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Münster/W.
(Direktor: Prof. Dr. Dr. H. BECHER)

Lichtmikroskopische Beobachtungen über synaptische Verknüpfungen der Nervenzellen in der Formatio reticularis*

Von

H. BECHER und H. KNOCH**

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Oktober 1961)

Einleitung und Literatur

Im vorliegenden Bericht werden die ersten Resultate morphologischer und experimenteller Untersuchungen an den Zell- und Fasersystemen der „Formatio reticularis“ besprochen. Andere an unserem Institut durchgeführte Arbeiten, die sich mit dem elektronenmikroskopischen und histochemischen Bild der retikulären Substanz befassen, gelangen später zur Veröffentlichung.

Erste anatomische und morphologische Kenntnisse über Ausbreitung und Aufbau der Formatio reticularis gehen auf die Ergebnisse von DEITERS (1865), KÖLLIKER (1896), HELD (1893), LAURA (1879), ROLLER (1881), BECHTEREW (1908—1911), JAKOBSON (1895), MEYNERT (1870), EDINGER (1911), KOHNSTAMM (1900), ZIEHEN (1903) und MINGAZZINI (1928) zurück. In neuerer Zeit haben sich unter anderem ROSSI u. ZANCHETTI (1957) sowie BRODAL (1956) ausführlich mit Faserverbindungen innerhalb der Formatio reticularis beschäftigt. In ihren zusammenfassenden Berichten haben die Autoren auch physiologische Beiträge berücksichtigt. Atlanten über die Cytoarchitektonik des Hirnstammes von Mensch und Kaninchen verdanken wir OLSZEWSKI u. BAXTER (1953) und MEESSEN u. OLSZEWSKI (1949). Über die verschiedenen angewandten Bezeichnungen der einzelnen Regionen des Hirnstammes gibt ein Atlas vom Hirnstamm des Meerschweinchens nach HOFFMANN (1957) eine Auskunft.

Über die funktionelle Bedeutung einzelner Zellgruppen der Formatio reticularis wurden schon frühzeitig unterschiedliche Ansichten geäußert. MEYNERT (1870) bezeichnet die Formatio reticularis als motorisches Feld, EDINGER als Associationsfeld. Nach BECHTEREW befindet sich medial der Hypoglossuswurzel in der Formatio reticularis ein Kerngebiet (offenbar der N. ret. paramedianus), das von MISSLAWSKI (1885) als N. respiratorius beschrieben worden ist. POLLAK (1935) vergleicht die großen multipolaren Reticulariszellen mit somatisch-motorischen Elementen. Im Hinblick auf eine funktionelle Betrachtungsweise der magnocellulären Formatio reticularis glaubt der Verfasser ein motorisches System vor sich zu haben, das vielleicht ein Zentrum für den Streckertonus der Extremitäten- und Stammuskulatur

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

** Nach den von den Verff. zum Thema: „Formatio reticularis“ in Schloß Raesfeld 1960 gehaltenen Referaten (Symposion der Deutschen Forschungsgemeinschaft).

darstellt. Der Autor räumt aber zugleich die Möglichkeit einer vegetativen Leistung mancher Reticulariszellen ein.

Von physiologischer Seite wird der *Formatio reticularis* eine entscheidende Rolle im Rahmen des nervösen Geschehens zugesprochen. MAGOUN u. Mitarb. (1946–1958), JUNG (1953), MORUZZI (1947), v. BAUMGARTEN, MOLLIK u. MORUZZI (1954) u. a. haben den Einfluß der *Formatio reticularis* auf den Erregungszustand der Hirnrinde und des Rückenmarks erkannt. Danach existiert ein aufsteigendes Reticularissystem, das einen erweckenden Einfluß auf die Hirnrinde ausübt und gleichzeitig aber selbst von der Hirnrinde gehemmt werden kann. Das in der *Medulla oblongata* lokalisierte absteigende Reticularissystem gliedert sich in einen hemmenden (mediale *Formatio reticularis*) und bahnenden (laterale *Formatio reticularis*) Abschnitt. Auch Kleinhirn und Sinnesorgane vermögen die Zellen der *Formatio reticularis* zu beeinflussen.

Aus der uns bisher zugänglichen Literatur geht hervor, daß die Bezeichnung „*Formatio reticularis*“ zum erstenmal in einem Werk von DEITERS: „Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere“ 1865 mehrmals auftaucht. 1896 bemerkt KÖLLIKER: „Da wo sie den Seitenstrang verlassen, ist derselbe wie zerklüftet und bildet die horizontal und schief aufsteigenden Pyramidenbündel und die in einzelne Faszikel geteilten Längsfasern des Seitenstranges eine zierliche, netzförmige Bildung den sogenannten *Tractus intermedio-lateralis* von CLARKE oder die *Formatio reticularis* von DEITERS.“

Nach einer von BECHER (SOBOTTA-BECHER 3. Bd. 16. Aufl.) angefertigten schematischen Darstellung erstreckt sich die *Formatio reticularis* vom Rückenmark über die *Medulla oblongata*, das Brückengebiet, durch das Mittelhirn bis in das Diencephalon. Im Rückenmark befindet sich seitlich der *Columna lateralis* eine retikuläre Region, die infolge einer Durchmischung der Subst. grisea mit der weißen Substanz entsteht. Aus der Bezeichnung „*Formatio reticularis*“ sollte man nicht auf die Anwesenheit eines echten nervösen Netzes schließen. Es sind an keiner Stelle Anastomosen zwischen den Ganglienzellen der *Formatio reticularis* oder den Reticulariszellen mit anderen Systemen nachweisbar. Somit läßt sich innerhalb der *Medulla oblongata* der neuronale Aufbau der *Formatio reticularis* feststellen. Auch hier wird durch eine Vermischung von auf- und absteigenden Fasersystemen mit verstreut liegenden Nervenzellen ein netzartiger Charakter vorgetäuscht. Nach einer Definition von BRODAL u. BECHER hat man unter der *Formatio reticularis* eine Art Matrix zu verstehen, in welcher die spezifischen Kerngebiete und Längsbündel liegen. Innerhalb der *Medulla oblongata* ist eine Unterscheidung einer medialen und lateralen retikulären Substanz möglich. Diese Gruppierung wurde bereits von DEITERS durchgeführt. Während sich die medialen Gebiete vornehmlich aus großen, multipolaren Nervenzellen zusammensetzen, herrschen im lateralen Bereich der *Formatio reticularis* kleinere Nervenzellen vor. Die mediale Subst. ret. alba reicht von der Raphe bis zum Wurzelstamm des N. Hypoglossus. Die hiervon lateral gelegene Subst. ret. grisea gliedert sich in ein ventro-laterales und dorsomediales Feld. Beide werden nach POLLAK durch eine

Linie getrennt, die von der medialen Fläche der spinalen gelatinösen Trigemino-substanz zur ventrolateralen Ecke des Lemniscus medialis gezogen ist. KÖLLIKER (1896) hält es nicht für berechtigt, von besonderen Kerngebieten der *Formatio reticularis* zu sprechen. Der Autor gibt aber zu, daß Reticulariszellen in gewissen Gegenden gehäuft und zahlreicher als in anderen Gebieten der *Formatio reticularis* vorkommen. Danach ist, abgesehen von einer teilweisen diffusen Lagerung der Reticulariszellen, doch eine Abgrenzung einzelner Kerngebiete möglich: z. B. N. ret. paramedianus (ZIEHEN), N. ret. gigante-cellularis, N. ret. lat. und andere.

Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangten die Gehirne und Hirnstämme von 20 Katzen. Bei 14 Katzen wurden die Gyri sigm. ant., post. und pror. einzeln oder zusammen mechanisch geschädigt oder entfernt. Die Tötung der Tiere erfolgte in verschiedenen Zeitabständen post operationem. Das Material von 6 Katzen diente zum Nachweis normaler synaptischer Endapparate. Um postmortale Veränderungen auszuschließen, durchspülten wir die Tiere in Nembutalnarkose zum Teil vom Herzen aus mit physiologischer Kochsalzlösung und anschließend mit 10–20%igem Formalin (säurefrei). Das entnommene Material wurde für mehrere Tage in 10–20%iges Formalin eingelegt. Zur Darstellung des Nervengewebes kamen die Silbertechnik nach BIELSCHOWSKY-FEYRTER in verschiedenen Modifikationen und eine Nisslfärbung zur Anwendung. Schnittdicke der Paraffinschnitte 10 μ , der Gefrierschnitte 20–25 μ .

Befund

1. *Nucleus reticularis gigantocellularis*

Obwohl bereits einige Endigungen verschiedener Größe und Form an den Zellen der *Formatio reticularis* des Hirnstammes gefunden wurden (CAJAL 1905; ROSSI u. ZANCHETTI; ROSSI u. BRODAL 1956), ist nach BRODAL nur wenig über synaptische Verknüpfungen der „Reticulariszellen“ mit anderen Systemen bekannt. Der Autor vermutet auch ein Vorkommen unterschiedlich großer Nervenendigungen in den einzelnen Gebieten der *Formatio reticularis*. So finden sich nach BRODAL u. GOGSTAD (1957) in der akzessorischen Gruppe des N. ret. paramedianus nur kleine „Boutons“. In unseren Untersuchungen werden wir daher unter anderem zur Frage Stellung nehmen, in welcher Form die Neuriten anderer Nervenzellen an der Oberfläche der „Reticulariszellen“ endigen. Gleichzeitig haben wir versucht, die nachweisbaren Endigungen im Hirnstamm durch die Schädigung anderer Hirnabschnitte zur Degeneration zu bringen, um somit eine Verknüpfung der Hirnrinde mit bestimmten „Reticularisarealen“ zu erkennen.

Die ersten Befunde konnten an den Ganglienzellen des N. ret. lateralis, N. ret. paramedianus und N. ret. gigantocellularis erhoben werden. Die beiden letztgenannten Kerngebiete lassen sich dem medialen Reticularissystem der Medulla oblongata einreihen. Nach ROSSI u. ZANCHETTI (1957) gliedert sich die *Formatio reticularis* der Medulla oblongata

und der Brücke in einen medialen Abschnitt mit vielen großen und sehr großen Zellen und in einen lateralen Bezirk mit kleinen und mittelgroßen Nervenzellen. Daß sich eine solche Gliederung nicht immer exakt durchführen läßt, geht aus Abb. 1 hervor, die eine große multipolare Ganglienzelle aus dem N. gigantocellularis der Katze wiedergibt. Außerdem erblickt man bei *G* eine sehr kleine Nervenzelle, die eine große

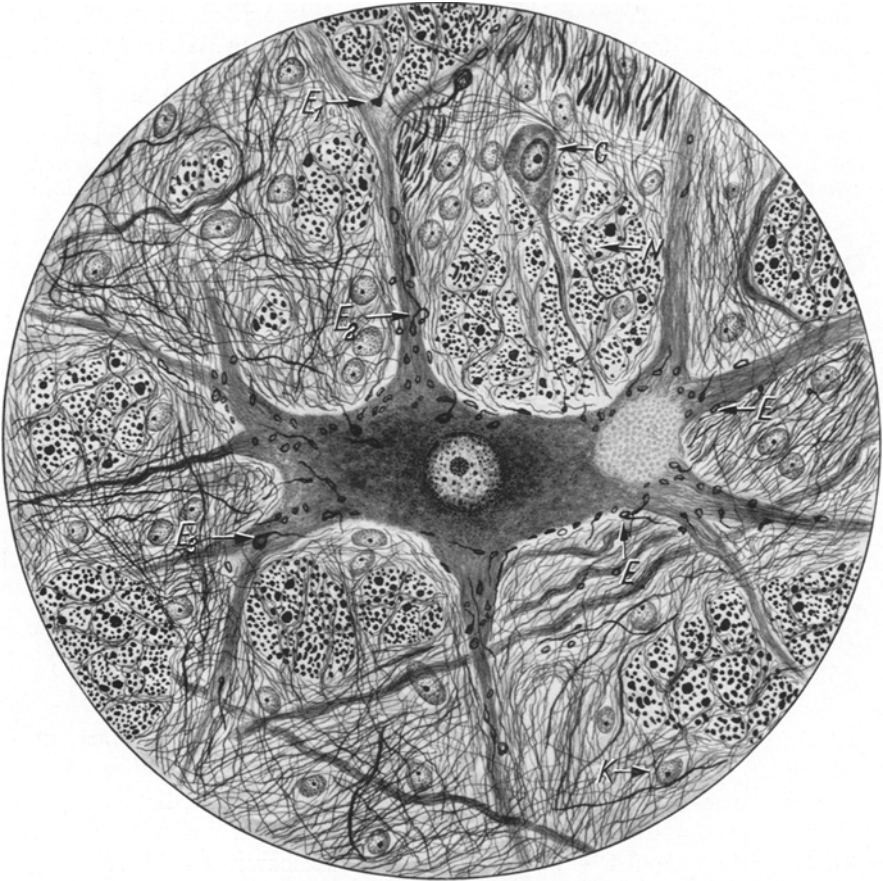


Abb. 1. Synaptische Endigungen an einer großen multipolaren Nervenzelle. N. ret. gigantocellularis. Katze, Bielschowsky-Feyrter-Methode. Etwa 600 mal vergr., auf $\frac{7}{10}$ verkleinert. *E* ring- oder ösenartige Endigung; *E*₁–*E*₃ verschieden gestaltete Endigungen; *N* Querschnitte von Nervenfasern; *K* Kern einer Gliazelle; *G* sehr kleine Nervenzelle

Ähnlichkeit mit einem Neuroblasten besitzt. Die größere Nervenzelle liegt inmitten gut abgrenzbarer Bündel unterschiedlich dicker, zum Teil markhaltiger Nervenfasern, die von sehr feinkalibrigen, marklosen Elementen senkrecht zu ihrem Verlauf durchzogen werden. An anderen

Stellen macht sich jedoch keine deutliche Bündelung von Nervenfasern bemerkbar, so daß durch ihre unregelmäßige Anordnung ein wechselvolles Bild entsteht. In anscheinend diffuser Verteilung sind ebenfalls die Kerne von Gliazellen zur Darstellung gekommen. Am Perikaryon und an den Fortsätzen der Nervenzellen erstrecken sich zahlreiche, sehr dünne, lichtmikroskopisch gerade noch erkennbare Nervenfasern, die Endigungen unterschiedlicher Größe und Form entwickeln. Es treten ösen- und ringartige Formationen in großer Zahl auf. Gleichzeitig machen sich etwas größere Endkolben von feiner fibrillärer Differenzierung bemerkbar. Auch werden kleine, spitz auslaufende und stempelartige Endigungen sichtbar. Die meisten Endapparate sind der Nervenzelle zugekehrt, und nur wenige zeigen eine dem Perikaryon abgewandte Verlaufsrichtung. Die präterminale Faserstrecke ist sehr dünn und zeigt beinahe regelmäßig einen geschlängelten oder wellenförmigen Verlauf. Während die Mehrzahl der Endapparate in kontinuierlicher Verbindung mit den zuführenden Nervenfasern nachweisbar ist, finden sich manche Endringe- und Ösen in anscheinend isolierter Lage am Perikaryon und an den Dendriten. Hierbei kann es sich um von ihren Fasern abgeschnittene Endigungen handeln. Da die Endapparate oft eine nahezu rechtwinklige Abknickung gegenüber der präterminalen Strecke aufweisen, ist es möglich, daß eine isolierte Lage durch die Schnittführung vorgetäuscht wird. Möglicherweise haben manche Endigungen eine größere Silberaffinität als der präterminale Anteil. Es ist schwer entscheidbar, ob man in den einzelnen Endigungsformen den Ausdruck verschiedener Funktionszustände zu sehen hat, wie WEBER u. Mitarb. (1948—1958) annehmen. Danach verkörpern synaptische Endigungen unstabile Strukturen, die in cyclischen Umänderungen zugrundegehen und dauernd neu gebildet werden. Nach eigenen Vorstellungen wäre eine physiologische Abnutzung synaptischer Formationen und somit ihre erforderliche Neubildung denkbar, zumal es nicht erwiesen ist, daß synaptische Endigungen lebenslängliche Strukturen darstellen. Zur Erklärung dieser Fragen sind jedoch noch zahlreiche morphologisch-experimentelle Untersuchungen durchzuführen.

Die in Abb. 1 am Perikaryon und an den Fortsätzen sichtbaren, unterschiedlich geformten Fibrillenkolben, Ösen und Ringe am Ende von Nervenfasern werden von uns als Endigungen von Neuriten anderer Nervenzellen und als der morphologische Ausdruck von Synapsen angesehen. An einer Nervenfaser entwickelt sich vorwiegend lediglich ein synaptischer Endapparat, während man nur selten eine Verzweigung der Nervenfasern und anschließender Ausbildung mehrerer Endigungen in Nähe der Erfolgswelle erblickt. In Abb. 1 teilt sich bei E_2 eine Nervenfasern anscheinend in zwei Äste auf, die an ihren Enden ringförmige Gebilde entstehen lassen. Fibrilläre oder kompakte Endkolben, Ringe

und Ösen wurden schon oft als synaptische Endigungen im zentralen und vegetativen Nervensystem beschrieben (MINCKLER 1940; HELD 1897; AUERBACH 1898; CAJAL 1893—1935; GIBSON 1940; HORSTMANN 1954, 1945—1955; DE CASTRO 1932; LAWRENTJEW 1934; KIRSCH 1954—1960; KNOCH 1961 u. a.). Obwohl an manchen Nervenzellen erhebliche Größenunterschiede verschieden gestalteter synaptischer Endapparate vorliegen, war es auf Grund morphologischer Befunde bisher nicht möglich, eine funktionelle Klassifizierung der Synapsen etwa in bahnende und hemmende Endigungen durchzuführen, wie es physiologische Ergebnisse darlegen. Morphologisch-experimentell erzielte Resultate zeigen einstweilen nur unterschiedliche Formen, Zahlen und Größen von Synapsen sowie die Tatsache einer Existenz von echten Endigungen auf. Bei unseren Untersuchungen konnte weder ein Eindringen fibrillärer Elemente aus den heranziehenden Neuriten in das Fibrillengefüge der Ganglienzellen noch ein pericelluläres Terminalnetz im Sinne BAUERS (1953) beobachtet werden. Nach BAUER verkörpern die Endkolben, Ringe und Ösen nicht das wahre Ende der Neuriten, sondern stellen lediglich ein unvollständiges, durch mangelhafte Imprägnation erhaltenes Bild dar. Nach Ansicht des Autors werden z. B. die in Abb. 1 erkennbaren Endigungen durch Querverbindungen zu einem pericellulären Netz zusammengefügt und erweisen sich daher als die Knotenpunkte des Reticulums. Die durch schematische Zeichnungen erläuterten Anschauungen BAUERS ließen sich in gut und vollständig imprägnierten Präparaten für die Ganglienzellen der *Formatio reticularis* nicht bestätigen. In jedem Falle bemerkte man eine räumliche Differenz zwischen präsynaptischer Endigung und postsynaptischen Neuronen. Die Nervenzellen der untersuchten Kerngebiete besitzen an ihrer Oberfläche gut abgrenzbare Nervenendigungen, die oft in großer Zahl an dem Perikaryon und an den Fortsätzen vorhanden sind. So werden in Abb. 1 allein auf einer Seite der Nervenzelle 117 synaptische Endigungen sichtbar. BODIAN (1937, 1942) bildet an motorischen Nervenzellen der *Formatio reticularis* und an Mauthnerschen Zellen des Goldfisches sehr viele synaptische Apparate ab. Nach ENTIN (1960) existieren an Ganglienzellen der Area 17 (Sehrinde) 2—3 oder 70—80 ösenförmige Endigungen. Bei musterhafter Imprägnation (gleichzeitige Darstellung fibrillärer Strukturen im Perikaryon und in den Fortsätzen oder der Nissl-Substanz und nicht zu intensive Imprägnation der Zellkerne und Nervenfasern) erscheinen die erwähnten synaptischen Endigungen gut imprägniert in feingliedriger Bauweise (siehe Abb. 1). Ebenso wie CHIDROGLUJAN (1958) muß man jedoch auf eine stärkere Imprägnation der Endigungen und teilweise auch der präterminalen Anteile als des Perikaryon und der Fortsätze der Ganglienzellen hinweisen. Der Autor berichtet auch von verzweigten und unverzweigten Fasern, die mit verschiedenen, stets auf den

Zelleib der *Reticulariszellen* gerichteten Endigungen versehen sind. BRODAL bildet an einer Nervenzelle des *N. gigantocellularis* einer normalen Katze ringartige Endigungen unter der Bezeichnung „*Boutons en passage and terminal boutons*“ ab.

Die von ihren Mutterzellen abgetrennten Endformationen weisen eine stärkere Affinität zu Silbersalzen als im musterhaften Zustand auf.

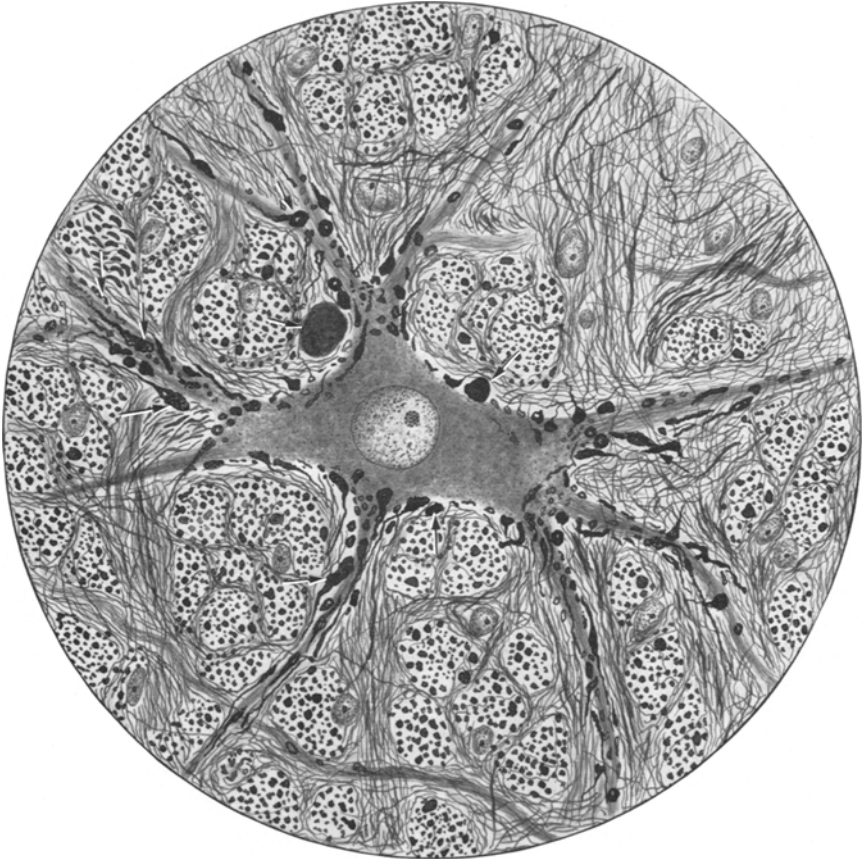


Abb. 2. Veränderte synaptische Endigungen an einer multipolaren Nervenzelle. *N. ret. gigantocellularis*, Katze. Läsion der *Gyri sigm. ant. u. post.* Bielschowsky-Feyrter-Methode. Etwa 550mal vergr., auf $\frac{1}{3}$ verkleinert. Die Pfeile weisen auf veränderte synaptische Endigungen hin

Außerdem haben Durchschneidungsversuche gezeigt, daß sich die Endigungen zeitweise vergrößern und somit einer lichtmikroskopischen Untersuchung besser zugänglich sind. So hat bereits LAWRENTJEW (1925) bei Durchschneidungen präganglionärer sympathischer Nervenfasern auf eine Anschwellung und erhöhte Argentophilie der präganglionären Nerven-

fasern und ihrer Endigungen aufmerksam gemacht. In eigenen Untersuchungen (KNOCHE 1960) gelang es nach Opticusdurchschneidungen schon normalerweise vorhandene, aber nur schwach und selten imprägnierbare Endigungen retino-hypothalamischer Nervenfasern an Nervenzellen und Blutgefäßen des Tuber cinereum besser darzustellen. Ebenso wie GLEES (1940—1960) die Degeneration synaptischer Endigungen in den primären Opticusganglien beobachtete, konnten wir die synaptischen Figuren der Opticusfasern an Zellen des Corpus geniculatum laterale von Kaninchen, Katzen und Hunden nach Opticusdurchschneidung eindrucksvoller als im Normalzustand zum Vorschein bringen. Ähnliche Ergebnisse konnten an den synaptischen Endigungen erzielt werden, die sich an der Oberfläche der sympathischen Nervenzellen des Ganglion cervicale superius ausbreiten (KNOCHE 1961). Die mit Durchschneidungsversuchen erhaltenen Resultate sagen zwar nicht viel über die Feinstruktur der Synapsenapparate aus, geben jedoch durch das veränderte morphologische Verhalten der Endformation eine sichere Auskunft 1. über eine reale Existenz der Endigungen und 2. über ihre Herkunft.

Nach BRODAL, ROSSI u. ZANCHETTI sind corticofugale Fasern hauptsächlich mit Arealen der Formatio reticularis verbunden, die im caudalen Hirnstamm liegen und zum Rückenmark projizieren. Um die synaptischen Apparate an den Zellen des N. gigantocellularis zur Degeneration zu bringen, wurden bei Katzen der Gyrus sigmoides ant. oder post. (linksseitig) in kleinen Bezirken, total einzeln oder zusammen geschädigt. Teilweise lädierten wir zusätzlich den Gyrus proreus. Die später geschädigten oder entfernten Hirnregionen wurden vorher mit dem Elektroeizgerät „Neuroton“ gereizt und dabei ein Herausstrecken der Zunge, Kontraktionen der Nackenmuskulatur, der vorderen und hinteren Extremitäten (rechts- und doppelseitig) und auch der Gesichtsmuskulatur beobachtet. Bei einigen operierten Tieren konnten vorübergehende Lähmungen der Extremitäten und Rigidität der Nackenmuskulatur festgestellt werden. Die motorischen Ausfälle verschwanden schneller (spätestens nach 2 Tagen) als die sensiblen Ausfallserscheinungen am Schädel und an den Extremitäten. Das Allgemeinbefinden und die Nahrungsaufnahme der Versuchstiere war zufriedenstellend. Einige vor der Operation sehr bösartige Katzen benahmen sich post operationem auffällig gutartig. Die Tiere wurden in Abständen von 3, 6, 8, 10, 12, 14 und 18 Tagen post laesionem getötet. Nach eigenen Erfahrungen ist eine Zeit von 12—18 Tagen von der Zerstörung des Perikaryon oder der Durchtrennung von Neuriten bis zur Tötung des Versuchstieres zur eindrucksvollen Darstellung der veränderten synaptischen Formationen geeignet. Diese Durchschnittszeit läßt sich jedoch nicht auf das gesamte Nervensystem übertragen, da an sympathischen Nervenzellen schon viel früher eine Anschwellung der synaptischen Endigungen eintritt. Als

eine noch nicht sicher zu beurteilende Erscheinung ist die Tatsache, daß sich bei einigen Tieren auch im Zentralnervensystem die Synapsen schon frühzeitig in einem für die Imprägnation geeigneten Zustand befinden (nach Durchschneidung).

Die Ganglienzelle der Abb.2 entstammt dem *N. gigantocellularis* einer Katze, bei der die *Gyri sigm. ant. und post.* einseitig teilweise entfernt wurden. Die am Zelleib und an den Fortsätzen gelagerten synaptischen Endapparate weisen im Vergleich zu normalen Endigungen (Abb.1) eine starke Silberaffinität auf. Außerdem muß eine Vergrößerung bzw. Anschwellung der Endorgane stattgefunden haben. Bei einigen Kolben und Ringen ist bereits an der präterminalen Strecke eine bröcklige Fragmentation zu beobachten. Zweifellos befinden sich die als synaptische Endapparate gedeuteten Kolben, Ringe und Ösen, die infolge ihrer starken Imprägnierbarkeit schon bei schwacher Vergrößerung auffallen, in einem veränderten Zustand. Obwohl im Vergleich zur Ganglienzelle der Abb.1 (Normalbild) beinahe die doppelte Anzahl von synaptischen Formationen an der Oberfläche der Ganglienzelle in Abb.2 festzustellen ist, scheint es nicht gerechtfertigt, von einer Vermehrung, sondern nur von einer auf Grund der Rindenschädigung auftretenden intensiveren Imprägnierbarkeit der Endigungen zu sprechen. In der erwähnten Gestalt und Menge treten die nervösen Endorgane an den Zellen des *N. gigantocellularis* einstweilen lediglich nach Rindenläsionen am Frontalhirn auf. Bei Berücksichtigung der zitierten Befunde von LAWRENTJEW, GLEES und früheren eigenen Resultaten am retino-hypothalamischen System und vegetativen Ganglien kann man bezüglich des Verhaltens der Endringe an Nervenzellen des *N. gigantocellularis* nach Rindenschädigung folgendes feststellen: die schon normalerweise vorhandenen, schwach oder teilweise nicht darzustellenden synaptischen Endigungen an den Ganglienzellen des *N. gigantocellularis* erfahren nach Läsion der frontalen Rindenbezirke eine Anschwellung und bekommen eine stärkere Affinität zu Silbersalzen. Außerdem lassen sich granuläre oder klumpige Zerfallserscheinungen beobachten. Ob die unter diesen Bedingungen jetzt zahlreich auftretenden Kolben schon normalerweise als solche vorgelegen haben oder aus Endringen bei experimentellen Verhältnissen nervöse Kolben entstehen können, ist schwer zu entscheiden. Da sich in Normalpräparaten nur selten kleine oder größere Kolben als synaptische Formen an der Oberfläche der Ganglienzellen (*N. gigantocellularis*) finden, ist es vorstellbar, daß die Endringe bei Schädigung ihres Neurons in Kolbenform erscheinen. Die erzielten Resultate lassen weiterhin die Deutung zu, daß die an Hand der Abb.1 besprochenen Endgebilde echte Endigungen verkörpern und keineswegs als Teile eines pericellulären Netzes zu betrachten sind. Gleichzeitig geben die Veränderungen der synaptischen Formationen Auskunft über die Lokali-

sation ihrer Ursprungszellen. Demnach sind Ganglienzellen der Gyri sigm. ant. und post. mit Zellen des N. ret. gigantocellularis synaptisch verknüpft. Um eine degenerative Veränderung der Synapsen im N.

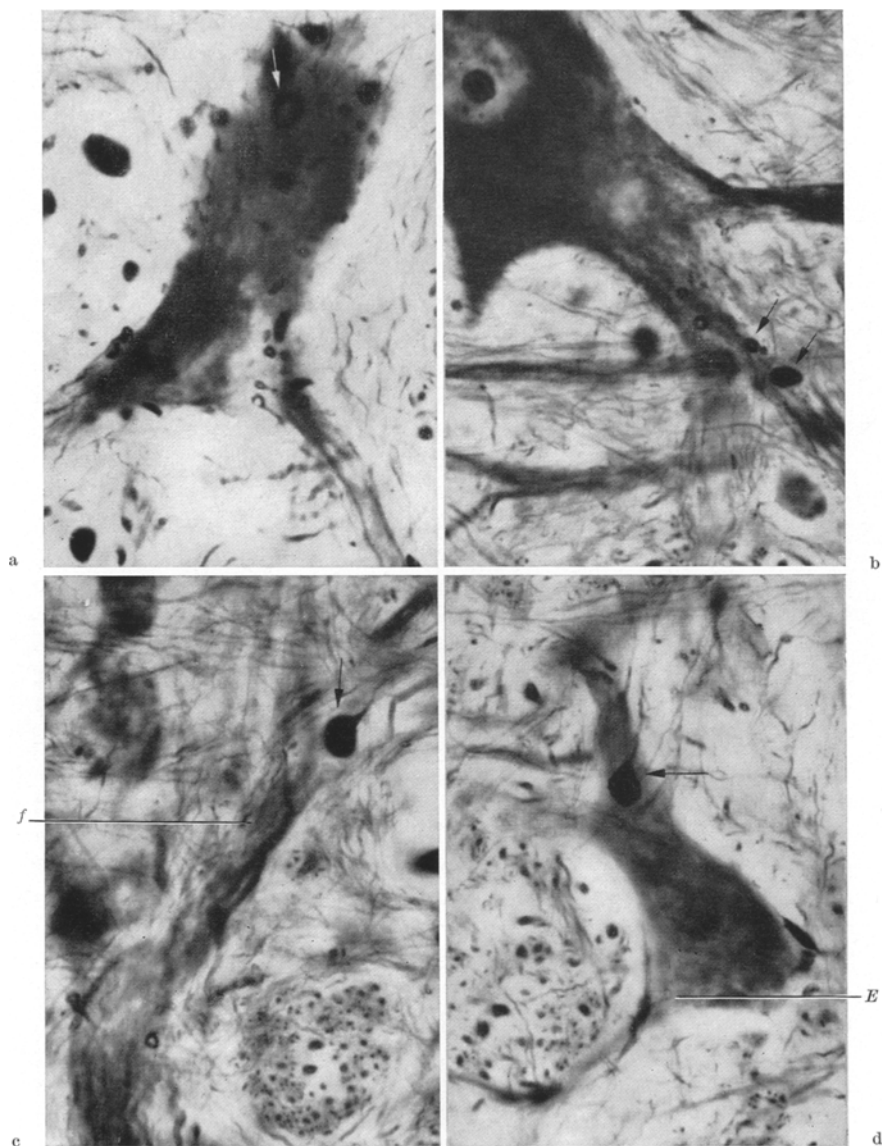


Abb. 3a—d, Veränderte synaptische Endigungen an Nervenzellen des N. ret. gigantocellularis, Katze. Läsion des Gyrus sigm. ant. Bielschowsky-Feyrter-Technik. *E* Endigung; *f* Zellfortsatz. a etwa 1000mal, b—d etwa 850mal vergr., auf $\frac{1}{4}$ verkleinert. Die Pfeile weisen auf veränderte Endigungen und präterminale Strecken hin

gigantocellularis zu erreichen, bleibt es gleichgültig, ob man das Perikaryon der Rindenzellen schädigt oder die Neuriten durchtrennt. In beiden Fällen tritt eine Degeneration der Synapsen auf. Bei genauer Betrachtung der Abb. 2 fallen einige normal aussehende Endringe und Ösen auf. Diese könnten von Zellen anderer Systeme, von den Rindenzellen der unbeschädigten Gyri sigm. ant. und post. stammen oder sehr widerstandsfähige Endigungen darstellen, die erst zu einem späteren Zeitpunkt einer Veränderung anheimfallen. Nach einseitiger Rindenläsion wurden veränderte Synapsen an beiden Nn. gigantocellularen gefunden, auf der gleichen Seite mehr als in den kontralateralen Anteilen des Hirnstammes.

Aus Abb. 2 geht wieder der fast rechtwinklige Abgang einiger Endigungen von der präterminalen Strecke hervor. Daher ist es wahrscheinlich, daß es sich bei zahlreichen isoliert liegenden Endringen nur um von der präterminalen Faser abgeschnittene Formationen handelt.

Die sehr starke Imprägnierbarkeit geschädigter synaptischer Formationen ist nicht auf einen färbetechnischen Fehler zurückzuführen. Bei Abänderung der genannten Imprägnation, bei der das Nervengewebe nur sehr schwach zur Darstellung kommt, werden die von ihren Mutterzellen abgetrennten synaptischen Apparate genauso gut sichtbar wie bei musterhafter Durchführung der Bielschowsky-Feyrter-Technik. Daher kann die erhöhte Argentophilie als Zeichen für eine Veränderung synaptischer Figuren in Anspruch genommen werden. Auch im erkrankten vegetativen Nervengewebe bietet sich eine gesteigerte Affinität der synaptischen Endorgane zu Silbersalzen an. Die Abb. 3a erbringt den Nachweis einer sehr starken Imprägnierbarkeit veränderter Synapsenapparate bei gleichzeitig abgeschwächter Darstellung des übrigen Nervengewebes.

Nach einseitiger frontaler Rindenläsion degenerieren durchaus nicht alle Endigungen der Rindenzellen an den Ganglienzellen des N. ret. gigantocellularis. Streckenweise sieht man nur vereinzelte entartete synaptische Formen; an manchen Reticulariszellen sind die Endringe und Ösen in einem unveränderten Zustand. Auch treten einige Endigungen in erheblicher Entfernung vom Perikaryon mit den Fortsätzen in synaptische Beziehung. Daher können die Nervenendigungen am Perikaryon oft unversehrt bleiben, während in zellferner Lage an den langen Fortsätzen veränderte Endringe vorkommen. Die Abb. 3 gibt eine Zusammenstellung einiger Befunde über die unterschiedliche Lage und zahlenmäßige Verteilung geschädigter Endformationen wieder. In Abb. 3b erblickt man an einer großen Nervenzelle des N. ret. gigantocellularis außer einigen normal aussehenden Synapsen an einem Fortsatz auch veränderte Endorgane. In Abb. 3c breitet sich ebenfalls eine vergrößerte Endigung an einem zellfernen Abschnitt eines Fortsatzes aus, an dem

gleichzeitig normale Endringe gelagert sind. Ein wahrscheinlich schon zu einem kolbenförmigen Gebilde angewachsener Endapparat ist in Abb. 3d in zellnaher Ausbreitung an der Abgangsstelle von einem Plasmaausläufer zu erkennen. Die erwähnten Endapparate sind im Vergleich zu den Ringen aus Normalbefunden deutlich verändert. Sehr oft erfährt auch die präterminale Strecke eine Verdickung. Einmal können Endigung und präterminaler Weg gleichzeitig entartet sein, andererseits zeigt in manchen Fällen der präterminale Abschnitt schon deutliche Veränderungen, während sich die eigentliche Endigung anscheinend noch in einem Normalzustand befindet. So wird in Abb. 3d bei E am Ende einer verdickten präterminalen Faser eine normal aussehende ringartige Formation sichtbar. Außerdem wird das Perikaryon von einem Endkolben unregelmäßiger Oberfläche erreicht.

RICKENBACH u. MEESSEN (1951) haben anatomische und reizphysiologische Untersuchungen der reflektorischen Atemzentren der Medulla oblongata vom Kaninchen durchgeführt. Danach werden die caudalen und ventralen Gebiete des N. gigantocellularis als jene für eine Inspiration verantwortlichen Abschnitte angesehen. Eine Ausschaltung der Inspirationszentren ist am besten durch eine Koagulation der caudalen Pole des N. gigantocellularis zu erreichen.

2. *Nucleus reticularis paramedianus*

Die Entfernung der Gyri sigm. ant. und post., teilweise auch des Gyrus proreus, hat sich auch auf die im N. paramedianus befindlichen synaptischen Endigungen ausgewirkt. Da an den Nervenzellen des genannten Kerngebietes normalerweise äußerst feine ring-, ösen- und kolbenförmige synaptische Endigungen nachzuweisen sind, die in gleichem Bau, färberischem Verhalten und Ausdehnung den im N. gigantocellularis vorhandenen Synapsen entsprechen, kann auf eine Abbildung eines Normalbefundes verzichtet werden. Die Abb. 4a—d geben einen Einblick in den Grad der Entartung der wiederum intensiv imprägnierbaren synaptischen Apparate an den Perikarya und Fortsätzen der Paramedianuszellen. Außer zahlreichen verdickten Endringen und kolbenförmig veränderten Endorganen bleiben einige synaptische Endigungen von der Rindenläsion unberührt, die somit anderen Systemen angehören können. Auch bleibt die Möglichkeit bestehen, daß die Mutterzellen der erhaltenen synaptischen Figuren in der kontralateralen Hirnregion liegen oder auf der gleichen Seite nicht geschädigt wurden. BRODAL u. GOGSTAD (1951) haben mit Hilfe der Silbermethode nach GLEES die terminale Degeneration im N. ret. paramedianus nach verschiedenen Läsionen des Zentralnervensystems untersucht. Danach erreichen Fasern aus dem fronto-parietalen Gebiet der Hirnrinde, aus den Hintersträngen, den Vestibulariskernen, dem Kleinhirn und aus der pontomesencephalen Region den N. paramedianus. Da Läsionen verschiedener Kleinhirngebiete eine retrograde Degeneration von Nervenzellen im N.

paramedianus verursachen, ziehen Neuriten aus dem N. paramedianus zum Lobus anterior, Vermis, zur Pyramis, Uvula und möglicherweise zum N. fastigii (BRODAL, ROSSI u. ZANCHETTI).

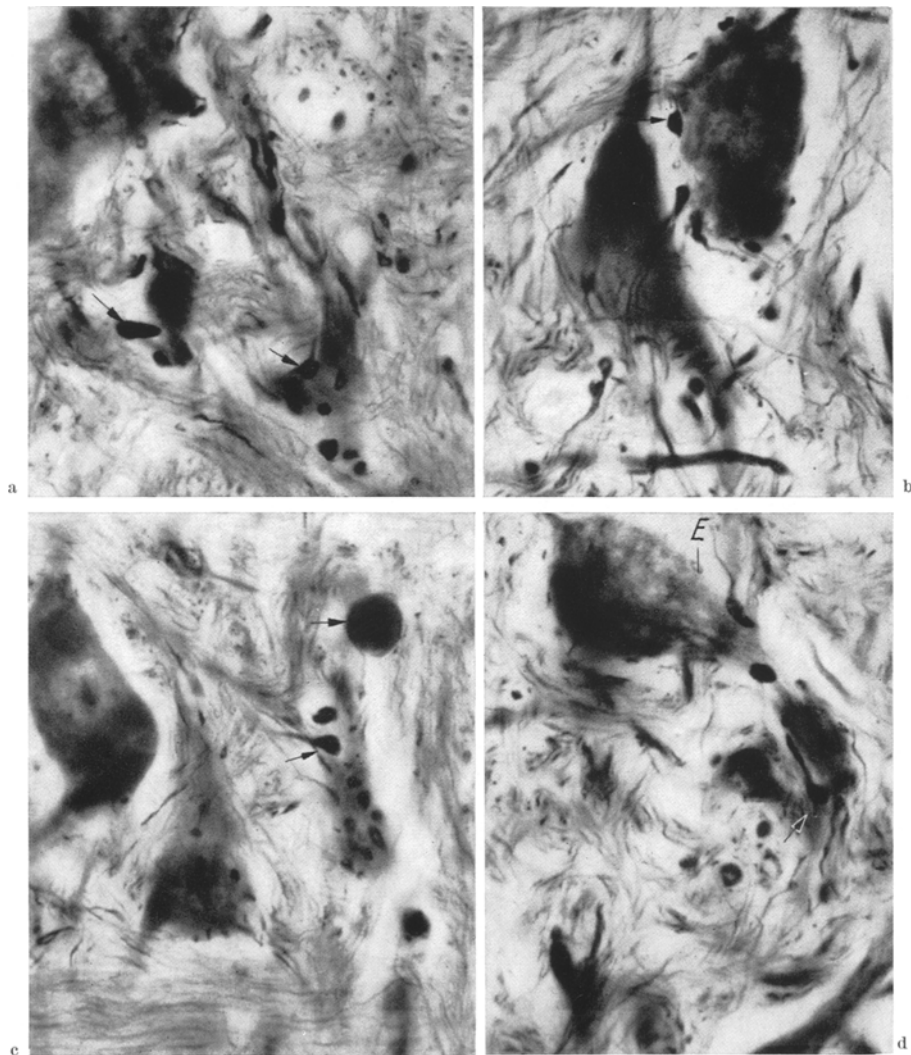


Abb. 4a—d. Veränderte Endigungen an Ganglienzellen des N. ret. paramedianus. Katze. Läsion des Gyrus sigm. Bielschowsky-Feyrter Technik. a laterale Gruppe, etwa 860mal vergr.; b dorsale Gruppe, etwa 880mal vergr.; c ventrale Gruppe, etwa 860mal vergr.; d ventrale Gruppe, etwa 880mal vergr., auf $\frac{1}{2}$ verkleinert. E unversehrte Endigung. Die Pfeile weisen auf veränderte Endigungen hin

Die frontale Großhirnrinde ist mit allen Gruppen des N. paramedianus synaptisch verknüpft. Die Abb. 4c und d geben aus dem N. paramedianus

ventr., die Abb.4a aus den lateralen und Abb.4b aus dem dorsalen Anteil veränderte Synapsen und degenerierte Nervenfasern wieder. Die Schädigung des Rindenneurons drückt sich auch hier in einer Vergröße-

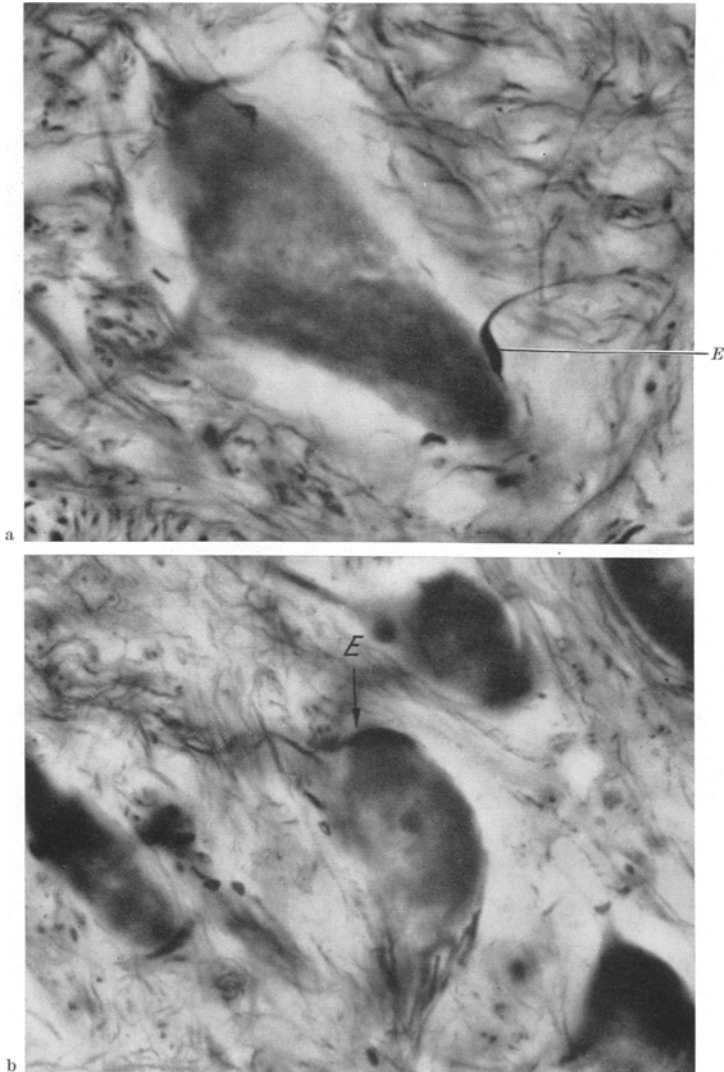


Abb. 5a und b. Synaptische Endigungen an Nervenzellen des N. ret. paramedianus, Katze. Frontale Rindenläsion. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Feyrter. a etwa 1070mal, b etwa 840mal vergr. E Endigung

rung der synaptischen Endigungen des gleichen Neurons aus. Man erkennt teilweise unregelmäßig verdickte, präterminale Faserabschnitte, deren

Endigungen als intensiv imprägnierbare homogen aussehende Klumpen oder angeschwollene Ösen und Ringe vorliegen. Zwischen den Nervenzellen des *N. ret. paramedianus* und den ihnen angelagerten synaptischen Figuren ist stets ein deutlicher Abstand zu erkennen, so daß auch hier keine plasmatische Verbindung von nervöser Endigung und Nervenzelle als Erfolgsplasma stattfindet. In den Befunden der Abb. 4a, b, c scheint das Perikaryon stärker von degenerativ veränderten Synapsen bedeckt zu sein als die Plasmaausläufer der Ganglienzellen. Dagegen sieht man in Abb. 4d am Perikaryon noch normale Endapparate, während den Fortsätzen entartete Endorgane aufliegen.

An den Nervenzellen der medialen *Formatio reticularis* finden sich außer ring-, ösen- und kolbenförmigen Endigungen auch noch flache, scheibenförmige und längliche, spitz ausgezogene synaptische Apparate. In Abb. 5a und b liegen zwei synaptische Endorgane dem Perikaryon schalenförmig an. Zugleich wird in Abb. 5a die bereits erwähnte rechtwinklige Abknickung der Endigung von der präterminalen Faser ersichtlich. So hat man sich in vielen Fällen die Endigung nicht als geradlinige Fortsetzung der präterminalen Wegstrecke vorzustellen, wie man das irrtümlich aus einer schematischen Wiedergabe einer ringförmigen Synapse nach KIRSCH (1961) entnehmen könnte. Vielmehr erreichen die Endformationen nach den Befunden in Abb. 1, 2, 4, 5 sehr oft das Erfolgsplasma, indem sie in einem Winkel von etwa 90° von der präterminalen Faser abgehen. Nach KIRSCH bestehen im sympathischen Nervensystem der erste Synapsenpol aus einem Endring mit einer nicht imprägnierbaren Neuropasmazone und der postsynaptische Teil ebenfalls aus einer nicht imprägnierbaren Neuropasmazone und dem Fibrillengerüst als Erfolgsplasma. Obwohl im Bereich der *Formatio reticularis* meistens eine enge Anlagerung der synaptischen Apparate an das Perikaryon und an die Fortsätze zu beobachten ist, lassen sich die erwähnten Feststellungen KIRSCHES einstweilen nicht ohne Vorbehalt auf die retikulären Neurone übertragen. Jedenfalls läßt sich mit dem Auffinden zahlreicher Nervenendigungen verschiedener Gestalt, mit dem Nachweis ihrer Anlagerung an die nervösen Erfolgszellen ohne plasmatische Verschmelzung der prä- und postsynaptischen Abschnitte und mit der Beobachtung ihrer Reaktion auf eine Schädigung ihres Neurons daher der erste Grundsatz der Neuronentheorie bestätigen: „Jede Nervenzelle ist ein von den benachbarten Zellen unabhängiges Gebiet, woraus folgt, daß die neuronalen Verbindungen mittelbar, d.h. durch Kontakt erfolgen! Es gibt also weder Anastomosen noch irgendwelche substantielle Verschmelzungen (CAJAL 1935).“

In den untersuchten Gebieten der *Formatio reticularis* läßt sich stets ein rein cellulärer Aufbau feststellen. Für eine Verbindung der Nervenzellen durch anastomosierende Fortsätze oder durch Plasmabrücken waren

keine Anhaltspunkte zu finden. Ebenso wenig kam ein nervöses Grundnetz oder außerneuronales Syncytium im Sinne BAUERS zur Beobachtung.

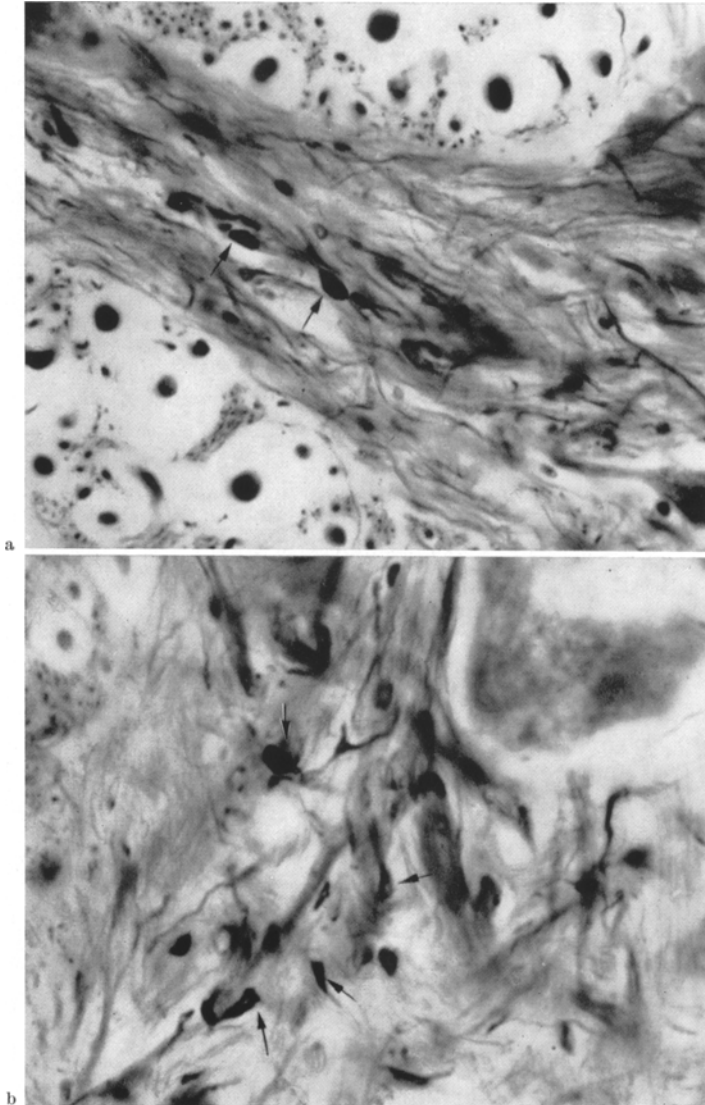


Abb. 6a und b. Veränderte Nervenfasern zwischen Nervenzellen des N. ret. paramedianus. Katze. Läsion der frontalen Hirnrinde. Bielschowsky-Feyrter-Technik. a etwa 800mal; b etwa 900mal. Die Pfeile kennzeichnen veränderte Fasern

KIRSCHKE sieht in den verschiedenen Endigungsformen den morphologischen Ausdruck unterschiedlicher Funktionszustände der Synapsen.

Ob eine immerhin mögliche Veränderlichkeit oder das von MAJOROW (1960) an lebenden Nervenzellen gezeigte Reaktionsvermögen synaptischer Endigungen ursächlich mit verschiedenen Funktionszuständen in Zusammenhang zu bringen sind oder ob man in den einzelnen synaptischen Figuren lediglich abgenutzte, in anderen neugebildete Strukturen im Sinne einer physiologischen Abnutzung und Erneuerung zu sehen hat, ist vorläufig nicht sicher zu entscheiden.

Die Nervenfasern und Endigungen lassen sich teilweise zwischen den Fortsätzen und Fasersträngen innerhalb des N. paramedianus verfolgen. Sie machen sich durch knotige und spindelförmige Verdickungen bemerkbar und zeigen an anderen Stellen deutliche Fragmentationen. Die Abb. 6a und b geben eine Zusammenstellung einiger nach Frontallhirn-läsion entarteter Nervenfasern wieder. Sie haben als Neuriten der vom Gyrus sigm. geschädigten Nervenzellen zu gelten. Die Bestimmung des genauen Weges der Neuriten von der Großhirnrinde bis zur *Formatio reticularis* im Hirnstamm muß noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, obgleich einige Befunde auf einen Verlauf der genannten Neuriten in der Pyramidenbahn deuten. In Abb. 6a und b sieht man außer rundlichen, bröckligen, körnigen und stäbchenförmigen Resten von Nervenfasern auch einige unregelmäßig gestaltete ringartige Gebilde. Diese könnten zellferne axodendritische oder axonale Synapsen verkörpern. Bei grober Zählung der Nervenzellen, die an ihrer Oberfläche veränderte synaptische Apparate aufweisen, stehen die Ganglienzellen des N. paramedianus zahlenmäßig an der Spitze. Vergleichsweise ließen sich an relativ wenigen Zellen des N. gigantocellularis allerdings zahlreiche entartete synaptische Endapparate finden. Im Hinblick auf die Zahl der mit entarteten Synapsen verknüpften Nervenzellen liegt der N. ret. lateralis zwischen dem N. gigantocellularis und N. ret. paramedianus.

3. *N. ret. lateralis (The nucleus of the lateral funiculus)*

Nach bisherigen Resultaten besteht auch zwischen der frontalen Großhirnrinde und dem N. ret. lat. eine Verbindung, da nach einer Zerstörung der Gyri sigm. ant. und post. die an den seitlichen Reticulariszellen vorhandenen Endigungen mit einer heftigen Entartung reagieren. Die in Normalbefunden am Perikaryon und an den Fortsätzen der Ganglienzellen nachweisbaren synaptischen Formationen unterscheiden sich in ihrer Bauweise und Anordnung grundsätzlich nicht von den bereits im N. paramedianus und N. gigantocellularis geschilderten Endorganen: feinste ring- und ösenartige Bildungen entwickeln sich am Ende dünnkalibriger, zum großen Teil wellenförmig verlaufender Nervenfasern und erreichen die Oberfläche der Nervenzelle und ihrer Fortsätze. Die Endigungen sind nur schwach imprägnierbar und bei starker lichtmikroskopischer Vergrößerung zu erkennen. Als Folge einer Rindenläsion

treten die normalerweise nur schwer zu beobachtenden Endformationen in intensiver Imprägnation und grober Struktur deutlicher hervor. Außer der erwähnten starken Imprägnierbarkeit ist wieder eine Anschwellung

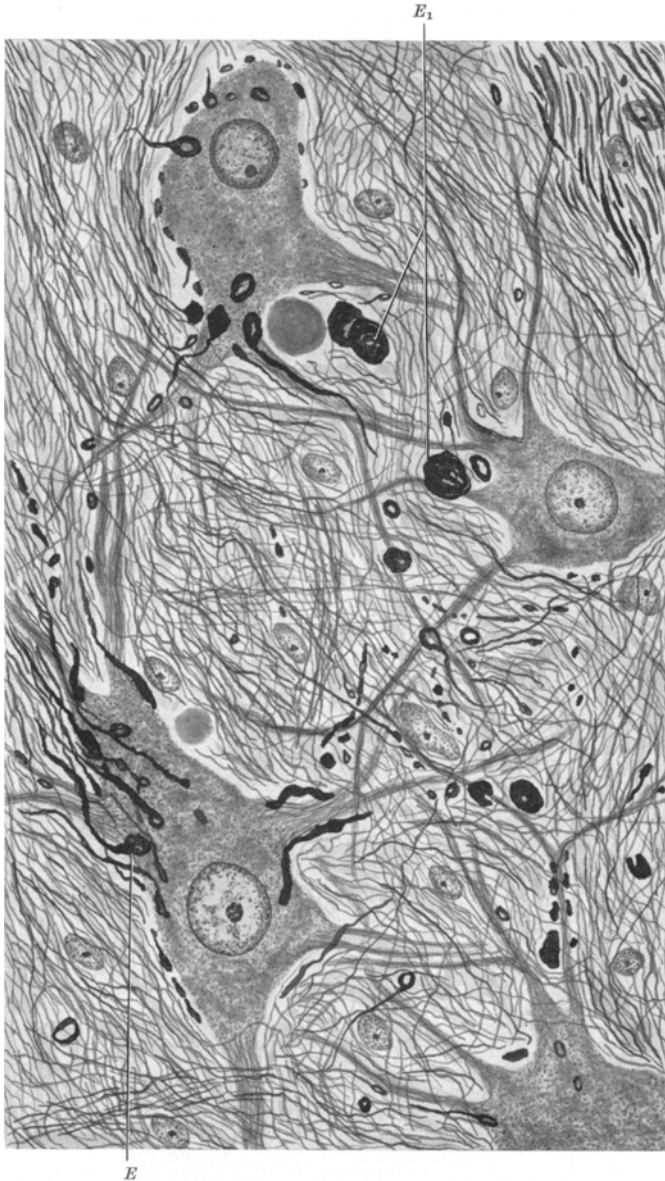


Abb. 7. Degenerativ veränderte synaptische Endigungen an Nervenzellen des N. ret. lat. (Nucleus of the lateral funiculus). Läsion der frontalen Hirnrinde. Katze. Bielschowsky-Feyrter-Technik. Etwa 950 mal vergr. *E* und *E*₁ synaptische Endigungen. Zeichnungen (3) H. KNOCH

terminaler und präterminaler Apparate als sicheres Zeichen einer Veränderung anzuführen. Aus Abb. 7 wird die Masse der an einer Nervenzelle lokalisierten synaptischen Endigungen in einem degenerativen Zustand erkenntlich. Zahlreiche ringartige Endigungen, die mit ihrem terminalen Pol dem Erfolgsplasma zugekehrt sind, erscheinen offensichtlich verdickt. Da manche große Endringe nur ein kleines Loch aufweisen und sie somit eine Ähnlichkeit mit Endkolben bekommen, läßt sich ein Übergang von Endringen in kolbenförmige Endapparate vorstellen. Daher brauchen die nach einer Schädigung der Neuriten auftretenden Kolben nicht normalerweise als solche, vielleicht in kleiner, fibrillärer Form, vorgelegt zu haben. Doch sieht man auch im Normalbild an den Zellen des N. ret. lateralis sehr fein fibrillär differenzierte Endkolben. Die in Abb. 7 mit E_1 bezeichneten großen klumpenartigen Gebilde dürften daher als stark veränderte, ebenfalls ring- oder kolbenförmige synaptische Endigungen betrachtet werden, die sich von ihrer präterminalen Faser gelöst haben. Der schon normalerweise feststellbare geschlängelte Verlauf der präterminalen Strecke wird nach einer Schädigung des Neurons noch intensiver. Gelegentlich läßt sich unter experimentellen Bedingungen nicht immer ein Kontakt der Endigungen zu den Nervenzellen und ihren Fortsätzen wahrnehmen. Möglicherweise ist in diesen Fällen die zu innervierende Zelle nicht im Schnitt gelegen. Wahrscheinlicher ist es, daß infolge der Durchtrennung der Neuriten eine mögliche Retraktion der Endigung und der präterminalen Strecke stattfindet, durch die sich der unter normalen Verhältnissen sehr viel kleinere Abstand zwischen Endapparat und Erfolgsplasma vergrößert haben könnte.

Eine relativ seltene Endigungsform ist in Abb. 8 wiedergegeben. Es handelt sich um sehr lange, plötzlich endigende Formationen, die stets den Fortsätzen in paralleler Anordnung angelagert sind und das Perikaryon erreichen. Wir halten diese fadenförmige Gebilde für echte Endigungen, da wir bisher an ihnen keine Endigung in Form eines Ringes oder Kolbens beobachten konnten und sie stets auf eine Schädigung ihrer Stammzellen mit einer Verdickung und leichteren Imprägnierbarkeit reagierten. Aus diesem Grund läßt sich auch der mögliche Einwand, daß die abgebildeten fadenförmigen Endigungen nur zufällig vorbeiziehende oder abgeschnittene Fasern darstellen, ausschließen. Die Länge der synaptischen Endorgane bedeutet naturgemäß eine Oberflächenvergrößerung der präsynaptischen Strecke. Die fadenförmigen Endapparate könnten einige kleine Endigungen ersetzen. Es ist schwer zu sagen, ob die wiedergegebenen Endigungen sich nicht nur in ihrer Gestalt, sondern auch in ihrer Funktion von den gewohnten synaptischen Endapparaten (Kolben, Ringe, Ösen) unterscheiden. Sollten sich bei künftigen Untersuchungen doch etwa ringförmige Gebilde an diesen Endigungen nachweisen lassen, so bleibt der mögliche Befund wegen der engen Anlagerung

der fadenförmigen Elemente an das Erfolgsplasma und ihrer Reaktionsweise auf eine Rindenläsion für die hier vertretene Anschauung, in

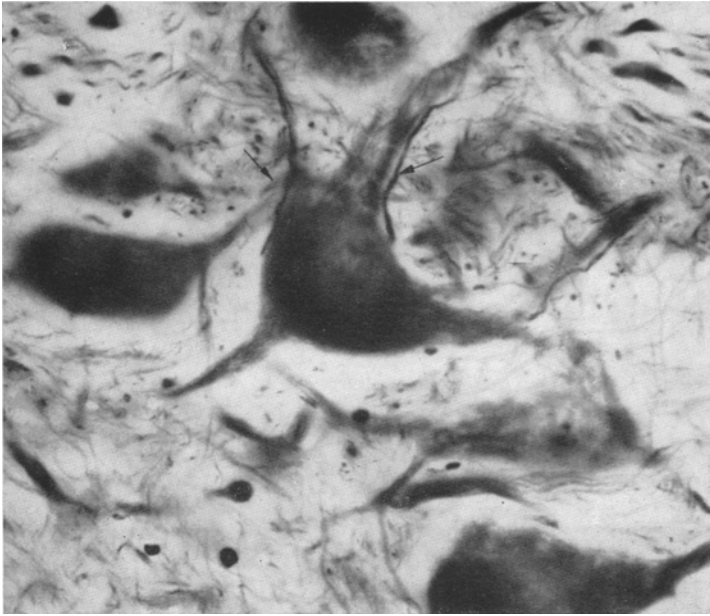


Abb. 8. Fadenförmige synaptische Endigungen an Zellen des N. ret. lateralis, Katze. Läsion der frontalen Hirnrinde. Bielschowsky-Feyrter-Technik. Etwa 800mal vergr. Die Pfeile weisen auf die Endigungen hin

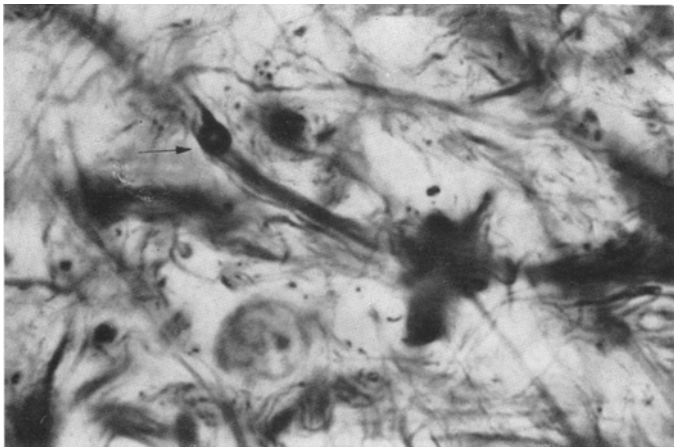


Abb. 9. Axodendritische Endigungen im N. ret. lat. Katze. Frontale Rindenläsion. Bielschowsky-Feyrter-Methode. Etwa 850mal vergr. Die Pfeile weisen auf die Endigungen hin

ihnen echte Endigungen zu sehen, von untergeordneter Bedeutung. Eine lichtmikroskopisch sichtbare Formation könnte daher im Endverlauf

einer Nervenfasern lokalisiert sein, ohne daß sich hierbei eine lichtmikroskopisch faßbare Endigung von bisher gewohnter Form ausbildet. FOERSTER, GAGEL u. SHEEHAN (1953) haben schon früher behauptet, daß der Anteil eines präsynaptischen Neurons, der sich an der Synapse beteiligt, nicht stets eine Axonendigung zu sein braucht. Nach Ansicht der Autoren kann ein Neurit im Vorbeiziehen synaptisch einer post-synaptischen Nervenzelle angelagert sein. Vielleicht stellen die Endigungen in Abb. 8 einen Parallelfall zu den im sympathischen Nervensystem möglicherweise vorhandenen Kettensynapsen (KIRSCH) dar.

Vergleichende Untersuchungen bei verschiedenen Säugetieren bezüglich der Topographie und Cytoarchitektonik des *N. ret. lat.* wurden von WALBERG (1952) durchgeführt. Nach BRODAL (1949) stehen die mittelgroßen und kleinen Zellen des Hauptteiles vom *N. ret. lat.* mit den aufsteigenden spinalen Fasern in synaptischer Verbindung.

Ebenso wie im *N. paramedianus* und *N. gigantocellularis* treten auch im *N. ret. lat.* axodendritische Synapsen auf. Sie sind ebenfalls durch eine Rindenläsion zur Anschwellung und einer erhöhten Argentophilie zu bringen. In Abb. 9 sieht man einen verdickten Endring, der mit einem Zellfortsatz in Beziehung steht.

In unseren Untersuchungen wurde weniger Wert auf das Vorkommen vereinzelter verdickter Endringe und Kolben gelegt. Erst wenn in einer Region der *Formatio reticularis* die synaptischen Endigungen in großer Zahl die beschriebenen Veränderungen zeigten, wurde auf eine Reaktion der Endapparate auf die Rindenläsion geschlossen und eine synaptische Verknüpfung beider Systeme behauptet. Nach den geschilderten Resultaten verändern sich nach Läsionen der mot.-sens. Rinde (Katze) synaptische Endigungen an Nervenzellen des *N. ret. paramedianus*, *N. gigantocellularis* und des *N. ret. lat.*, während sich an den Nervenzellen der mot. Hirnnervenkerne keine deutlichen Degenerationen synaptischer Formationen beobachten ließen. Diese Feststellungen stimmen mit den Ergebnissen von WALBERG, SZENTAGOTAI und RAJKOVITS (1958) überein. Für die Überleitung der aus der Hirnrinde absteigenden Erregungen auf die mot. Hirnnervenkerne kommen nach den genannten Autoren Neurone in Betracht, die im ventrolateralen Teil der *Formatio reticularis* gelegen sind.

Zusammenfassung

Folgende Kerngebiete der *Formatio reticularis* des Hirnstammes der Katze wurden mit Silbermethoden auf das Vorkommen synaptischer Endigungen untersucht: *N. ret. gigantocellularis*, *N. ret. paramedianus*, und *N. ret. lat.* An den Nervenzellen der drei Kerngebiete lassen sich in großer Zahl ring-, ösen- oder kolbenförmige Endapparate feststellen. Sie breiten sich am Perikaryon und an den Fortsätzen der Ganglienzellen aus. Einige Nervenzellen des *N. ret. lat.* (*The nucleus of the lateral*

funiculus) weisen an ihrer Oberfläche sehr lange, stäbchenförmige synaptische Endorgane auf, die in einer den Fortsätzen parallelen Lage auch das Perikaryon erreichen.

Nach Schädigung des Gyrus sigm. ant., post. oder proreus reagieren zahlreiche an den Nervenzellen der drei genannten Kerngebiete befindlichen Synapsen mit einer Entartung, die sich in einer erhöhten Argentophilie und Anschwellung der Endigungen ausdrückt. Nach einseitiger Rindenläsion degenerieren synaptische Figuren auf beiden Seiten des Hirnstammes. In den kontralateralen Bezirken lassen sich relativ wenige, auf der gleichen Seite des Hirnstammes zahlreiche degenerierte Endigungen nachweisen. Auf die unterschiedliche Zahl degenerierter Synapsen und auf die verschiedene Menge der an ihrer Oberfläche veränderte Synapsen aufweisenden Nervenzellen wird hingewiesen.

Auf Grund der erhaltenen Resultate kann man feststellen, daß die beobachteten Endorgane echte Endigungen darstellen und nicht als Teile eines pericellulären Netzes zu betrachten sind. Eine plasmatische Verbindung von synaptischen Endigungen und postsynaptischem Plasma findet nicht statt. Die frontale Großhirnrinde ist synaptisch mit Nervenzellen des N. gigantocellularis, N. ret. paramedianus und N. ret., lateralis verknüpft.

Literatur

- AUERBACH, L.: Nervenendigungen in den Zentralorganen. *Neurol. Zbl.* **17**, 454—455 (1898).
- BAUER, K. F.: Der Neurencytiumbegriff. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **43**, 48—76 (1938).
- BAUER, K. F.: Das Integrationsorgan der menschlichen Großhirnrinde. *Z. ges. Neurol. Psychiat.* **171**, 265—296 (1943).
- BAUER, K. F.: Über die zwischenzellige Organisation des Nervengewebes. *Z. Anat.* **114**, 53—66 (1948).
- BAUER, K. F.: Das anatomische Strukturbild einiger grauer Substanzen usw. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **186**, 149—170 (1951).
- BAUMGARTEN, R. VON, A. MOLLICA u. G. MORUZZI: Modulierung der Entladungsfrequenz einzelner Zellen der Substantia reticularis durch corticofugale und cerebelläre Impulse. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **256**, 56—78 (1954).
- BECHER, H.: Sobotta-Becher, Bd. III, (16. Aufl.), 1962 Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen.
- BECHTEREW, W. v.: Über die innere Abteilung des Strickkörpers und den VIII. Hirnnerven. *Neurol. Zbl.* **6**, 145 (1885).
- BECHTEREW, W. v.: Über die Schleifenschicht. *Neurol. Zbl.* **4**, 356 (1885).
- BECHTEREW, W. v.: Zur Anatomie der Schenkel des Kleinhirns. *Neurol. Zbl.* **4**, 121 (1885).
- BECHTEREW, W. v.: Über eine bisher unbekannte Verbindung der großen Oliven mit dem Großhirn. *Neurol. Zbl.* **4**, 194 (1885).
- BECHTEREW, W. v.: Zur Frage über den Ursprung des Hirnnerven und über die physiologische Bedeutung des N. vestibularis. *Neurol. Zbl.* **5**, 193 (1887).
- BECHTEREW, W. v.: Zur Frage über die Striae medullares des verlängerten Markes. *Neurol. Zbl.* **11**, 297 (1892).
- BECHTEREW, W. v.: Die Leitungsbahnen von Gehirn und Rückenmark, 2. Aufl. Leipzig 1899.

- BODIAN, D.: The structure of the vertebrate synapse. *J. comp. Neurol.* **68**, 117—159 (1937).
- BODIAN, D.: Further notes on the vertebrate synapse. *J. comp. Neurol.* **73**, 323—337 (1940).
- BODIAN, D.: Cytological aspects of the synaptic function. *Physiol. Rev.* **22**, 146—169 (1942).
- BRODAL, A.: The Reticular Formation of the Brain Stem. Anatomical and Aspects Functional correlations. Edinburgh: Oliver and Boyd 1958.
- BRODAL, A., and A. CHR. GOGSTAD: Afferent connexions of the paramedian reticular nucleus of the Medulla obl. in the Cat. *Acta anat. (Basel)* **30**, 133—151 (1951).
- CAJAL, R.: Die Neuronenlehre. In *Handbuch der Neurologie*, Bd. 1, S. 887—994. Berlin: Springer 1935.
- CASTRO, F. DE: Sympathetic ganglia. In Penfield: *Cytology and cellular pathology of the nervous system*. Vol. I. New York: P. B. Hoeber 1932.
- CASTRO, F. DE: Die normale Histologie des peripheren, vegetativen Nervensystems. Das Synapsenproblem: Anatomische, experimentelle Untersuchungen. *Verh. dtsch. Ges. Path.* **43**. Tagg. S. 1—52, 1950.
- CHIDROGLUJAN, SCH. A.: Über die Morphologie der Synapsen in der *Formatio reticularis* der Medulla oblongata der Katze. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **123**, 1121—1123 (1958).
- DEITERS, O.: Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig: Vieweg u. Sohn 1865.
- EDINGER, L.: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Leipzig: Vogel 1911.
- ENTIN, T. J.: Synapsen in der Sehrinde. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **66**, 341—356 (1960).
- FOERSTER, O., O. GAGEL u. D. SHEEHAN: Veränderungen an den Endösen im Rückenmark des Affen nach Hinterwurzel durchschneidung. *Z. Anat.* **101**, 553—563 (1933).
- GIBSON, W. C.: Degeneration of the boutons terminaux in the spinal cord. *Arch. Neurol. Psychol.* **38**, 1145—1157 (1937).
- GLEES, P.: The termination of optic fibres in the lateral geniculate body of the cat. *J. Anat. (Lond.)* **75**, part IV (1941).
- HELD, H.: Beiträge zur feineren Anatomie des Kleinhirns und des Hirnstammes. *Arch. Anat.* **1893**.
- HELD, H.: Beiträge z. Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortschritte. III. Abh. *Arch. Anat.* **1897**, 273—312.
- HELD, H.: Entwicklung des Nervengewebes. Leipzig 1909.
- HOFFMANN, G.: Atlas vom Hirnstamm des Meerschweinchens. Leipzig: S. Hirzel 1957.
- HORSTMANN, E.: Über besondere Synapsenverhältnisse im ZNS von Knochenfischen (Gadiden). *Verh. anat. Ges. (Jena)* **100**, 213—219 (1953).
- HORSTMANN, E.: Über kernspezifische Synapsenformen im Mittelhirn von Knochenfischen. *Z. Zellforsch.* **40**, 139—150 (1954).
- HORSTMANN, E.: Familien- und kernspezifische Synapsenformen bei Teleostiern. *Progress in neurobiology*, S. 26—33. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1956.
- HORSTMANN, E.: Ergebnisse und Probleme der Morphologie interneuronaler Synapsen. *Dtsch. med. Wschr.* **82**, 731—735 (1957).
- JAKOBSON, L.: Über die Kerne des menschlichen Rückenmarkes. *Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss.* 1908.
- JAKOBSON, L.: Veränderungen im Rückenmark nach peripheren Lähmungen. Ein Beitrag zur Lokalisation des Centrum ciliospinale. *Z. klin. Med.* **37**, 228 (1899).

- JUNG, R.: Das optisch-vestibuläre System und sein Einfluß auf Augenbewegungen und Nystagmus. Handbuch der inneren Medizin. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1953.
- KIRSCHKE, W.: Synaptische Formationen im Ganglion stellare des Menschen. Z. mikr.-anat. Forsch. **60**, 399—466 (1954).
- KIRSCHKE, W.: Zur Frage funktionell bedingter Veränderungen der synaptischen Formation. Psychiat. Neurol. med. Psychol. (Lpz.) **6**, 125—128 (1954).
- KIRSCHKE, W.: Messungen an ring- und kugelförmigen Endapparaten im Ganglion stellare des Menschen. Z. mikr.-anat. Forsch. **61**, 541—548 (1955).
- KIRSCHKE, W.: Synaptische Endigungen im Ganglion coeliacum des Menschen. Z. mikr.-anat. Forsch. **61**, 624—640 (1955).
- KIRSCHKE, W.: Die Neuronentheorie. Münch. med. Wschr. **1960**, 2266—2274.
- KNOCHKE, H.: Ursprung, Verlauf und Endigung der retino-hypothalamischen Bahn. Z. Zellforsch. **51**, 658—704 (1960).
- KNOCHKE, H.: Morphologisch-experimenteller Beitrag zum lichtmikroskopischen Bau des vegetativen Nervensystems. Z. Zellforsch. **54**, 207—237 (1961).
- KNOCHKE, H.: Bemerkungen zum lichtmikroskopischen Bau der vegetativen Endformation. Klin. Wschr. 1961, 460—466.
- KOHNSTAMM, O.: Über die gekreuzt aufsteigende Spinalbahn und ihre Beziehung zum Gowerschen Strang. Neurol. Zbl. **19**, 242—249 (1900).
- KOHNSTAMM, O.: Über die Koordinationskerne des Hirnstammes und die absteigende Spinalbahn. Nach den Ergebnissen der kombinierten Degenerationsmethode. Mschr. Psychiat. Neurol. **8**, 261—293 (1900).
- KÖLLIKER, A.: Über die feinere Anatomie und die physiologische Bedeutung des sympathischen Nervensystems. Verh. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte 1894, Neurol. Zbl. 1894.
- KÖLLIKER, A.: Handb. der Gewebelehre des Menschen. Bd. 2: Nervensystem des Menschen und der Tiere. Leipzig 1896.
- LAURA, M.: Nouvelle recherche sull'origine reale dei nervi cerebrali. Mem. d. R. accad. d. science di Torino **1**, 32 (1879).
- LAWRENTJEW, B. I.: Über die Erscheinungen der Degeneration und Regeneration im sympathischen Nervensystem. Z. mikr.-anat. Forsch. **2**, 201—223 (1925).
- LAWRENTJEW, B. I.: Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems. Z. mikr.-anat. Forsch. **18**, 232—262 (1929).
- LAWRENTJEW, B. I.: Einige Bemerkungen über Fortschritte und Aufgaben der Erforschung des autonomen Nervensystems. Z. mikr.-anat. Forsch. **36**, 651—659 (1934).
- MAGOUN, H. W.: An inhibiting mechanism in the bulbar reticular formation. J. Neurophysiol. **9**, 165 (1946).
- MAGOUN, H. W.: Spasticity. The stretch reflex and entrapylar system. Springfield: Charles Thomas 1947.
- MAGOUN, H. W.: Waking brain: The role of the reticular System in wakefulness and behavior. Springfield: Charles Thomas 1958.
- MAJOROW, V. N.: Neue Angaben über den Aufbau der lebenden und absterbenden Neurone sowie der interneuronalen Verbindungen. Z. mikr.-anat. Forsch. **66**, 225—235 (1960).
- MAJOROW, V. N.: Über die Dynamik der lebenden interneuronalen Verbindungen (Synapsen) unter experimentellen Bedingungen. Z. mikr.-anat. Forsch. **66**, 226—289 (1960).
- MEESSEN, H., u. J. OLSZEWSKI: Cytoarchitektonischer Atlas des Rautenhirns des Kaninchens. Basel: S. Karger 1949.

- MEYNERT, M.: Vom Gehirn der Säugetiere. Strickers Handb. d. Gewebelehre. Leipzig 1870.
- MINCKLER, J.: The morphology of the nerve terminals on the total number per cell. *Anat. Rec.* **77**, 9—25 (1940).
- MINGAZZINI, G.: Medulla oblongata und Brücke. Hdb. d. mikr. Anat. des Menschen, Bd. IV/1, S. 579—673. Berlin: Springer 1928.
- MISSLAWSKI, N.: Inaug. Diss., Kasan 1885; zit. in Jakobsohn: Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. 1909. Über die Kerne des menschlichen Hirnstammes.
- MORUZZI, G.: The physiological properties of the brain stem reticular system. In: *Brainmechanisms and Consciousness*. Springfield: Charles Thomas 1947.
- MORUZZI, G., and H. W. MAGOUN: Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **1**, 455—473 (1949).
- OLSZEWSKI, J., and D. BAXTER: *Cytoarchitecture of the Human Brain Stem*. Basel: S. Karger 1954.
- POLLAK, R.: Anatomie des Rückenmarks, der Medulla oblongata und der Brücke. Handb. d. Neurologie. Hrsg. O. BUMKE u. O. FOERSTER. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1955.
- RICKENBACH, K., u. H. MEESSEN: Vergleichende reizphysiologische und anatomische Untersuchungen der reflektorischen Atemzentren der Medulla obl. des Kaninchens. *Acta anat. (Basel)* **12**, 135 (1951).
- ROLLER, F.: Der zentrale Verlauf des Nervus glossopharyngeus. Der Nucleus lateralis medius. *Arch. mikr. Anat.* **19**, 347—382 (1881).
- ROLLER, F.: Die cerebralen und cerebellaren Verbindungen des 3. bis 12. Hirnnervenpaares. Allocortex bei Tier und Mensch. *J. Psychiat. Neurol.* **34**, 261—401 (1927).
- ROSSI, G. F., e A. ZANCHETTI: The brain stem reticular formation. *Arch. ital. Biol. (Pisa)* **XCV**, Fasc. 3—4 (1957).
- SZENTÁGOTHAI, J., u. K. RAJKOVITS: Der Hirnnervenanteil der Pyramidenbahn und der prämotorische Apparat motorischer Hirnnervenkerne. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **197**, 335—354 (1958).
- WALBERG, F.: The lateral nucleus of the medulla oblongata in Mammals. *J. comp. Neurol.* **96**, 283 (1952).
- WALBERG, F.: Do the motor nuclei of cranial nerves receive corticofugal fibres? *Brain* **80**, 597—605 (1956).
- WEBER, A.: La structure de certaines terminaisons nerveuses montre des variations cliques. *Experientia (Basel)* **4**, 394—395 (1948).
- WEBER, A.: Régénération des terminaisons nerveuses ala suite de leur dégénérescence physiologique chez les mammiferes. *Bull. Histol. appl.* **27**, 163—168 (1950).
- WEBER, A.: Les terminaisons des fibres préanglionaires sur les cellules nerveuses du système végétatif. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **146**, 883—885 (1954).
- ZIEHEN, TH.: Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns. Handb. d. Menschen d. Anat. Hrsg. v. K. v. BARDELEBEN. Lief. 10. Jena 1903.