

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Uppsala (Direktor: Prof. Dr. B. REXED)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN FEINBAU VON SPINALGANGLIEN*

Von

K. H. ANDRES

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 11. April 1961)

Inhalt	Seite
I. Einleitung	1
II. Material und Methodik	2
III. Ergebnisse	4
1. Capsula fibrosa und Endoneurium	4
2. Satelliten	12
3. Perikarya	15
a) Topographie und Gestalt S. 15. — b) Zytoplasma S. 18. — c) Zellkern	
S. 27. — d) Perikaryotypen S. 32.	
Zusammenfassung	42
Literatur	43

I. Einleitung

Die ersten elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Spinalganglienzellen (BEAMS, VAN BREEMEN, NEWFANG und EVANS 1952 und HOSSACK und WYBURN 1954) brachten nur wenig verwertbare Ergebnisse. Auch die Arbeiten von DAWSON, HOSSACK und WYBURN (1955) und von HESS (1955) unterlagen noch technisch bedingten Mängeln. Trotzdem verdanken wir diesen Autoren, insbesondere aber PALAY und PALADE (1953, 1955) die grundlegenden neuen Vorstellungen über den Aufbau der Spinalganglienzelle. Die Ultrastruktur der Nissl-Schollen, des Golgi-Apparates, der Mitochondrien und des Neuroplasmas wurde in diesen Arbeiten ausführlich beschrieben.

Dagegen ist unsere Kenntnis über den Feinbau des Ganglieninterstitiums, einschließlich der Gefäße und der Perikaryahüllen, noch sehr lückenhaft. WYBURN (1958) bringt in seiner Darstellung der Satellitenzellen insoweit eine endgültige Klärung der Zellgrenzverhältnisse als sicher kein Hüllplasmodium im Sinne von STÖHR jr. (1941, 1951/53) vorliegt. Er geht aber im übrigen nicht ausführlich auf besondere Einzelheiten der Ultrastruktur ein. CERVÓS-NAVARRO (1960) und PANNESE (1960) konnten die Befunde WYBURNs bestätigen.

Weiterhin hat der Ganglienzellkern in der elektronenmikroskopischen Forschung bisher wenig Beachtung gefunden. Diese Tatsache erscheint erstaunlich, da Nervenzellkerne von jeher beliebte lichtmikroskopische Objekte zum Studium der Funktion von Nukleolus und Interphasenkern waren (MJASSOJEDOFF 1927, EINARSON 1933, KÖRNER 1937 a, b, LANDSTRÖM, CASPERSON und WOHLFAHRT 1940/41, HYDÉN 1944, HERTL 1955 u. a.). PALAY und PALADE (1955) weisen auf elektronenmikroskopische Arbeiten über Kerne anderer Zellarten hin und

* Durchgeführt mit Unterstützung durch den Schwedischen Medizinischen Forschungsrat.

verzichten auf eine systematische Untersuchung. CERVÓS-NAVARRO (1959) beschreibt das Kernkörperchen lediglich als einen „Bereich, in dem granuläre Elemente eine grobkörnigere Struktur aufweisen als der Rest des Kernes“.

Ungeklärt blieben schließlich noch Fragen über die verschiedenen Ganglienzelltypen. Das Auftreten von kleinen, „dichten“ Perikarya neben großen, „hellen“ Zellen ist seit langem bekannt (KONEFF 1887, DAAE 1888, FLEMMING 1895) und wird auch in neuerer Zeit lichtmikroskopisch (BACSICH und WYBURN 1953, SCHARF und OSTER 1957) und elektronenmikroskopisch (HOSSACK und WYBURN 1954, DAWSON, HOSSACK und WYBURN 1955, HESS 1955) bestätigt. Trotzdem liegen zahlreiche einander widersprechende Beobachtungen vor. Hierin sieht SCHARF (1958) am Schluß seines umfassenden Handbuchbeitrages über sensible Ganglien ein Hauptproblem der heutigen Ganglienzellforschung. CERVÓS-NAVARRO (1959) kommt zu dem Schluß, daß die Elektronenmikroskopie noch keine sichere Korrelation zu der von der Lichtmikroskopie her bekannten Einteilung in „helle“ und „dunkle“ Spinalganglienzellen erbracht habe. Die Aufstellung einer solchen Korrelation würde die Durchsicht eines umfangreichen Materials erfordern. Dies ist aber in der Elektronenmikroskopie infolge der geringen Präparatgröße und des sehr kleinen Gesichtsfeldes mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden.

Mit einander ergänzenden phasenkontrast- und elektronenoptischen Auswertungen von Dünnschnitten habe ich in den vorliegenden Untersuchungen vom licht- zum elektronenoptischen Bild Beziehungen aufstellen können. Ein direkter Vergleich der Bilder war möglich, weil die Objektstrukturen der für das Phasenkontrastverfahren in Paraffinum liquidum eingebetteten, etwa 500 m μ dünnen Methacrylatschnitte denselben Schwärzungsgrad zeigten wie die 300 Å-Schnitte im Elektronenmikroskop.

Das Anliegen dieser Arbeit ist eine Darstellung des Aufbaus von Rattenspinalganglien unter Anwendung der eben erwähnten kombinierten Methoden. Dabei gehe ich auf die noch offenen Fragen über die Feinstruktur der Formteile des Spinalganglions näher ein. Diese betreffen, wie anfangs ausgeführt, besonders das Endoneurium, die Satellitenzellen, den Ganglienzellkern und die Perikaryotypen.

II. Material und Methodik

Es kamen 30 Spinalganglien (L 5 und L 6) von 250–300 g schweren weiblichen Albino-Ratten und die beiden kranialen Ganglien aus dem Truncus sympathicus eines erwachsenen Kaninchens zur Untersuchung. In Phenobarbital-Äther-Narkose habe ich jedes einzelne Ganglion mit größter Vorsicht freigelegt. Unmittelbar nach der Exstirpation erfolgte die Übertragung in 2%ige, auf pH 7,5 gepufferte Osmiumtetroxydlösung (SJÖSTRAND 1953). Die Fixierungsdauer betrug etwa 2 Std. Nach den ersten 20 min wurde das jeweilige Ganglion in vier gleich große Stücke zerlegt und dann in einer frisch bereiteten Lösung gleicher Zusammensetzung weiterfixiert.

Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe. Vor der Imprägnierung mit n-Butyl-Methacrylat wurden die Objektstückchen 1 Std lang in Azeton gelegt und vor der Polymerisation in vorpolymerisiertes Methacrylat übertragen. Gehärtet wurde bei einer Temperatur von 70° C unter Stickstoffatmosphäre (MOORE und GRIMLEY 1957).

Die mit dem Porter-Blum-Ultramikrotom hergestellten Dünnschnitte kontrastierte ich nach Angaben von WATSON (1958) mit Uranylazetat.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen diente ein RCA-3B-Gerät (Strahlspannung von 50 kV) unter Verwendung von Gevaert-Litholine-Platten. Mit Hilfe dieser

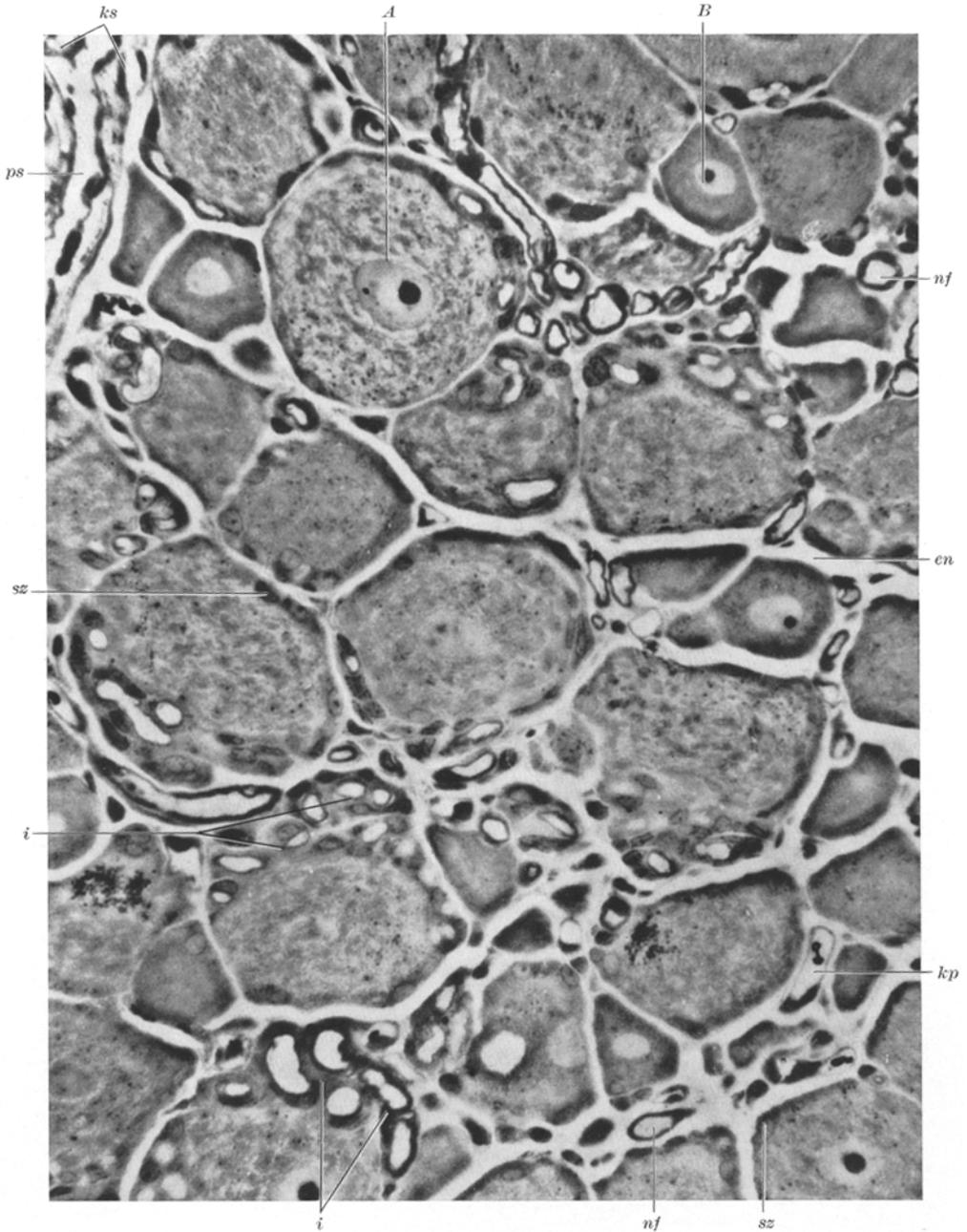


Abb. 1. Ausschnitt aus der Mantelschicht eines lumbalen Spinalganglions der Ratte. Die dicht gedrängt liegenden Perikarya sind durch den artifiziiell etwas erweiterten endoneuralen Spaltraum (*en*) gegeneinander abgegrenzt. Deutlich sind die „großen hellen Zellen“ (*A*) von den „kleinen dunklen Zellen“ (*B*) zu unterscheiden. Die Ganglienkapsel (*ks*) enthält einen mit Endothel ausgekleideten Spaltraum (*ps*). Initialglomerulum (*i*), Satellitenzellen (*sz*), Nervenfasern (*nf*), Kapillaren (*kp*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 520 ×

Photo-Emulsion ließen sich bei herausgenommener Aperturblende nahezu astigmatismusfreie Bilder von ausgezeichneter Schärfe herstellen (HANZON 1958). Mikroskopvergrößerung 2400—8500fach.

Vergleichende phasenkontrastmikroskopische Studien an Dünnschnitten desselben Materials erlaubten präliminare Kontrollen über Fixierungszustand, Einbettung und Objektsituation, sowie Übersichtsuntersuchungen.

Nähere Angaben zur Methodik, insbesondere auch zur Frage der Artefaktbildung während der Präparation und Fixierung siehe ANDRES (1961 a).

III. Ergebnisse

1. Capsula fibrosa und Endoneurium

Die ovalen, etwas abgeflachten Spinalganglien liegen bei Ratten noch innerhalb des Canalis vertebralis (GREENE 1949). Als Untersuchungsobjekte waren

die als Hauptganglien des N. ischiadicus relativ großen Nervenzellknoten L 5 und L 6 besonders günstig. Ihre Länge beträgt 1,8 mm.

Die bindegewebige Hülle der Dura spinalis geht unmittelbar in die Ganglienkapsel über. Sie ist so zart, daß die von mir zur Fixierung benutzte Osmiumtetroxydlösung auch durch ihre, bei vorsichtiger Exstirpation unverletzte Oberfläche leicht in die Tiefe eindringen kann. In der Capsula fibrosa wurde häufig ein mit Endothel ausgekleideter Spaltraum (Abb. 1) gesehen, der wahrscheinlich den Anfang der aus der Tunica arachnoidalis hervorgehenden *perifasciculären Scheide* darstellt (KEY und RETZIUS 1873, BRIERLEY 1950, 1955). Ein zweischichtiges „Neurothel“ ohne Spaltraum, wie es von LEHMANN (1957) als

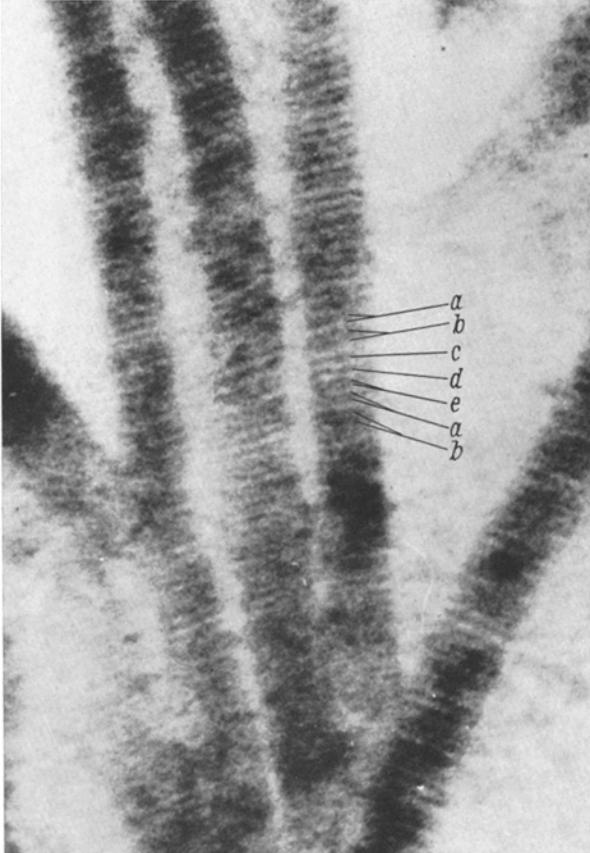


Abb. 2. Kollagenfibrillen aus dem Endoneurium eines Ratten-Spinalganglions. Die Streifenperiode (a—e) ist nach Schnittkontrastierung mit Uranylacetat besonders gut zu erkennen. Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 140 000 ×

perineurale Diffusionsbarriere beschrieben wurde, konnte ich nicht beobachten.

Das *Endoneurium* erscheint im Phasenkontrastübersichtsbild als optisch leerer Spaltraum (Abb. 1). Seine Ausdehnung ist durch eine geringgradige Schrumpfung der Zellen meist etwas erweitert. Die Spalten enthalten zahlreiche *Kollagenfibrillen*, die — oft zu kleinen Bündeln aggregiert und von der Capsula fibrosa

ausgehend — das Innere des Ganglions durchdringen (Abb. 5). Sie umspinnen in lockeren Geflechtern die Membran- und Zellhüllen der Perikarya, Nerven und Gefäße. Damit entsprechen sie den Elementen, die die von KEY und RETZIUS (1875/76) beschriebene, bindegewebige Scheide, sowie die Levische Gitterfaserhülle bilden (vgl. S. 12). Der Querdurchmesser der einzelnen runden bis polygonalen Fibrillen beträgt 300—500 Å; im Längsschnitt zeigen sie die seit SCHMITT u. Mitarb. (1942) und WOLPERS (1944) bekannte, 640 Å breite Streifenperiode. In meinen mit Uranylazetat behandelten Präparaten entspricht der Kontrast der einzelnen Banden dem Bild, das KÜHN und GEBHARDT (1960) nach Chromsulfatimprägnierung erzeugten (Abb. 2).

Die *fibrozytären Endoneuralzellen* (GAGEL 1935) findet man in den Endoneuralspalten relativ selten. Ihr Verhältnis zu den Satellitenzellen schwankt zwischen 1:6 und 1:15. Hierauf wird auch von CERVÓS-NAVARRO (1960) hingewiesen. Elektronenoptisch sind sie besonders daran zu erkennen, daß sie als Wanderzellen keine Basalmembran tragen. Die Ultrastruktur ihres Zytoplasmas zeigt reichlich endoplasmatisches Retikulum, in das nicht selten Abschnitte eingebaut sind, die etwa 500 Å weite, von dichter strukturiertem Material umgebene Poren enthalten (Abb. 3). *Porenhaltige Ergastoplasmamembranen*, die vielfach in Schichten übereinanderliegen (*annulated lamellae*), wurden bisher nur in Oozyten, Spermatozyten, Spermatiden und Pankreasazinuszellen gesehen (SWIFT 1956, AFZELIUS 1957, REBHUN 1957 und RUTHMANN 1958). Morphologisch identische Poren finden sich bekanntlich in Kernmembranen (s. Abschnitt III, 3c und Abb. 18).

Andere geformte Plasmabestandteile, wie Mitochondrien, Fetttropfen mit eingebuchteter, membranloser Oberfläche und osmiophile Zytosomen liegen in lockerer Verteilung. Die Zytosomen erreichen gelegentlich eine beträchtliche Größe (Abb. 4). Sie bilden dann ein buntes Konglomerat aus optisch leeren Bläschen, größeren opaken Bezirken und kontrastreichen Schollen. Abgesehen von den hellen Bezirken sind die Partikel noch dicht mit feinen schwarzen Granula tingiert.

Die Kerne der Endoneuralzellen enthalten wie die Endothelkerne vorwiegend randständige Chromatinverdichtungen. Auf die Ultrastruktur von Karyoplasma und Nukleolus wird im Zusammenhang mit der Beschreibung der Ganglienzellkerne näher eingegangen.

In den Phasenkontrastübersichten der Dünnschnitte sind die Endothelrohre der *Blutkapillaren* meist als feine, teilweise etwas verdickte Konturen gut zu erkennen (Abb. 1 und 14). Nach Untersuchungen von ADAMKIEWICZ (1900), BÜHLER (1898) und BRIERLEY (1955) sollen sich die Gefäßschlingen um jede Ganglienzelle winden. Diese Angaben scheinen auch für die von mir untersuchten Ganglien zuzutreffen. Perlschnurartige Erweiterungen und Sinusoide, die nach BERGMANN und ALEXANDER (1941) und BRIERLEY (1955) in Ganglien von Erwachsenen ausgebildet sind, konnte ich jedoch nur in Einzelfällen sehen (Abb. 27). Sie erreichen einen Durchmesser von 30 μ . Ihre Abgrenzung gegen Venulen ist ohne Rekonstruktion aus Schnittserien aber kaum durchzuführen.

In der elektronenoptischen Aufnahme erscheint die Kapillarwand als ein porenloses *Endothelrohr*. Die einzelnen Endothelien überlappen sich an den Zellgrenzen und bilden hier streckenweise haftzonenartige Verdichtungen des

Plasmalemmas. Das Endothelrohr wird von einer in sich geschlossenen *Basalmembran* umgeben, die im wesentlichen aus einem 500 Å dicken Fibrillenfilz

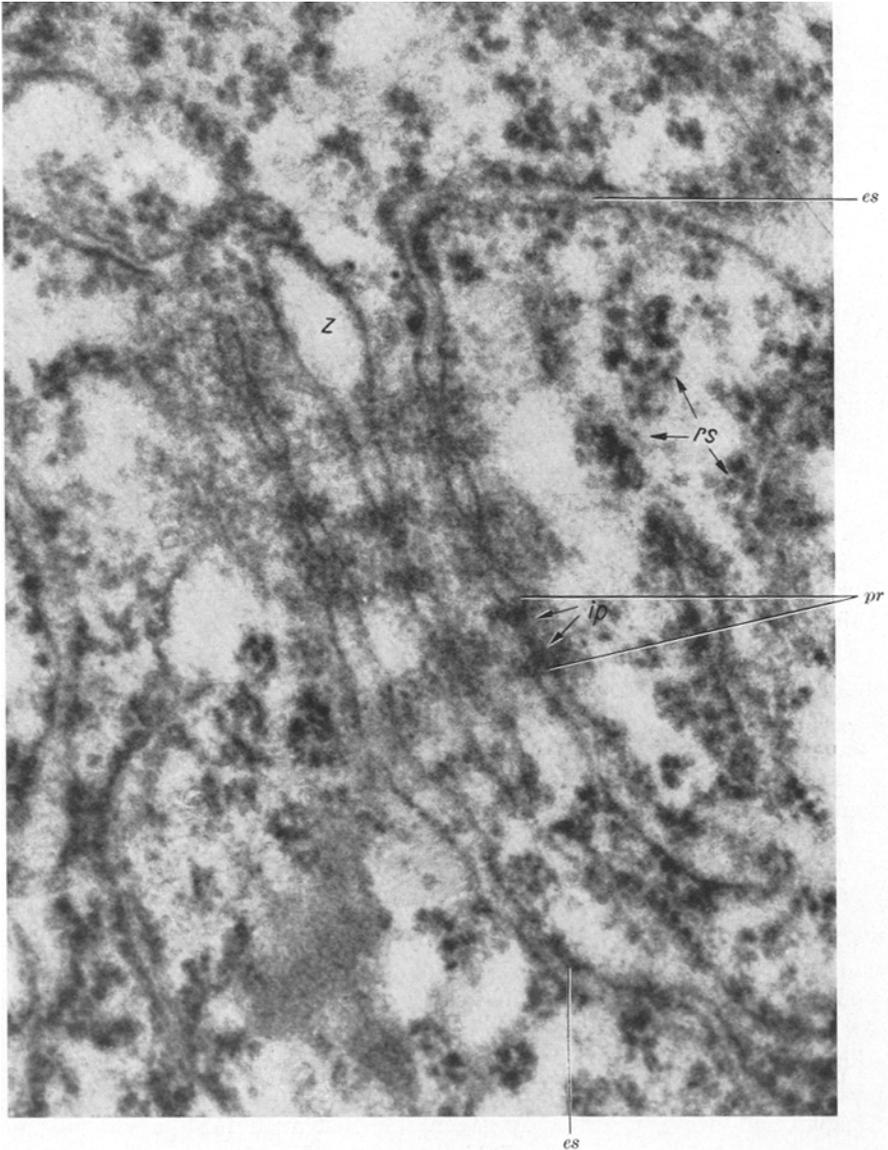


Abb. 3. Porenhaltige Abschnitte im endoplasmatischen Retikulum einer Endoneuralzelle aus einem Ratten-Spinalganglion. Innere Porenweite (*ip*) 500 Å, Durchmesser der Porenringzone (*pr*) 1100 Å, Ribosomen (RNS-Granula) (*rs*), Ergastoplasmaspalten (*es*), Zisterne (*z*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 87 000 ×

besteht, dessen einzelne Fibrillen oder Filamente einen Querdurchmesser von 50—90 Å haben. Zwischen der Endothelaußenfläche und diesem Filz liegt eine optisch hellere, etwa 150 Å breite Schicht, in der sich ebenfalls feinste Filamente — allerdings in viel spärlicherer Verteilung — finden. Über den foveolenartigen

Zellmembraneinbuchtungen („Membranvesikulation“) kann diese helle, *intermediäre Schicht* sinusartig erweitert sein. Gelegentlich kommen auch größere

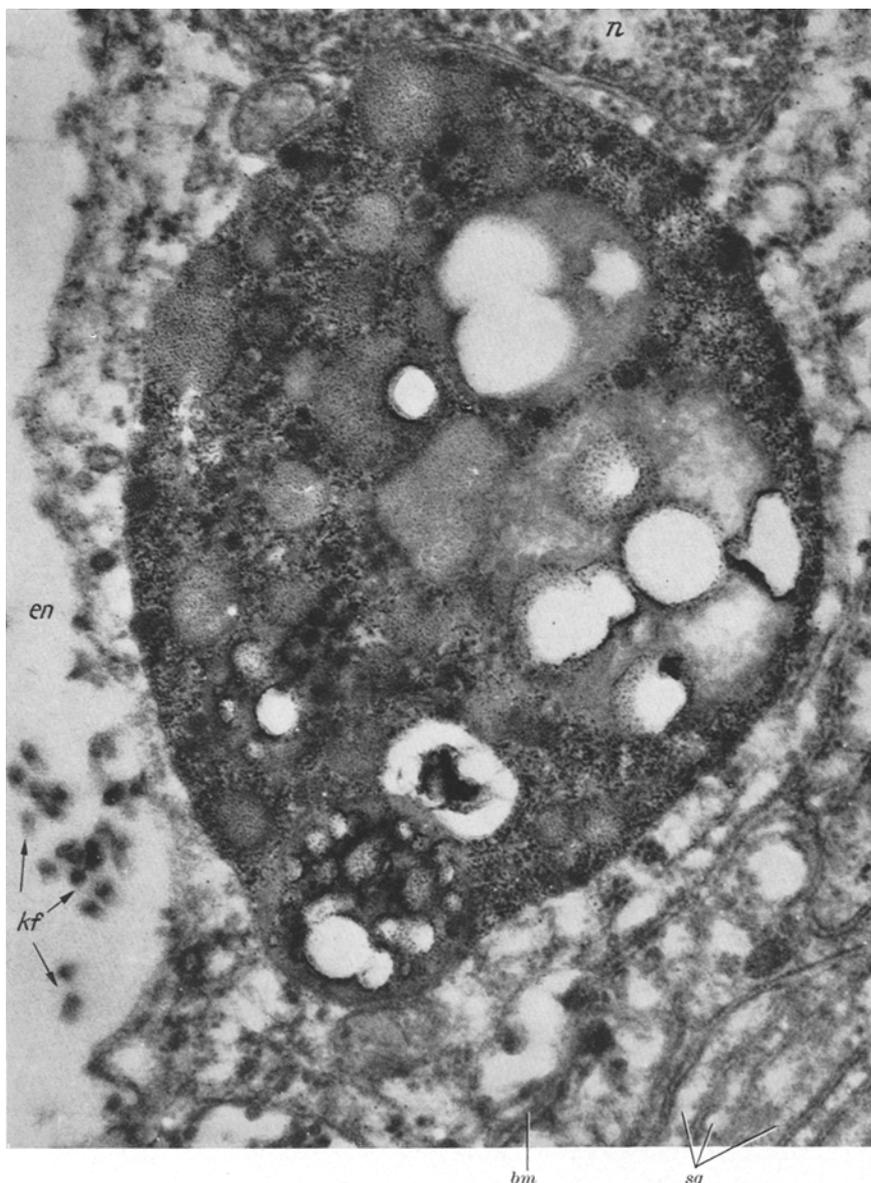


Abb. 4. Großes Zytosom aus einer Endoneuralzelle. Zellkern der Endoneuralzelle (*n*), Querschnitte von Kollagenfibrillen (*kf*), Basalmembran des Satellitenmantels (*bm*), Verzahnung von Satellitenzellen im Bereich des Initialglomerulums (*sg*). Endoneuralspalt (*en*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 42000 ×

Spalträume zwischen der Endothelzellmembran und der dichten Zone der Basalmembran vor (Abb. 5).

Im Gegensatz zu diesen Befunden konnten BARGMANN, KNOOP und SCHIEBLER (1955), PEASE (1955), RHODIN (1955) und THIEL (1958) im Nierenglomerulum



Abb. 5. Beziehung zwischen Kapillarlichtung (*l*) und Spinalganglienzelle (*glz*). Endothelzelle (*ed*), Endothelkern (*n*), Membranvesikulation (Ausdruck der Zytopenmpsis) (*mv*), Basalmembran (*bm*), Lamina densa (*ld*), Lamina rara (*lr*), Perizytenausläufer (*pz*), Satellitenzellen (*sz*), Zellgrenze zwischen zwei Satellitenzellen (*szs*) und zwischen Satellitenhülle und Perikaryon (*szg*), Nervenzellfortsätze (*nf*), Mitochondrion (*mi*), Vesikel (vgl. Abb. 9) (*v*), Endoneuralspalt (*en*), Kollagenfibrillen (*kf*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 43 000 ×

einen dreischichtigen Aufbau des Kapillargrundhäutchens feststellen. Nach einer Einteilung von THIEL lassen sich dort eine *Lamina rara interna*, die mit der von

mir beschriebenen intermediären Schicht übereinstimmen dürfte, eine dem Filz entsprechende *Lamina densa* und schließlich eine gegen die Deckzellen grenzende

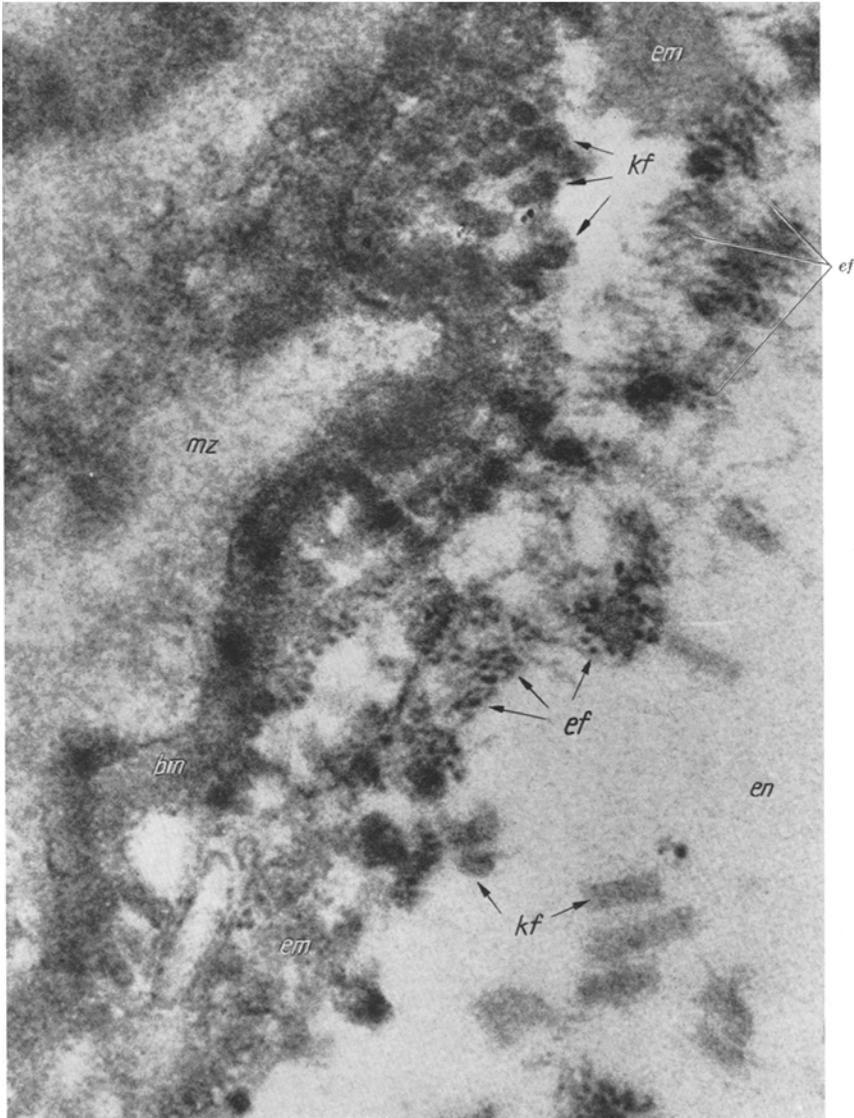


Abb. 6. Feinstruktur der *Elastica externa* einer Arteriole aus einem Ratten-Spinalganglion. Die elastischen Filamente (*ef*) sind im Schnitt quer und längs getroffen. Elastomucin (*em*), Basalmembran der Muskelzelle (*bm*), Sarkoplasma (*mz*), Endoneuralspalt (*en*), Kollagenfibrillen (*kf*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 80000 ×

Lamina rara externa unterscheiden. Eine solche dritte Basalmembranschicht kommt an den Kapillaren der Spinalganglien nicht vor. Hier haben die *kollagenen Fibrillen* des Endoneuriums unmittelbaren Kontakt zur *Lamina densa* des Grundhäutchens (Abb. 5). Eine besondere Verankerung ist aber nicht zu erkennen. Gelegentlich sieht man jedoch zwischen den Kollagenfibrillen feinere Filamente

ohne Streifenperiode mit einem Querdurchmesser von 80—150 Å, die aus der Basalmembran hervorzugehen scheinen. Ihre Anzahl ist in der Umgebung von

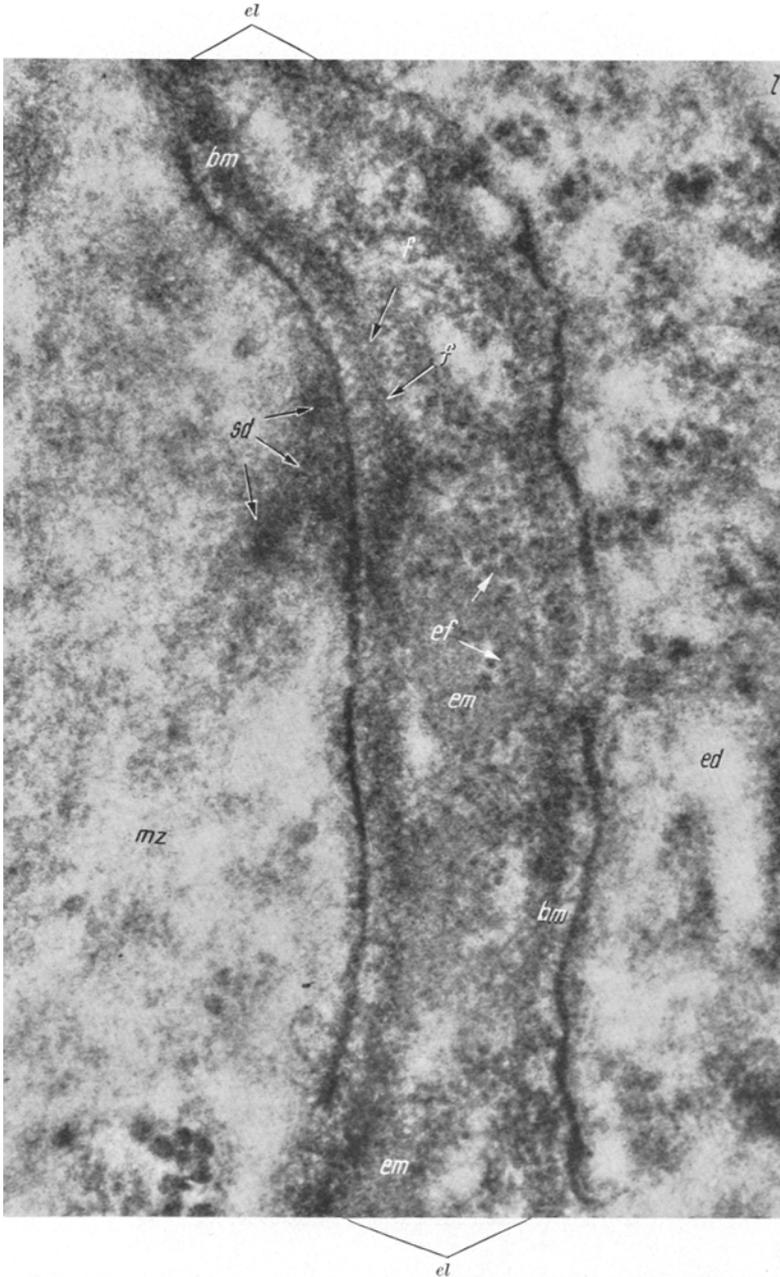


Abb. 7. *Elastica interna* (*el*) einer Arteriole aus einem Ratten-Spinalganglion. Strahlig angeordnete Filamente (*f*) im Bereich der Lamina rara der Basalmembran (*bm*) einer Muskelzelle (*mz*). Querschnitte von elastischen Filamenten (*ef*), Elastomucin (*em*), sarkoplasmatische Verdichtung (*sd*), Endothelzelle mit Basalmembran (*ed*), Gefäßlichtung (*l*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 80000 ×

Arteriolen stark vermehrt (Abb. 6), wo sie offensichtlich die Formelemente einer *Elastica externa* bilden. Auch im Bereich der *Elastica interna*, die zwischen den

Basalmembranen des Endothelrohres und der Muskelzellen als wenig strukturiertes, helles Material (Elastomucin) liegt, sieht man vielfach diese Filamente. KARRER (1958) beschreibt aus elastischen Fasern austretende, morphologisch identische Filamente in Lungenalveolen.

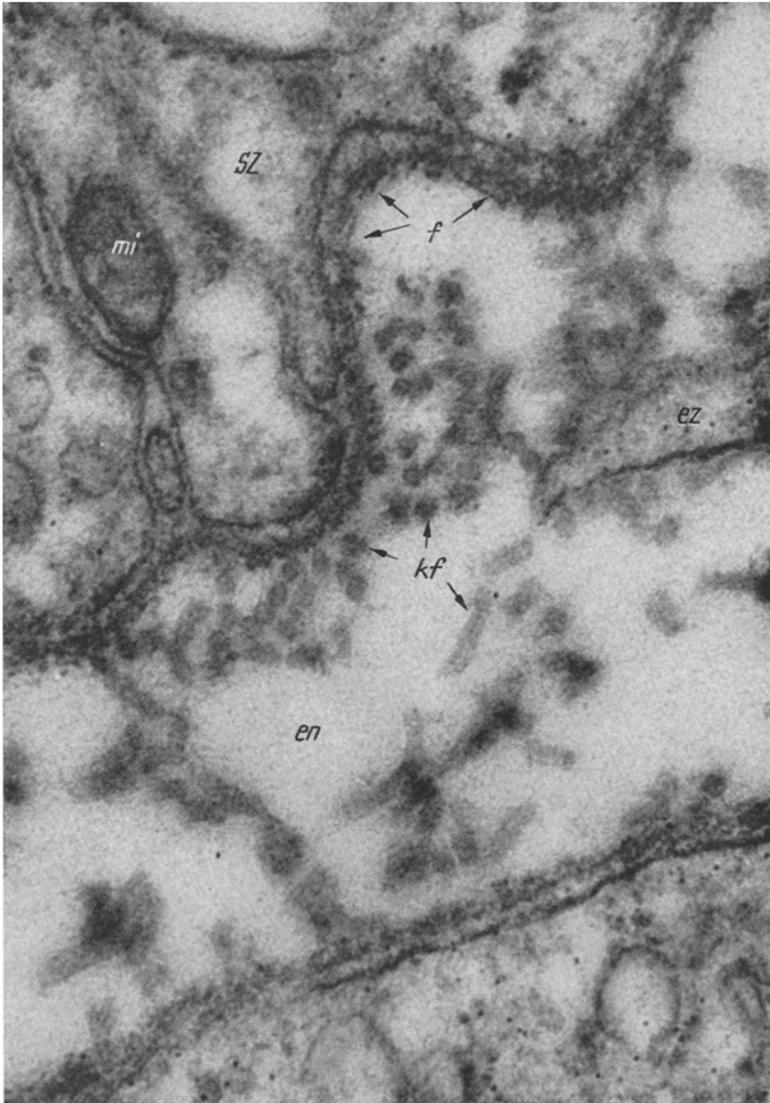


Abb. 8. Feinstruktur der Basalmembran (bm) von Satellitenzellen (sz) aus einem Ratten-Spinalganglion. Filamente (f), Kollagenfibrillen (kf), Endoneuralspalt (en), Ausläufer einer Endoneurialzelle (ez). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 70000 ×

Die „*Lamina rara*“ des Muskelzellgrundhäutchens ist gleichmäßiger strukturiert als die der Kapillaren und Perizyten. Von membranständigen „*sarkoplasmatischen Verdichtungszone*n“ aus wird sie durch strahlenartig angeordnete Filamente überbrückt (Abb. 7). Da die Basalmembranen den Volumenschwankungen und Oberflächenveränderungen der zugehörigen Zellen nachgeben müssen,

dürfte ihnen neben der Wirkung als *Diffusionsbarriere* (PAPPENHEIMER 1953) auch eine *mechanische Funktion* zukommen. Hierfür scheint die häufig anzutreffende enge Verflechtung der Basalmembran mit elastischen Filamenten zu sprechen.

Die *Perizyten* sind in der Feinstruktur den Endothelzellen sehr ähnlich. Die Anzahl der Membranfoveolen und Zytoplasmabläschen ist bei den Perizyten jedoch geringer. Der Zelleib und die Ausläufer sitzen unmittelbar dem Endothelgrundhäutchen auf und sind gegen den endoneuralen Gewebsspalt ebenfalls durch eine Basalmembran abgegrenzt (Abb. 5).

In diesem Aufbau stimmen die Kapillaren des Endoneuriums mit dem von BARGMANN (1958) für das interstitielle Bindegewebe als charakteristisch beschriebenen Kapillartyp überein.

2. Satelliten (*Mantelzellen, Gliazysten*)

Wie die Blutgefäße sind auch die Mantelzellen der Perikarya von einer gegen das Endoneurium gerichteten *porenlosen Basalmembran* überzogen. Im Vergleich zum Gefäßgrundhäutchen ist diese Basalmembran mit 200—400 Å wohl dünner als jenes, aber in der Feinstruktur mit ihm identisch (Abb. 5 und 8). Die feinen Filamente, die den Filz der *Lamina densa* bilden, sind vermutlich das Substrat für die von LEVI 1907 dargestellte *Gitterfaserhülle* der Perikarya, der allerdings auch jene kollagenen Fibrillen zuzurechnen sind, die — aus den Faserbündeln der Endoneuralscheide hervorgehend — engen Kontakt zum Grundhäutchen haben.

Die Basalmembran des Satellitenmantels geht kontinuierlich in das Grundhäutchen des Neuriten über, das elektronenmikroskopisch an markhaltigen und marklosen Fasern bereits mehrfach festgestellt worden ist (GASSER 1952, 1955, FERNÁNDEZ-MORÁN 1950, 1954, 1955 und ELFVIN 1958). Letzteres wird ebenfalls mit der von PLENK und LAIDLAW (1930) entdeckten Gitterfaserscheide der Nervenfasern in Verbindung gebracht (LEHMANN 1958).

Die Satelliten umgeben die einzelnen Ganglienzellkörper in einer einzelligen Schicht. Gar nicht so selten sieht man auch zwei Ganglienzellen in einer Satellitenkapsel liegen. Solche, aus der Lichtmikroskopie als sog. *Zwillingszellen* bekannten Paare, setzen sich in den von mir untersuchten Rattenspinalganglien meist aus einem größeren, hellen und einem kleineren, dunklen Perikaryon zusammen.

Einen entsprechenden Befund erhoben DAWSON, HOSSACK und WYBURN (1955) am Kaninchen. In einem Fall konnte ich sogar drei Ganglienzellen in einer gemeinsamen Mantelzellohülle feststellen.

Die einzelnen Satelliten verzahnen und überlappen sich an den gegenseitigen Zellgrenzen. Im Bereich des Initialglomerulums können *fingerartige Gliazystenausläufer* so sehr miteinander verflochten sein, daß sie ohne Rekonstruktion bestimmten Zellindividuen nicht zugeordnet werden können. Zum Teil liegt auch regelrechte Zellmembranschichtung vor, die in lockerer Anordnung schon eine Art Markscheide darstellt. Wenn auch im Bereich des Initialglomerulums die Mantelzellen sukzessiv in die Schwannschen Zellen überzugehen scheinen, so beginnt die eigentliche Markscheide recht abrupt. Abbildungen, die dieses eindeutig demonstrieren, finden sich schon in der Arbeit von RETZIUS (1880).

Die Grenze zwischen den *Mantelzellen* und den *Perikarya* ist meist nicht besonders strukturiert. Sie besteht aus einem einfachen 100—120 Å breiten Interzellularspalt, der an zahlreichen Stellen zisternenartig auf maximal 1000 Å erweitert ist. Eine Basalmembran oder kollagene Fibrillen, wie sie von HOSSACK und WYBURN (1954) festgestellt wurden, konnte ich zwischen Satelliten- und Ganglienzelle nie beobachten. In Bereichen inniger Verzahnung erscheinen die Zellgrenzen infolge tangentialer Schnittführung teilweise unscharf. Eine direkte zytoplasmatische Verbindung zwischen Satelliten und Perikaryon kommt aber sicher nicht vor. Die gegen die Satellitenhülle gerichtete Oberflächenmembran der Perikarya ist mit einer Dicke von 100—130 Å meist kontrastreicher als die normale, 70 Å messende Membran der Mantelzellen.

Die Satellitenhülle der Ganglienzellen kann streckenweise sehr dünn sein. Über den kleineren, „dichten“ Perikarya mißt ihre Schicht gelegentlich nicht mehr als 800—1000 Å. In dieser Größe ist sie natürlich lichtoptisch nicht zu sehen. Frühere Mitteilungen über das Fehlen einer Satellitenkapsel (v. LENHOSÉK 1906) betreffen deshalb gerade kleine sensible Zellen. Ganz selten trifft man in der Satellitenhülle tatsächlich einige μ große Lücken, worüber auch CERVÓS-NAVARRO (1960) kürzlich berichtet hat. In der Umgebung des Mantelzellkernes ist in der Regel mehr Zytoplasma vorhanden, so daß hier die Satellitenhülle eine Breite von 5—10 μ erreicht.

Gut fixierte Kerne der Hüllzellen sind meist oval bis rund konfiguriert und haben eine glatte Oberfläche. Ihr Durchmesser in der Längsachse beträgt etwa 6—8 μ . Im Phasenkontrastmikroskop erscheint das Karyoplasma homogen. Randständige Chromatinverdichtungen sind im Gegensatz zu den Endoneuralzellen und Endothelien weniger ausgeprägt, so daß die Satellitenkerne von den Kernen der zuletzt genannten Zellen schon in der Übersicht leicht zu unterscheiden sind. Das elektronenmikroskopische Bild zeigt eine entsprechend gleichmäßige Verteilung der Chromatingranula. Dagegen ist der Kernmembrancharakter dem der Endothel- und Endoneuralzellkernen sehr ähnlich. Da die elektronenmikroskopische Feinstruktur der Fibrillen und Granula innerhalb des Satellitenkernes mit den Befunden in Ganglienzellkernen übereinstimmt, sei auf die nähere Beschreibung in Abschnitt III, 3c verwiesen.

Das *Zytoplasma* der Satellitenzellen zeichnet sich an vielen Stellen durch Ansammlungen von 350—700 Å großen Bläschen aus. Diese *Vesikel* liegen nicht selten in unmittelbarer Nähe der gegen das Perikaryon gerichteten Zellmembran konzentriert; hierauf weist auch PANNESE (1960) besonders hin. Die Zellgrenze zeigt dann einen sehr unregelmäßigen Verlauf. Offensichtlich dringen an diesen Punkten die Bläschen durch die Zellmembran in das Perikaryon ein (Abb. 9). Eine ähnliche Membrandurchwanderung beschreibt DE ROBERTIS (1958) an peripheren Synapsen. Dagegen konnte ich an Gliazellen keine regelrechte „Membranvesikulation“ beobachten, wie sie z. B. für Endothelien typisch ist (MOORE und RUSKA 1957). Deshalb möchte ich DE ROBERTIS und BENNET (1954) nicht zustimmen, wenn sie in den Zytoplasmabläschen der Satelliten den morphologischen Ausdruck eines transgliazytären Stofftransportes (Zytopempsi) sehen. Vielmehr scheinen die Vesikel ihren Ursprung in den in Kernnähe gelegenen Golgi-Zonen zu haben. Sie haben vielleicht nutritive Funktion oder sie stellen die von KORNMÜLLER (1950) postulierten Sekrettröpfchen dar, die zur Steuerung

der Erregbarkeit der Ganglienzelle dienen sollen. Dann entsprechen die Bläschen möglicherweise synaptischen Vesikeln. Perikaryon, Satelliten und die in ihnen

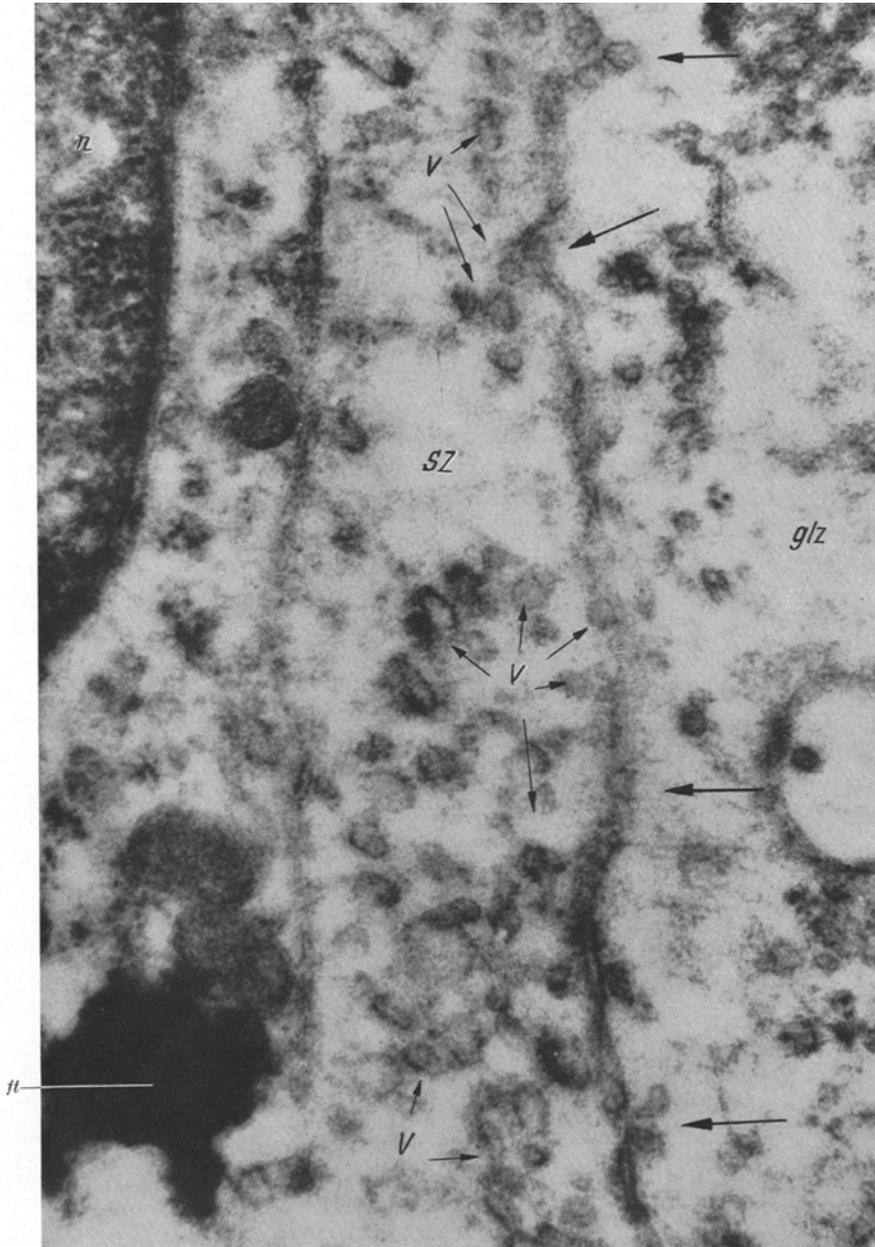


Abb. 9. Zellgrenze zwischen Satellit (sz) und Perikaryon (glz). Mehrere 500—600 Å große Vesikel (v) scheinen durch die Zellmembranen in das Perikaryon einzudringen (s. Pfeile), Satellitenkern (n), Fetttropfen (ft). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 50 000 ×

verlaufenden Nervenfasersätze müßten so auch in morphologischer Hinsicht als ein zusammengehörendes System angesehen werden.

Regelmäßig trifft man in den Satellitenzellen *Pigmentkörnchen* an. Im Aufbau ähneln sie sehr den Lipofuscigranula der Ganglienzellen, jedoch erreichen sie im allgemeinen nicht die Größe jener Partikel.

Von diesen zu unterscheiden sind gelegentlich auftretende kleine Fetttröpfchen, die in größeren Exemplaren bereits von KUBOTA und HIOKI (1943) lichtmikroskopisch bemerkt wurden. Sie sind an ihrer membranlosen, mit tiefen Einbuchtungen versehenen Oberfläche und dem starken Kontrast zu erkennen (Abb. 9).

Die meist kleinen, kompakten *Mitochondrien* der Satelliten besitzen keine besonders ausgeprägte Cristae-Zeichnung. *Ergastoplasmatisches Retikulum* und Ribosomengruppen (RNS-Granula) sind relativ spärlich verbreitet. Besonders arm an diesen Ergastoplasmastrukturen ist die Satellitenhülle der kleinen „dunklen“ Zellen. Dagegen finden sich hier wesentlich mehr Querschnitte von Nervenzellfortsätzen als in den Mantelzellen der großen „hellen“ Perikarya (Abb. 5 und 14). Wie weit es sich hier um *Dendriten* anderer Nervenzellen oder um *paraphytäre Ausläufer* handelt, läßt sich noch nicht entscheiden.

Obwohl dieser auffallende Satellitenunterschied in fester Korrelation zu den Ganglienzelltypen zu stehen scheint, ist es im Einzelfall an Zellausschnitten nicht möglich, allein an der Strukturart des Hüllplasmas den zugehörigen Perikaryotyp zu bestimmen.

Die zahlreichen, mit Versilberungsmethoden darstellbaren *Gliozytenformen* (DEL RIO HORTEGA 1922, 1928, 1945, DE CASTRO 1951 und SCHARENBERG 1952, sowie HERZOG 1954) konnte ich elektronenmikroskopisch nicht erkennen. Allerdings bedürfen die verwickelten Zellgrenzverhältnisse der Satelliten, die durch Überlappung von Zellfortsätzen und innige Verzahnungen an Konus und Initialglomerulum entstehen, noch einer besonderen Analyse durch Rekonstruktionen aus Schnittserien.

Für „*Gliafasern*“, die den Neuriten spiralg umgeben sollen (ORTIZ-PICON 1955), oder andere netz- oder schleierartig angeordnete *Gliozytenfibrillen* (SCHARENBERG 1952) fehlten entsprechende Strukturen im elektronenmikroskopischen Bild. Ebenfalls kamen innerhalb der Mantelzellen keine fibrillären Elemente zur Darstellung, wie sie KUBOTA und HIOKI (1943) nach Eisenhämatoxylinfärbung beschrieben haben.

3. Perikarya

a) Topographie und Gestalt. In den von mir untersuchten lumbalen Spinalganglien liegen die Perikarya vorzugsweise subkapsulär und bilden eine mehr oder weniger kompakte, die Zentralfasern umgebende *Mantelschicht*. Dieses Anordnungsprinzip stimmt nicht mit der Vorstellung von BÜHLER (1898) und SCHARF (1958) überein, daß bei Nagern die Masse der Perikarya in der Mitte des Ganglions zwischen den Nervenfasern liege. Sie entspricht vielmehr den Verhältnissen bei Carnivoren, die v. KÖLLIKER bereits 1850 dargestellt hat. Das phasenkontrastoptische Übersichtsbild demonstriert die dichte Packung der Ganglienzellen (Abb. 1). Stellenweise ist sie durch Kapillaren und Nervenfasern aufgelockert. Die meist sensiblen Ganglienzellen zeigen polygonale Schnittbilder, die ihrer *irregulär polyedrischen Gestalt* entsprechen. Mit anderen histologischen Methoden wurden schon früher „*multipolare*“ (KISS 1932), „*multanguläre*“ (BLAIR, BACSICH und DAVIS 1936) sowie „*polygonale*“ Zellen (SCHARF 1958) in Spinalganglien beobachtet und zum Teil als besondere Typen herausgestellt.

Allerdings beziehen sich diese Mitteilungen vorwiegend auf die sog. „kleinen dunklen“ Zellen, die erstmalig von KONEFF (1887) und DAAE (1888) beschrieben

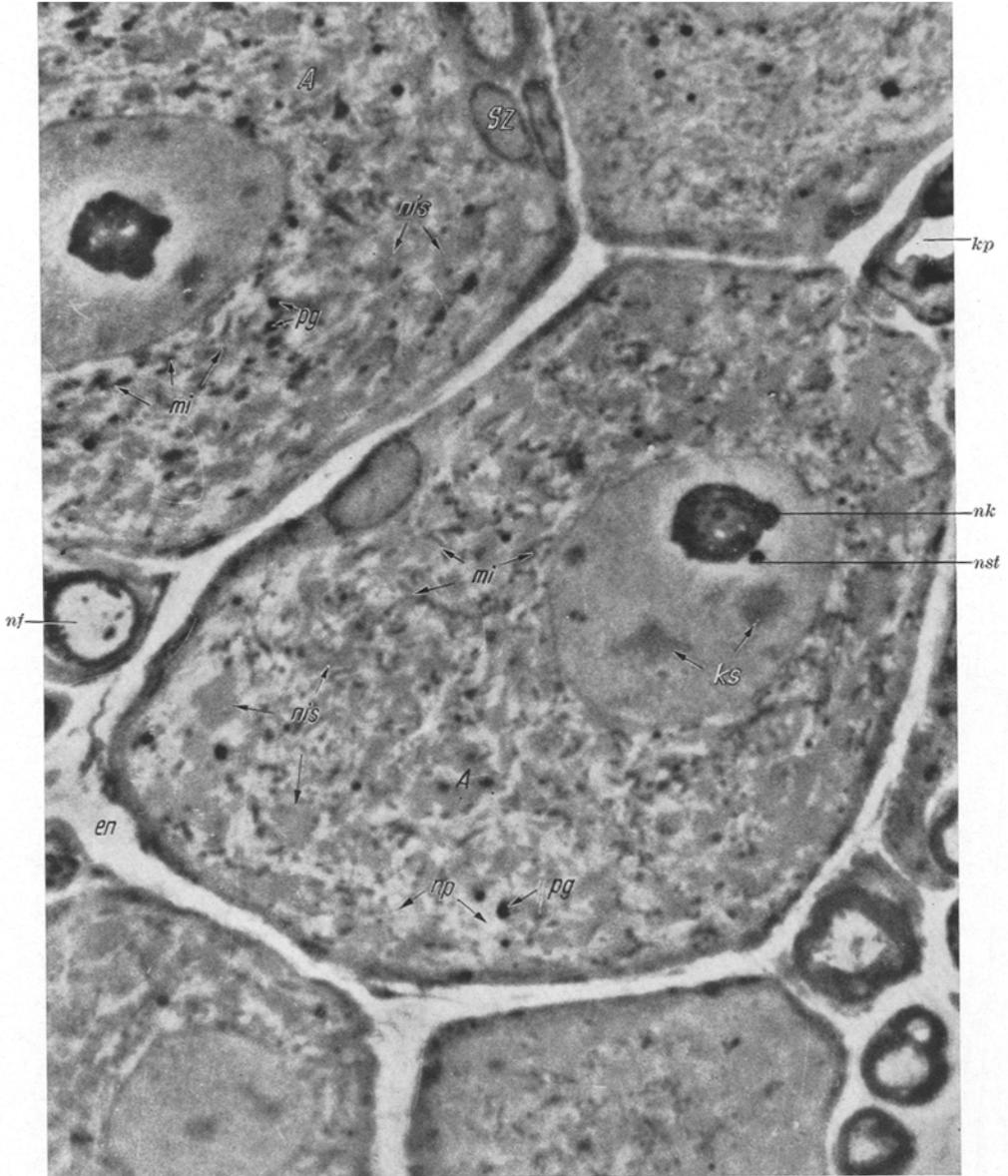


Abb. 10. Zwei „große helle Zellen“ (Perikaryotyp A₁) aus einem lumbalen Spinalganglion der Ratte. Polyedrische Zellform infolge der dichten Zellpackung. Nissl-Schollen (nis), Neuroplasma (np), Mitochondrien (mi), Pigmentgranula (pg), Kernplasmagranula (ks), Nukleolus (nk), Nukleolarsatellit (nst), Satellitenhülle (sz), markhaltige Nervenfasern (nf), Endoneuralspalt (en), Kapillare (kp).
Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 1700 ×

wurden. Auch in meinen Präparaten ist die Polyederform bei den kleinen, dicht strukturierten Ganglienzellen ausgeprägter als bei den „großen hellen“ Zellen

(Abb. 1). Trotzdem dürfte die Form der Perikarya in den Spinalganglien weniger eine Eigenschaft *sui generis* bestimmter Zelltypen sein, sondern sie ist wohl



Abb. 11. „Kleine dunkle Zellen“ (Perikaryotyp B₁) aus einem lumbalen Spinalganglion der Ratte. Die Nissl-Schollen (*nis*) heben sich vom kontrastreichen Neuroplasma (*np*) nur wenig ab, dagegen erscheint der Kern als relativ helle Blase. Kernplasmashollen (*ks*), Randschollenkranz der Nissl-Substanz (*rsk*), Mitochondrien (*mi*), Pigmentgranula (*pg*), Satellitensaum (*sz*), Kapillare (*kp*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 ×

zumeist durch die jeweilige topographische Situation bedingt. Gelegentlich scheinen große, helle Ganglienzellen auf Grund einer besonderen Festigkeit oder

eines erhöhten Turgors ihres Plasmas jener durch die Zellpackung hervorgerufenen Formung zu widerstehen. Im Schnittbild haben solche Perikarya dann mehr *runde* oder *ovale Umrisse* (Abb. 1).

In elektronenmikroskopischen Untersuchungen von Spinalganglien bezeichneten HOSSACK und WYBURN (1954) die großen, hellen Perikarya als *Typ A* und die kleinen, dichten als *Typ B*. Diese Typeneinteilung wurde von DAWSON, HOSSACK und WYBURN (1955) für Zellen im Kaninchenspinalganglion und von HESS (1955) für sensible Perikarya vom Meerschweinchen übernommen.

In den lumbalen Spinalganglien von Ratten lassen sich bereits mit dem von mir angewandten Phasenkontrastverfahren ebenfalls große Perikarya mit auffälliger Nissl-Schollenzeichnung und hellem Neuroplasma (Typ A) (Abb. 1 und 10) von kleineren Zellen unterscheiden, die ein dichtes, bei der Übersichtsvergrößerung fast homogen strukturiertes Zytoplasma haben, in dem sich der Kern als helle Blase abhebt (Typ B) (Abb. 1 und 11).

Nach grobstatistischer Auswertung scheinen in den lumbalen Ganglien beide Zelltypen etwa in gleicher Anzahl vorhanden zu sein, allerdings dominiert der Typ A infolge seines wesentlich größeren Volumens. Die *topographische Verteilung* der Zelltypen ist nicht immer gleichmäßig. Perikarya vom Typ B liegen gern zu kleinen und größeren Gruppen gehäuft. Die nähere Untersuchung der einzelnen Perikarya ergibt, daß die nach den Typenbezeichnungen A und B differenzierten Perikarya auch untereinander im Zellaufbau nicht einheitlich sind, sondern sich noch in je drei Zellformen unterteilen lassen (s. Abschnitt III, 3d). Hierbei muß als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal die *Perikaryagröße* berücksichtigt werden. Sie schwankt in der Typengruppe A zwischen 30 und 75 μ . Die Mehrzahl der „A-Zellen“ hat jedoch Ausmaße von 40—55 μ . Die „B-Zellen“ sind in der Regel 20—35 μ groß, man trifft aber unter ihnen nicht selten auch kleinere und größere Elemente, die in Ausnahmen minimal 15 und maximal 40 μ messen können.

Das *Initialglomerulum* der A-Perikarya ist oft so ausgedehnt, daß Teile von ihm in fast jeder Schnittebene der Zelle zur Darstellung kommen. Der zunächst noch nicht von einer Markscheide umgebene Neurit ist in Längs- und Querschnitten an dem hellen Axoplasma zu erkennen (Abb. 1 und 12). Sein Durchmesser schwankt in der Regel zwischen 4 und 6 μ , aber auch Werte von 10 μ kommen zuweilen vor. Die kleinen Exemplare der A-Zellen (Typ A₃) haben nur markarme Neuriten von 2—3 μ Dicke. Ihr Initialglomerulum ist weniger deutlich ausgebildet. Es liegt meist in einer schmalen Zone dicht an die Zelloberfläche gedrückt.

Die Nervenzellfortsätze der Perikarya der Typengruppe B sind dünn, marklos oder sehr markarm (Abb. 16). Der Ursprungskegel wird infolge seiner geringen Ausdehnung in diesen Zellen nur selten im Schnitt getroffen. Teilweise scheinen die Perikarya dieses Typs gar keinen Konus zu besitzen (Typ B₂ und B₃). Auch ein Initialglomerulum konnte ich mit der in dieser Arbeit verwendeten Methode an den Ganglienzellen vom Typ B nicht mit Sicherheit erkennen.

b) Zytoplasma. In der Phasenkontrastübersicht wird das Zytoplasma der großen, hellen Zellen von homogen grau erscheinenden Schollen beherrscht, die seit der Arbeit über die „Feinstruktur der Nervenzellen“ von PALAY und PALADE (1955) mit Sicherheit als *Nissl-Substanz* identifiziert werden dürfen. Das *Neuro-*

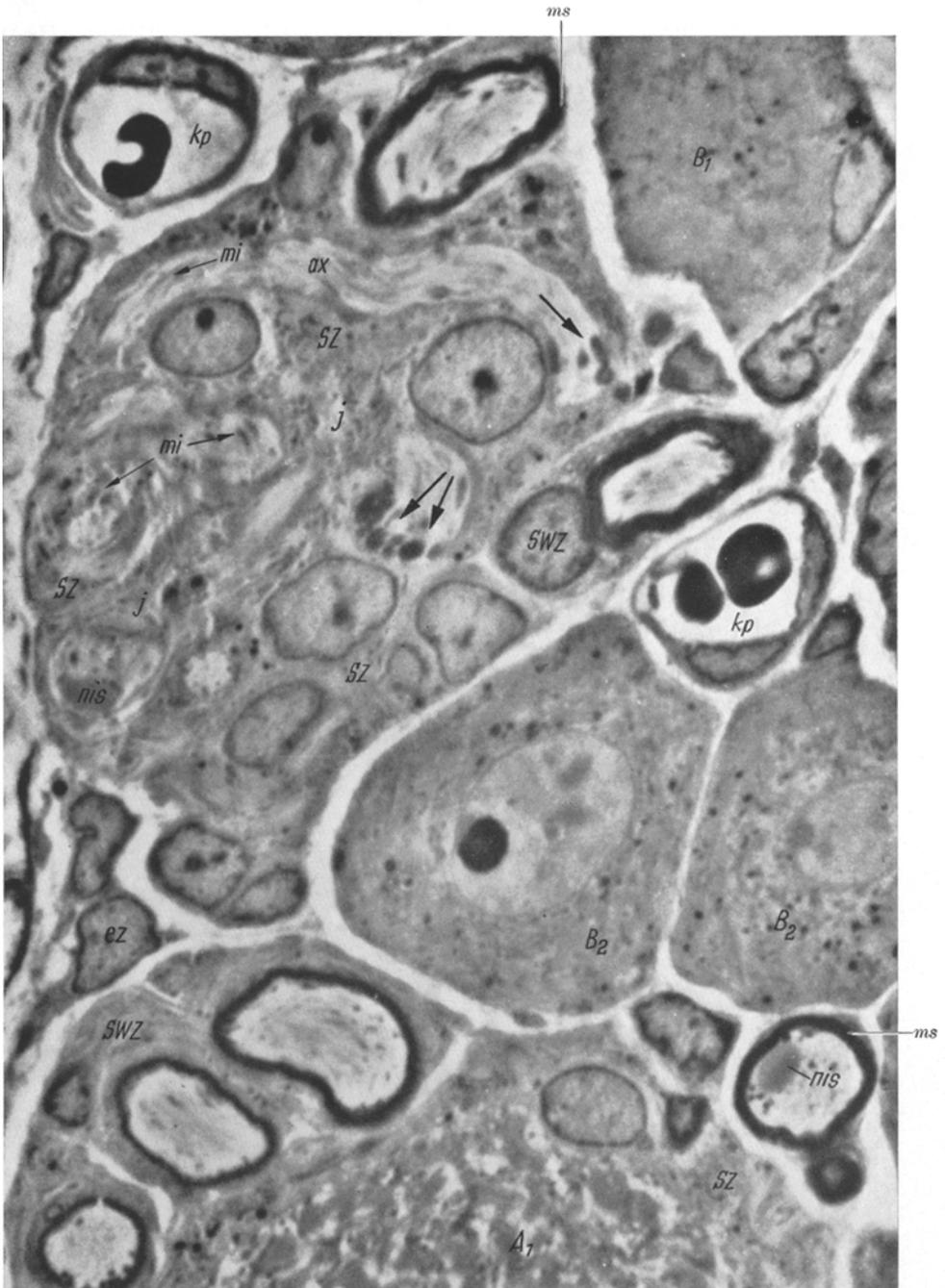


Abb. 12. Initialglomerulum (*j*) einer Ganglienzelle vom Typ A_1 aus einem Spinalganglion der Ratte. Der zunächst noch nicht myelinisierte Neurit hebt sich durch sein helles Axoplasma (*ax*) von den Hüllzellen (*sz*) ab. Die Axoplasmazeichnung wird durch eingelagerte Mitochondrien (*mi*) betont. An einzelnen Stellen sind die Mitochondrien stark vergrößert (s. große Pfeile). Nissl-Schollen in perikaryonahen Neuritenabschnitten (*nis*), Markscheiden (*ms*), Kapillaren (*kp*), Endoneuralzelle (*ez*), Schwannsche Scheidenzelle (*swz*), verschiedene Perikaryotypen (A_1 , B_1 und B_2).

Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 1800 ×

plasma (Grundplasma), das die Nissl-Schollen durchdringt und umgibt, besitzt in den Perikarya vom Typ A wenig Kontrast. Teilweise erscheint es fast optisch leer.

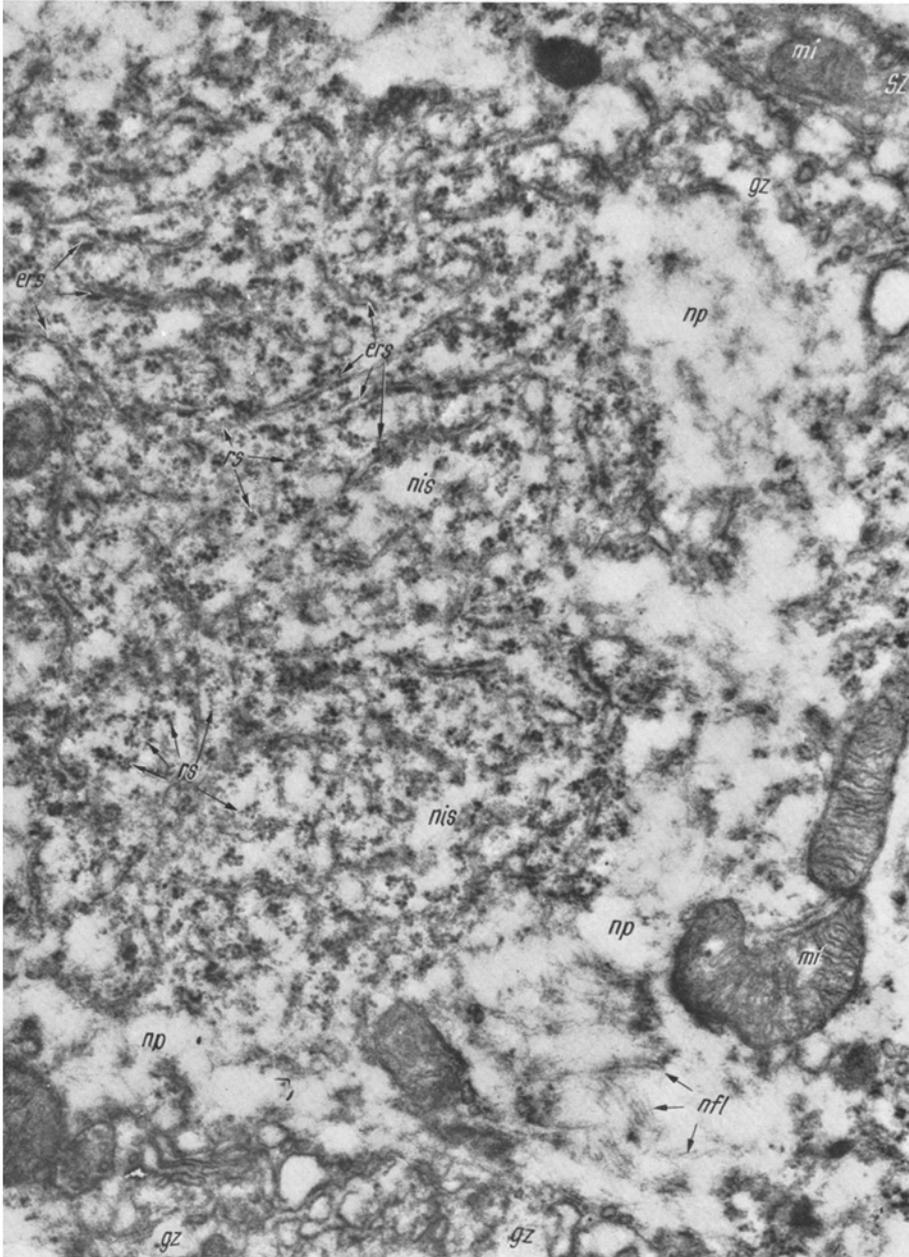


Abb. 13. Zytoplasma-Ausschnitt eines Perikaryons vom Typ A aus einem Ratten-Spinalganglion. Die Nissl-Scholle (*nis*) ist von einem kontrastarmen Neuroplasmasaum (*np*) umgeben. Neurofilamente (*nfl*), Mitochondrien (*mi*), Golgi-Zone (*gz*), Ergastoplasmaspalten (*ers*), Ribosomen (*rs*), Satellitenzelle (*sz*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 30 000 ×

Die Tigroidkörper haben einen unregelmäßig gezackten Rand. Ihre Größe ist nicht genau zu bestimmen, da die einzelnen Schollen ineinander übergehen

und durch Brücken verbunden sind. Auf diese Weise bildet die Nissl-Substanz zum Teil ein *dreidimensionales Gitter*. Eine genaue Analyse dieser Verhältnisse

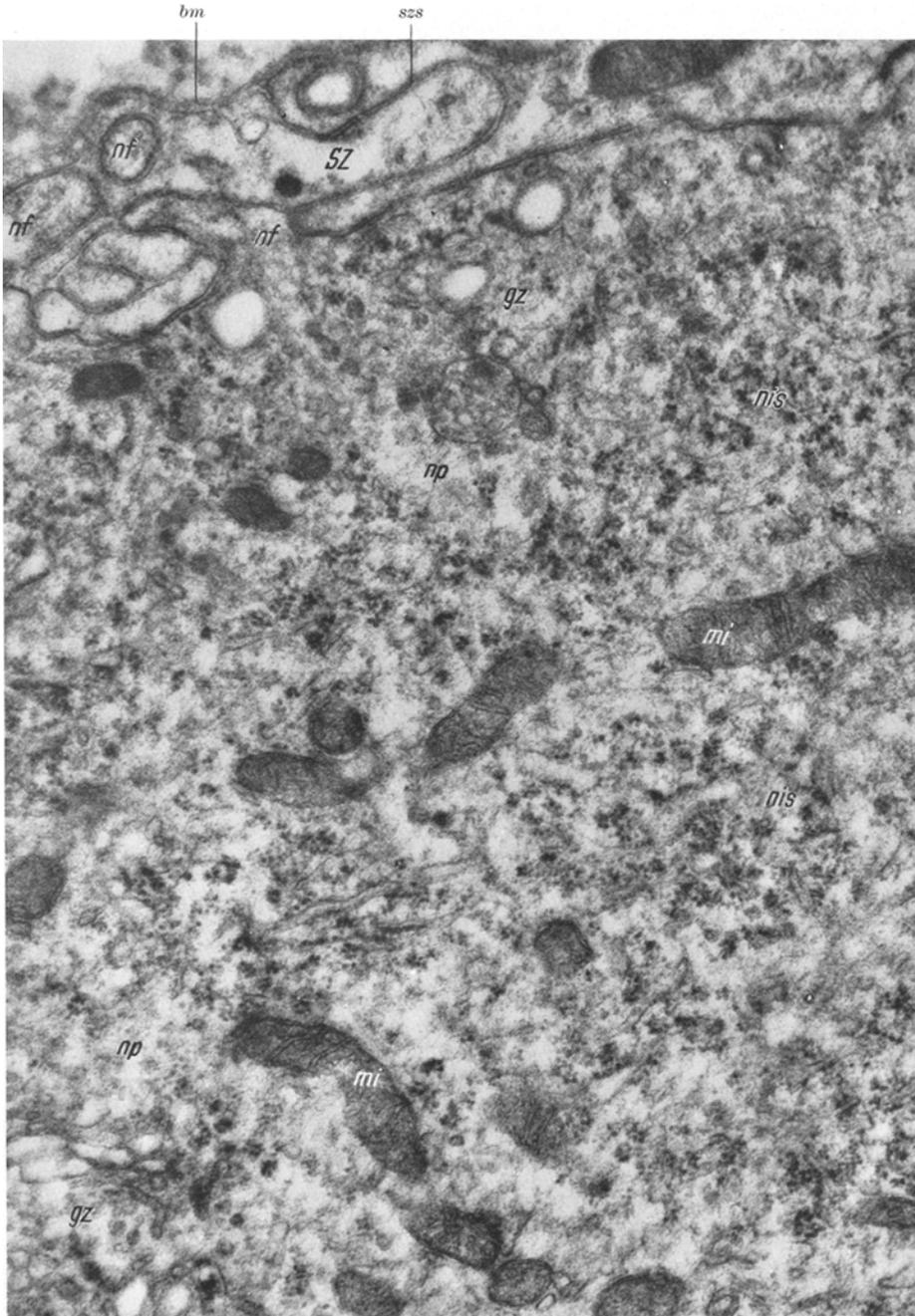


Abb. 14. Zytoplasma-Ausschnitt eines Perikaryons vom Typ B. Die Nissl-Substanz (*niss*) ist weniger scharf gegen das kontrastreiche Neuroplasma (*np*) abgegrenzt. Die Mitochondrien (*mi*) sind klein und dicht strukturiert. In der Satellitenhülle (*sz*) liegen Querschnitte von Nervenzellfortsätzen (*nf*). Satellitenzellgrenze (*szs*), Basalmembran (*bm*), Golgi-Zone (*gz*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 30 000 ×

wird erst durch räumliche Rekonstruktion möglich werden. In den Querschnitten betragen die Abmessungen der Schollen im Mittel 3—6 μ , stellenweise auch nur 2 μ und weniger (Abb. 10).

Die Nissl-Körper erfüllen, abgesehen vom Ursprungskegel die Perikarya in ziemlich gleichförmiger Verteilung. Größere Schollen liegen vorzugsweise in der Peripherie. Dies ist besonders bei den Ganglienzellen vom Typ B der Fall. In diesen Zellen sieht man auch unter normalen Verhältnissen sog. *Randschollenkranzbildungen* oder eine mehr diffuse Verteilung des Tigroids. So ist in den kleinen Spinalganglienzellen die Nissl-Schollenzeichnung weniger ausgeprägt. Allerdings wird ihr homogenes Erscheinungsbild im Phasenkontrastmikroskop nicht zuletzt auch durch das besonders dicht strukturierte Neuroplasma bestimmt.

Elektronenmikroskopisch stellt die Nissl-Substanz ein *endoplasmatisches Retikulum* dar (PALAY und PALADE 1953/55, DE ROBERTIS 1954a, DAWSON, HOSACK und WYBURN 1955, HESS 1955). In den Maschen des Netzwerkes liegen — zu kleinen Gruppen und Rosetten gehäuft oder auf den Membranen der *Ergastoplasmaspalten* kondensiert — die bekannten, 150—200 Å großen „*Ribosomen*“ (RNS-Granula, Palade-Granula) (Abb. 13). Nach der von mir angewandten Uranylazetatkontrastierung besitzen die Granula häufig eine kontrastreichere, meist nicht zirkulär geschlossene Außenzone. Dieselbe Feinstruktur wurde schon an Ribosomen in quergestreiften Muskelfasern festgestellt (PALADE 1955).

Die Ergastoplasmaspalten der Nissl-Schollen sind in meinen Präparaten nur zum Teil so ideal parallel orientiert, wie es PALAY und PALADE (1955) in einem Modell dargestellt haben. Möglicherweise werden solche Unterschiede durch die Art des Narkoseverfahrens hervorgerufen. Gelegentlich auftretende *zisternenartige Erweiterungen* der Spalten dürfen nicht mit einer generellen Aufblähung des Retikulums verwechselt werden, die an Ganglienzellen sehr leicht durch artifiziell ausgelöste patho- oder nekrobiotische Vorgänge entsteht (ANDRES 1961a).

Das *Neuroplasma* in den Ganglienzellen durchdringt und umgibt Nissl-Schollen und Golgiapparat. Abgesehen von der Verteilungsart des Tigroids bedingt es den Gesamtkontrast der Zellen. In den Perikarya vom Typ A ist es sehr hell und gibt den „*Plasmastraßen*“ zwischen den Nissl-Schollen, sowie dem Ursprungskegel und dem Axoplasma das fast optisch leere Aussehen. So erscheinen deshalb auch Zellen vom Typ A mit besonders breiten „*Plasmastraßen*“ auffallend blaß. Die Ausdehnung der hellen Plasmazonen zwischen den Tigroidkörpern steht offenbar zur Größe des dazugehörigen Neuriten in enger Beziehung. Dementsprechend haben die Ganglienzellen vom Typ B mit ihren dünnen, markarmen Zellausläufern eine kaum ausgeprägte „*Plasmastraßen*“-Zeichnung. Allerdings wird, wie bereits erwähnt, in diesen Zellen das mehr geschlossene Gesamtbild in erster Linie durch den wesentlich intensiveren Neuroplasmakontrast hervorgerufen (Abb. 14).

Eine nisslschollenfreie *Ektoplasmazone*, wie sie von älteren Autoren (FLEMING 1882, E. MÜLLER 1891) an sensiblen Ganglienzellen beschrieben wurde, konnte ich in meinem Material nicht beobachten. Sie kann allerdings durch einen seitlich gelegenen, abgeflachten Konusabschnitt vorgetäuscht werden.

Die vorherrschende Struktur im Nervenzellgrundplasma sind die netzartig oder parallel orientiert verlaufenden *Neurofilamente*, die FERNÁNDEZ-MORÁN

(1952/54) erstmalig im Achsenzylinder von Nervenfasern dargestellt hat. Diese Filamente, die das submikroskopische Substrat der versilberbaren *Neurofibrillen* sind, haben in Spinalganglienzellen nach Untersuchungen von PALAY und PALADE (1955) und nach eigenen Messungen einen Querdurchmesser von 70—100 Å (Abb. 10). Der Ursprung der Filamente scheint in verdichteten Neuroplasmazonen am Rand der Nissl-Schollen zu liegen. Im Innern der Tigroidkörper treten Neurofilamente nicht auf.

Weniger deutlich lassen sich Neurofilamente in den Zellen der B-Gruppe erkennen. Vielleicht werden sie hier zum Teil von dem kontrastreichen Neuroplasma überdeckt (Abb. 14).

Im *Ursprungskegel* findet man, außer den sich zu einem Bündel formierenden Neurofilamenten und zahlreichen Mitochondrien, kleine, 250—600 Å messende Vesikel, die wahrscheinlich dem Golgi-Apparat entstammen. Sie sind nicht besonders zahlreich und liegen in unregelmäßiger Anordnung. Die Formelemente des Konus beherrschen dann auch im *Axoplasma* des Nervenzellfortsatzes das Bild. Recht häufig finden sich im noch nicht myelinisierten Anfangsteil des Neuriten großer Perikarya dichte Gruppen von relativ großen (bis $1,5 \mu$) Mitochondrien (Abb. 12). Hin und wieder traf ich im *Crus commune* noch kleinere Reste von Nissl-Schollen an, die im Konus der Ganglienzellen der Gruppe A vereinzelt, aber regelmäßig auftreten.

Dieser zuletzt erwähnte Befund scheint die Anschauung, daß das *Crus commune* einen dünnen, ausgezogenen Teil des Ganglienzellkörpers darstelle (HIS 1887, RAMON Y CAJAL 1893, HEIDENHAIN 1911), zu bestätigen. So konnte ich in diesem Schenkel auch keine, durch eine besondere Anordnung oder eine Membran getrennten „afferenten“ und „efferenten“ Fibrillenbündel feststellen.

In den markhaltigen Nervenfasern großer Perikarya konnte ich ein auffallend starkes *Axolemm* beobachten (Abb. 15). Darüber hinaus stimmten meine Befunde über die Ultrastruktur der *marklosen* und *markhaltigen Nervenfasern* mit denen zahlreicher anderer Autoren (FERNÁNDEZ-MORÁN 1952, 1954, DE ROBERTIS 1954b, HESS und LANSING 1953, HONJIN 1955, GASSER 1955, ROBERTSON 1955, ELFVIN 1958) vollkommen überein, so daß von einer näheren Beschreibung abgesehen werden kann.

Über die topographische Anordnung und Größe der *Mitochondrien* in den Perikarya gibt, wie ich schon an einigen Beispielen zeigen konnte, das Phasenkontrastbild einen gewissen Aufschluß. In den Zellen vom Typ A liegen sie ziemlich gleichmäßig in den hellen „Plasmastraßen“ zwischen den Tigroidkörpern und Golgi-Komplexen verteilt. Dagegen ist das Chondriom des B-Typs gerne in Kernnähe konzentriert.

Die Form und Größe der Mitochondrien in den Ganglienzellen ist sehr variabel. Sie treten als runde, bis zu $0,5 \times 2 \mu$ große Partikel neben gestreckten, 4—5 μ langen, aber nur 0,15—0,25 μ dicken Fäden auf. Auch kleinere rundliche oder stäbchenartige Schnittbilder mit einem Durchmesser von 0,2—0,3 μ kommen häufig vor, die wohl nicht immer quergetroffene Fäden, sondern auch kleine runde Formen darstellen. In der Regel trifft man große Mitochondrien nur in den großen, hellen Perikarya an, während die B-Zellen meist kleine, dicht strukturierte Mitochondrien enthalten. In den letzteren ist die Lamellenzeichnung weniger gut ausgeprägt.

Die *Matrix* zwischen den *Cristae mitochondriales* zeigt nach Uranylazetat-kontrastierung eine äußerst feine Granulierung. Vereinzelt auftretende, bis zu 400 Å große, sehr elektronendichte Körnchen wurden nur in Mitochondrien der Perikarya vom Typ A gesehen. Solche kontrastreichen Granula haben bereits unter anderem SJÖSTRAND und RHODIN (1953) in Mitochondrien von Nierentubulusepithelien und SJÖSTRAND und HANZON (1954) in Mitochondrien von Pankreasazinuszellen beobachtet.

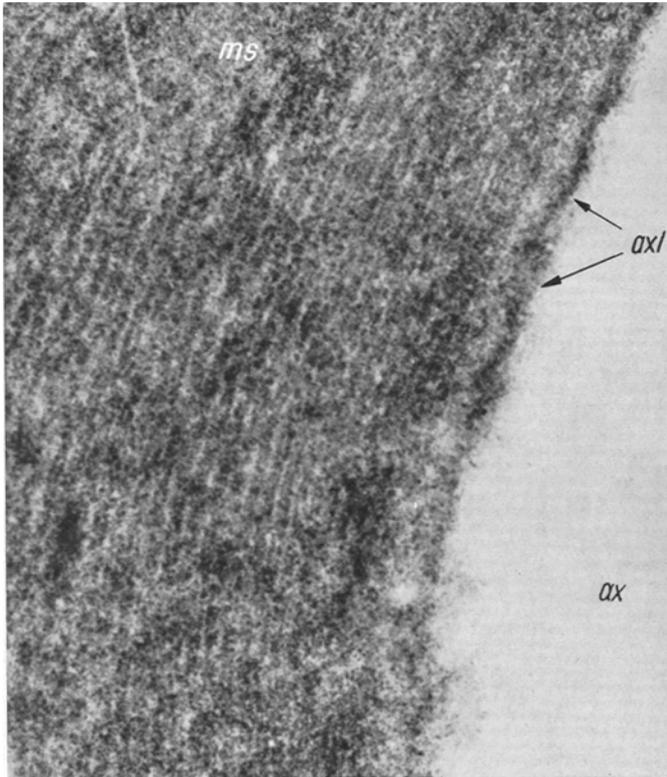


Abb. 15. Ausschnitt aus einer Markscheide (*ms*) perikaryonah mit besonders ausgeprägtem Axolemm (*axl*). Die kontrastarmen Neurofilamente des Axoplasma (*ax*) sind nicht dargestellt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 130 000 ×

Die von DALTON und FELIX (1956) als *Golgiapparat* identifizierten retikulären Zytoplasmastrukturen bilden in den Spinalganglienzellen meist ein Konglomerat aus 300—1000 Å großen Bläschen oder Querschnitten von verzweigten Kanälchen. Einige, meist zentral im Golgi-Komplex liegende Vesikel sind bis zu 400 m μ weit. *Lamelläre Membranschichtung*, die in anderen Zellen für dieses Organell typisch ist, konnte ich in den Perikarya verhältnismäßig selten sehen. Die Ausdehnung des Golgiapparates läßt sich in den A-Zellen von der Kernmembran bis dicht unter die Oberfläche verfolgen. Dagegen findet man seine Anteile in den B-Zellen in der Hauptsache um den Kern gruppiert. Die 0,5—1,5 μ großen Komplexe können durchaus Querschnitte eines dreidimensionalen Raumgitters sein, wie

RAMÓN Y CAJAL (1914) den „apparato reticolare interno“ in normalen Ganglienzellen dargestellt hat.

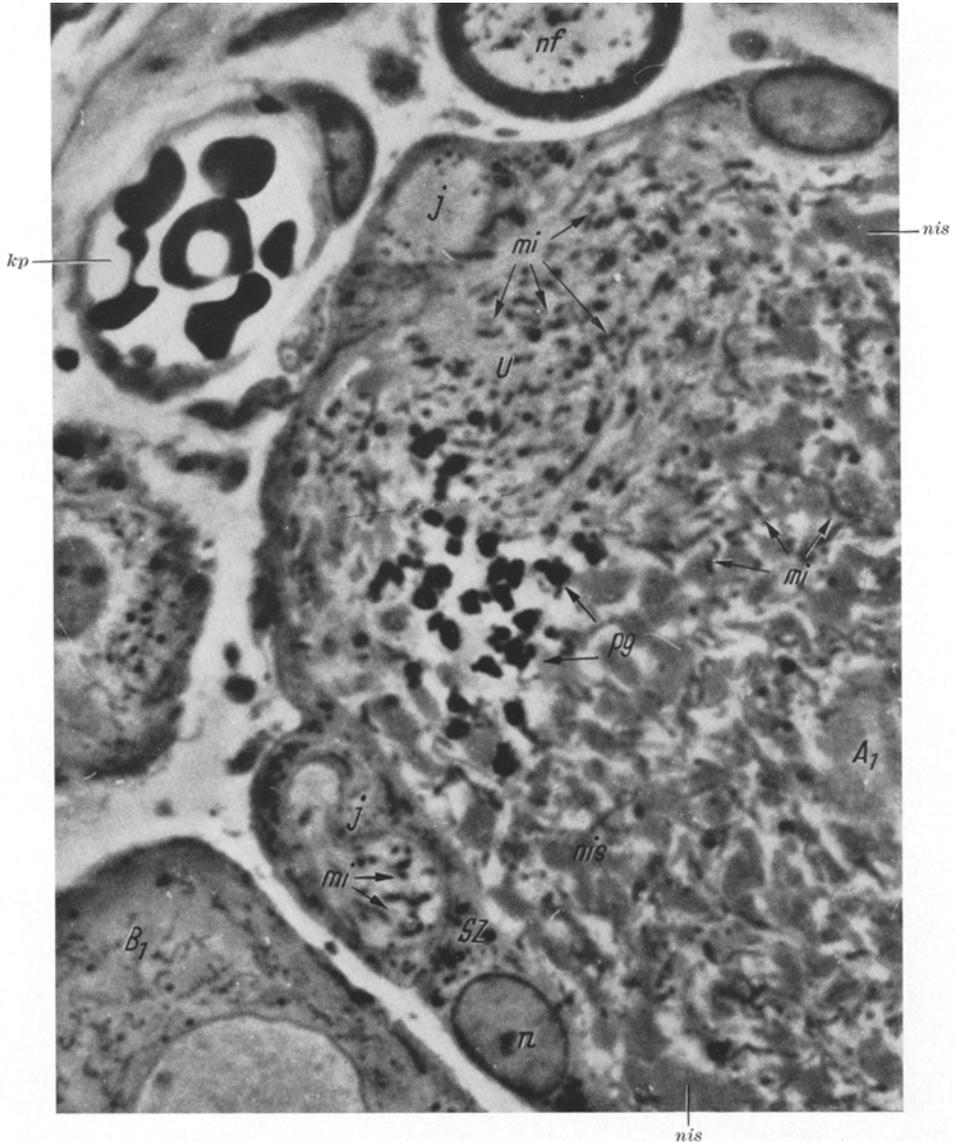


Abb. 16. Ursprungskegel (*u*) eines Perikaryons vom Typ A_1 . Noch nicht myelinisierte Abschnitte des Initialglomerulums (*j*), Mitochondrien (*mi*), große markhaltige Nervenfasern (*nf*), Satellitenzelle (*sz*) mit Kern (*n*). Kleines markloses Nervenfaserbündel (*nb*), Anschnitt eines Perikaryons vom Typ B_1 , weite Kapillaren mit Erythrozyten (*kp*), Ansammlung von Lipofuscingranula (*pg*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 \times

Gegenüber den bisher besprochenen geformten Zytoplasmabestandteilen fallen die 0,2—1,5 μ großen *osmiophilen Granula* durch ihren besonders hohen Kontrast auf. Ihre Verteilung innerhalb der Zelle ist deshalb auch im Phasenkontrastmikroskop deutlich zu erkennen. In den A-Zellen findet man häufig eine größere

Ansammlung neben dem Ursprungskegel (Abb. 16), während die Körnchen in den kleineren Zellen zumeist unregelmäßig verteilt liegen.

Elektronenmikroskopisch ist zu erkennen, daß die einzelne Partikel von einer etwa 100 Å dicken Membran umgeben ist; ihre Gestalt erscheint rund oder knollenartig deformiert. Gelegentlich sind mehrere Körnchen miteinander ver-

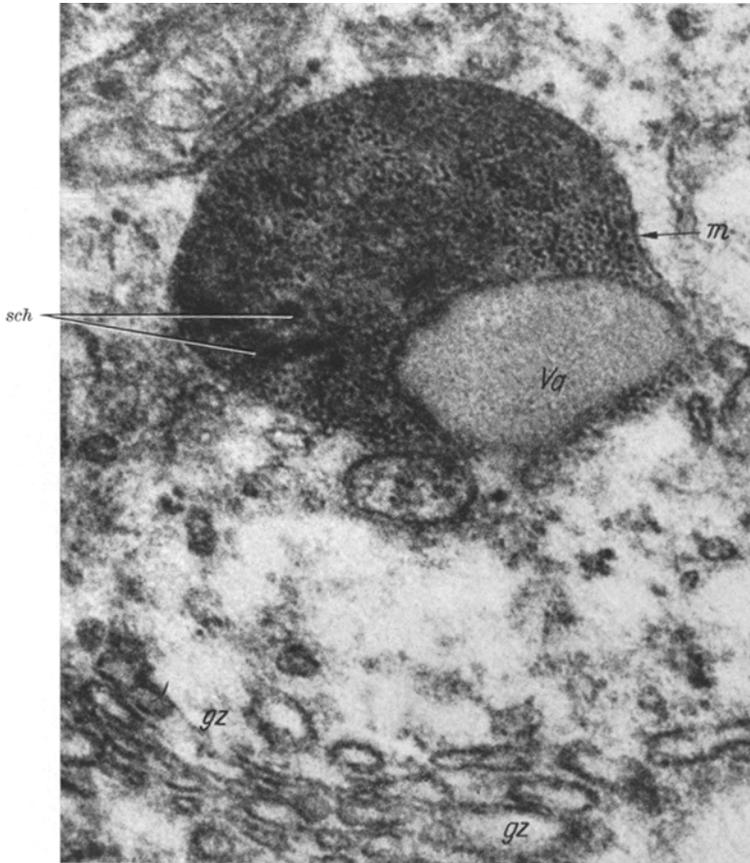


Abb. 17a. Lipofuscin-Körnchen, granulärer Typ aus einem Perikaryon vom Typ A. Umgebende Membran (*m*), Schollen (*sch*), opake Vakuole (*va*), im Bild unten Anschnitt einer Golgi-Zone (*gz*)

backen. Die Innenstruktur ist fein granulär, größere Elemente enthalten daneben regelmäßig noch dichte Schollen und exzentrisch unter der Membran gelegene opake Vakuolen (Abb. 17a), deren Durchmesser nicht selten mehr als $0,4 \mu$ betragen. Damit stimmen die osmiophilen Körnchen in der Feinstruktur mit den von LINDNER (1957) beschriebenen *Lipofuscigranula* des Herzmuskels überein.

Neben diesen Granula konnte ich noch andere Partikel beobachten, die ebenfalls zum Teil exzentrische Vakuolen zeigen, sich aber vor allem durch eine lamellenartige Innenstruktur auszeichnen (Abb. 17b). Die Breite der Schichtenperiode wechselt zwischen 125 und 200 Å. Diese Körnchen, die ausschließlich in den Perikarya vom Typ B auftreten, sind wahrscheinlich ebenfalls den Lipofuscigranula zuzuordnen. BJÖRKERUD und ZELANDER (1960) fanden einen

myelinähnlichen Feinbau im „gelben Pigment“ des menschlichen Rückenmarks. Diese beiden morphologisch identischen Befunde über Pigmentstrukturen darf man jedoch nur mit großer Zurückhaltung vergleichen, da sich bei der von den schwedischen Autoren angewandten Körnchenisolierung möglicherweise artifizielle Myelinschichten gebildet haben.

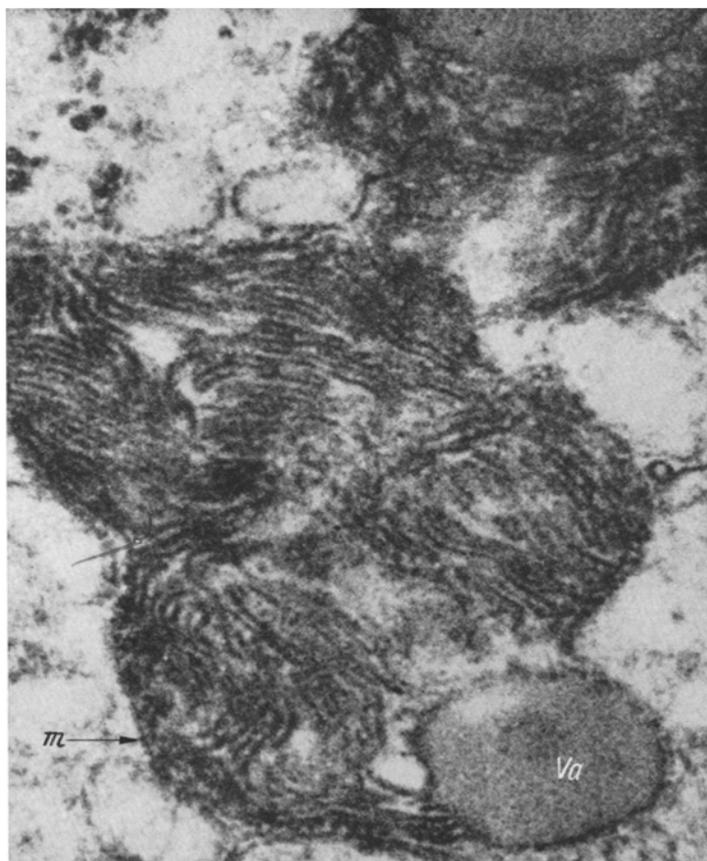


Abb. 17 b. Lipofuscin-Körnchen, lammellärer Typ aus einem Perikaryon vom Typ B. Bezeichnungen wie in Abb. 17 a. Elektronenmikroskopische Aufnahmen, Vergr. 87000 ×

e) **Zellkern.** Die *Kernform* der A-Zellen ist ovoid oder gestreckt oval, seltener richtig rund. Die *Oberfläche* zeigt im Schnitt eine unregelmäßig *gewellte Kontur*. Im Phasenkontrastbild ist die Kernmembran deshalb nicht gleichmäßig deutlich, da sie selbst im Äquatorialschnitt zum Teil schräg und tangential getroffen werden kann. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um ein *in vivo* vorhandenes Funktionsbild, da die mehr runden Kerne der kleinen Ganglienzellen bei gleicher Präparation und Fixierung zumeist *glatte Oberflächen* zeigen, die nur gelegentlich mit zirkumskripten Eindellungen versehen sind. Ihre Membran erscheint im Phasenkontrastmikroskop als scharfe Linie.

Die *Kerngröße* entspricht in meinen Präparaten etwa den Angaben älterer Autoren (BÜHLER 1898, KÖRNER 1937 a). Die großen Durchmesser der Ganglien-

zellkerne liegen zwischen 12 und 22 μ . Ausnahmsweise wurden bei entsprechender Ganglienzellgröße etwa 8 μ kleine, bzw. bis zu 25 μ große Kerne gemessen.

Die topographische Lage des Kernes in der Zelle ist selten genau zentral, doch hält er in der Regel von der Zellmembran und vom Ursprungskegel eine Distanz

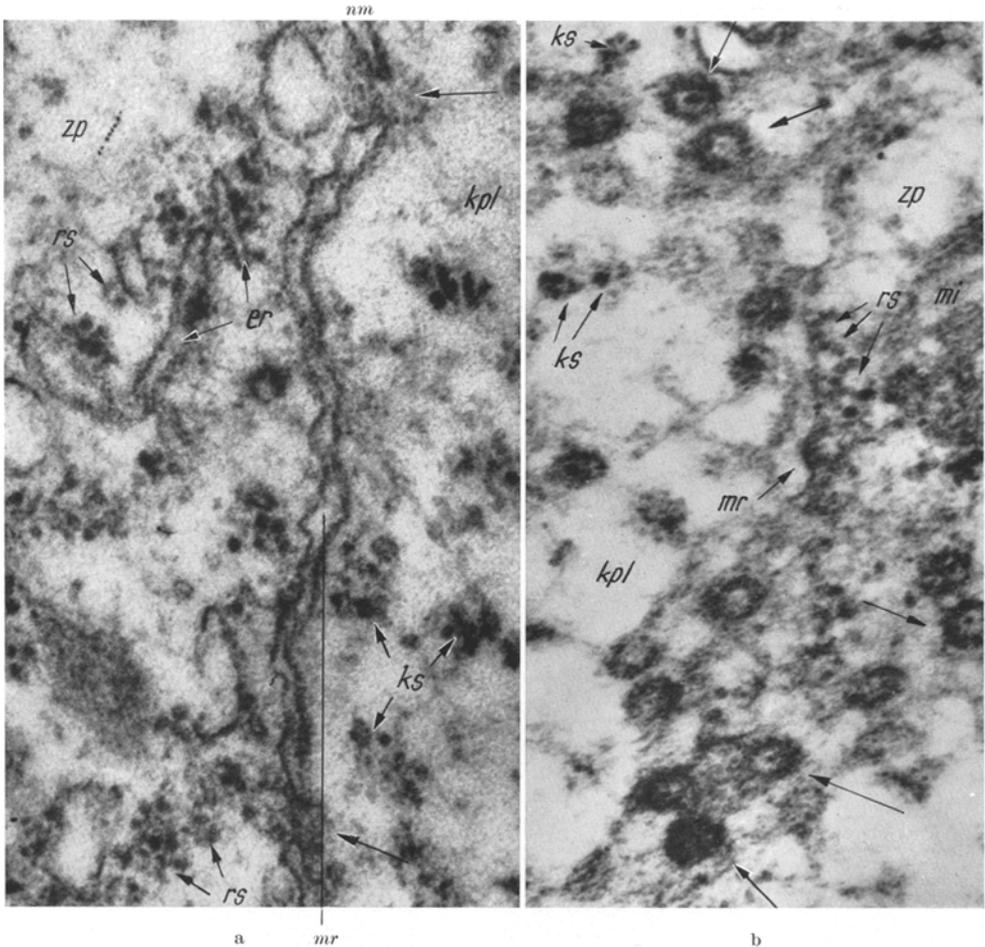


Abb. 18. a Querschnitt der Kernmembran (*nm*) in einem Perikaryon vom Typ A aus einem Ratten-Spinalganglion. Infolge des welligen Verlaufes der beiden Membranlamellen ist die Weite des Membranspaltraumes (*mr*) unterschiedlich groß. Zytoplasma (*zp*), Ribosomen (*rs*), endoplasmatisches Retikulum (*er*), Kernplasma (*kpl*), Karyosomen (Chromatingranula) (*ks*). Die großen Pfeile markieren Kernmembranporen (*np*), in deren Bereich besonders fein granuliertes Material liegt. b Tangentialschnitt einer gewellten Kernmembran desselben Zelltyps. Die aus dem feingranulären Material gebildeten Porenringe umschließen häufig ein in der Lichtung liegendes Körnchen.

Bezeichnungen wie in Abb. 18a. Elektronenmikroskopische Aufnahmen, Vergr. 70000 \times

von mindestens 5—7 μ ein. Zweikernige Zellen, wie ich sie im Ganglion cervicale craniale vom Kaninchen elektronenmikroskopisch bestätigen konnte, kommen in Rattenspinalganglien normalerweise nicht vor.

Die Kernmembran bildet elektronenoptisch die von HARTMANN (1952) und BRETSCHNEIDER (1952) entdeckte Doppellinie. Sie wurde in der grundlegenden Arbeit von WATSON (1955) als ein von Membranen ausgekleideter „Plasma“-

Spaltraum analysiert. WATSON wies an mehreren Beispielen nach, daß dieser Spaltraum mit dem endoplasmatischen Retikulum kommunizieren kann. Diese Verhältnisse konnte ich auch für den Spinalganglienzellkern bestätigen. Bei den großen Perikarya (Typ A) zeigen die beiden Membranen des in sich schon gewellten Kernhäutchens im Querschnitt oft einen unregelmäßigen Verlauf, so daß der Spaltraum zwischen ihnen wechselnd 100—250 Å breit ist. Gelegentlich kommen zirkumskripte Erweiterungen bis zu 500 Å vor (Abb. 18a). Dagegen liegen die Membranen in Typ B, der glatten Oberfläche entsprechend, parallel zueinander und haben einen Abstand von etwa 120 Å. Die dem Karyoplasma zugewandte, innere Membran ist mit 100—120 Å meist 30—50 Å dicker als die äußere. Verbindungen des Kernmembran-Spaltraums zum endoplasmatischen Retikulum sind in Zellen vom Typ B äußerst selten.

Ein regelmäßig in den Häutchen des Interphasenkerns vorkommendes Bauelement sind die zuerst von BRETSCHNEIDER (1952) beschriebenen *Kernporen*. Sie wurden von anderen Autoren mit verfeinerten Methoden genauer untersucht (BAHR und BEERMANN 1954, WATSON 1955, DAWSON u. Mitarb. 1955, AFZELIUS 1955, 1957 und WATSON 1959).

An Nervenzellkernen konnte DE ROBERTIS diese von einer ringartigen, dichter strukturierten Zone umgebenen Gebilde bereits 1954 darstellen. Die Öffnungsweite der Poren schwankt je nach Zellart zwischen 300 und 700 Å (WATSON 1955).

Für Spinalganglienzellen soll sie nach DAWSON u. Mitarb. 850 Å ausmachen. In meinen Präparaten ist die Lichtung allerdings nur 400—500 Å weit (Abb. 18a und b). Der äußere Durchmesser des umgebenden *Ringmantels* beträgt 1000 bis 1100 Å. Diese Maße entsprechen auch denen der morphologisch identischen Ringe in den „*annulated lamellae*“ aus dem endoplasmatischen Retikulum der Endoneuralzellen (vgl. Abb. 3).

Der Abstand der Poren untereinander ist auf der Oberfläche der Ganglienzellkerne nicht so dicht und regelmäßig, wie er z. B. von AFZELIUS (1957) für das Seeigellei beschrieben wurde. Die Porenringe können sich stellenweise fast berühren, andererseits auch mehr als 1000 Å voneinander getrennt sein. Pro Flächeneinheit scheinen die Kernmembranen der Perikarya von Typ B weniger Poren zu enthalten, als die der großen, hellen Zellen.

Die Struktur des *Kernplasmas* ist im phasenkontrastoptischen Bild fast homogen grau oder angedeutet feinflockig. Eine stärkere Granulierung wäre hier ein sicheres Zeichen für Artefaktbildungen oder nekrobiotische Veränderungen (ANDRES 1961 a). Regelmäßig trifft man jedoch auf einige rundliche, polygonale oder irregulär gestaltete, 0,3—5 µ große *Schollen* (Abb. 10 und 11).

Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Kernplasmas ergeben recht einförmige Strukturen. PORTER (1954), WATSON (1955) und DE ROBERTIS (1956) stellten als dominierendes Bauelement mehr oder weniger gleichmäßig verteilte, etwa 100—350 Å große *Granula* fest, die morphologisch den „Palade-Körnchen“ des Zytoplasmas gleichen. DE ROBERTIS (1956) zeigt darüber hinaus in Schnittbildern von Mitosestadien neben den Granula ineinander verschlungene *Filamente* mit einem Durchmesser von 18—84 Å, die er den Chromosomen zuordnet. Für den Interphasenkern weisen HORSTMANN und KNOOP (1957) 20—30 Å dicke Filamente im Karyoplasma nach. Die einzelnen Fibrillen sind teilweise zu Fäden mit einem Querdurchmesser von 50—70 Å aufgerollt.

Auch in den von mir untersuchten Spinalganglienzellen bestimmen neben einer diffusen, hellen *Grundsubstanz* Körnchen und Fäden von den genannten Ausmaßen die Struktur des Kernplasmas. Die relativ *kontrastarmen Fibrillen* konnte ich in den Dünnschnitten allerdings selten weiter als 1000 Å weit verfolgen und ihre Auflösung in feinere Filamente gelang nicht; jedoch ist teilweise eine Spiralisierung angedeutet zu erkennen. Sie bilden zum Teil ein lockeres Netzwerk, in dessen Maschen die kontrastarmen RNS-granula-ähnlichen Partikel einzeln, in Gruppen oder in kettenartiger Anordnung verteilt sind (Abb. 19). Ihre Anzahl

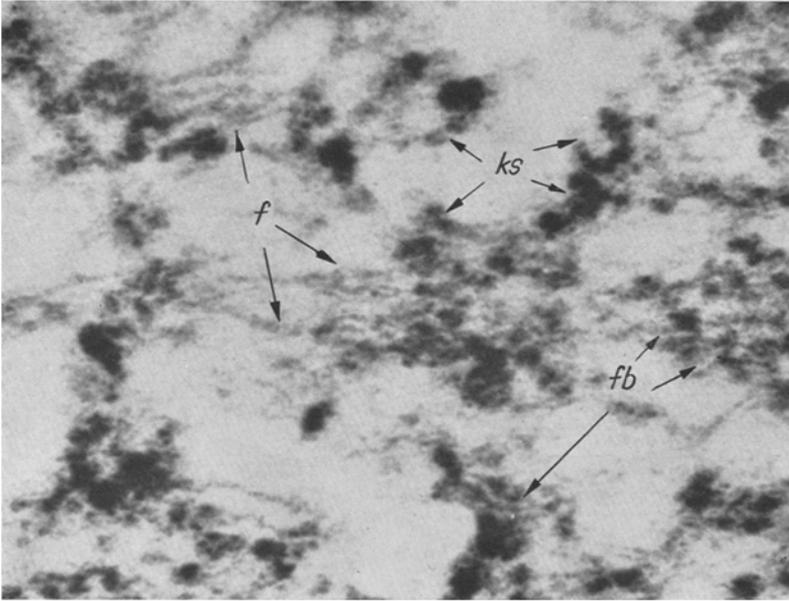


Abb. 19. Karyoplasmastruktur einer Ganglienzelle aus einem Ratten-Spinalganglion. In den Maschen kontrastarmer Filamente (*f*) liegen in unregelmäßiger Verteilung Karyosomen (*ks*). Zwischen den kontrastreichen Partikeln erscheinen die Filamente als helle Bänder (*fb*). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 86000 ×

scheint in den Ganglienzellen vom Typ B etwas kleiner zu sein als in denen vom Typ A. Da sie im wesentlichen die Dichte des Karyoplasmas bestimmen, erscheinen die Kerne der kleinen sensiblen Zellen, die ohnehin gegen das dichte Zytoplasma abstechen, im Phasenkontrastmikroskop recht hell. Im folgenden sollen die zuletzt genannten Granula im Gegensatz zu den *Ribosomen* des Zytoplasmas *Karyosomen* genannt werden.

Bei hoher Vergrößerung haben diese rundlich bis polygonalen oder kommaförmig gestreckten Gebilde — ähnlich den Ribosomen — eine dunkle Randzone, in der kleinere Granula eng gelagert sein können (Abb. 20b). Häufig ist die kontrastreiche, äußere Zone an einer Seite wie ein Hufeisen geöffnet oder nur als zwei parallel zueinander gestellte kurze Linien vorhanden. Eine ähnliche Strukturierung beschrieb R15 (1956) an Fragmenten von Chromosomenfäden.

Die *Kernplasma-Schollen* lösen sich im Elektronenmikroskop in unscharf begrenzte Verdichtungen auf, die Matrix, Fibrillen und Karyosomen in ziemlich gleichförmiger Verteilung enthalten.

Das fast immer runde *Kernkörperchen* ist bei phasenkontrastoptischer Vergrößerung in den kleineren Perikarya sehr dunkel und läßt nur angedeutet eine schollige Zeichnung erkennen. Kerne vom Typ B besitzen wahrscheinlich regelmäßig zwei Nukleolen, die oft so exzentrisch liegen, daß sie die Kernmembran zu berühren scheinen. Die Kerne der A-Zellen enthalten aber in der Regel nur einen Nukleolus und nicht zwei, wie HATAI (1901) bei Ratten festgestellt haben will. In den großen, hellen Perikarya lassen die Nukleolen schon in der Phasenkontrastübersicht auffallende Einzelheiten erkennen (Abb. 10). Im Innern kann man hellere und dunklere Zonen, vielfach auch feinste *bläschenartige Aufhellungen* von $0,2-0,5 \mu$ unterscheiden, die bereits lichtoptisch wiederholt beschrieben wurden (SCHRÖN 1865, FLEMMING 1882, KÖRNER 1937a, HÖPKER 1953). Von der Nukleolusoberfläche erheben sich häufig *protuberanzenförmige Vorwölbungen*, durch die eine Erkennung des *Geschlechtschromatins* (MOORE und BARR 1953) bei der Ratte sehr schwierig wird. Gelegentlich sieht man paranukleolär ein kleines, dunkles, etwa 1μ großes Körnchen, das mit großer Wahrscheinlichkeit dem „Nukleolarsatelliten“ entspricht (Abb. 10).

Wie neuere elektronenoptische Untersuchungen (HESS 1955, PALAY und PALADE 1955, HORSTMANN und KNOOP 1957) ergaben, kommt die von MJASSO-JEDOFF (1927) postulierte *Kernkörperchenmembran* in Ganglienzellen nicht vor. Dagegen konnte ein von ESTABLE und SOTELO (1951) lichtmikroskopisch beschriebenes Formelement, das sog. *Nukleolonema* elektronenmikroskopisch bestätigt werden (BERNHARD u. Mitarb. 1955, DE ROBERTIS 1956, HORSTMANN und KNOOP 1957 und YASUZUMI 1958). Es bildet im Interphasenkern vieler Zellen durch eine dichte, spiralförmige oder irreguläre Aufknäuelung das Grundgerüst des Nukleolus. Die Feinstruktur der etwa $200-300 m\mu$ dicken Nukleolonemata wird als sehr dicht und schwierig auflösbar (PORTER 1960), granulär (BERNHARD u. Mitarb. 1955, HORSTMANN und KNOOP 1957) oder auch als spiralförmig-fibrillär (YASUZUMI 1958) beschrieben.

Im Kernkörperchen der Spinalganglienzellen konnte ich wohlausgebildete Nukleolonemata nicht feststellen. Doch finden sich in jedem Nukleolus größere und kleinere Schollen entsprechend dicht strukturierten Materials, das ich im folgenden als *Komponente A* des Nukleolus bezeichnen möchte (Abb. 21). Diese Komponente läßt sich in technisch guten Bildern als ein feines Gewirr ineinander verflochtener und verschlungener Fäden auflösen, die — durch Brücken miteinander verbunden — ein Raumnetz bilden (Abb. 20a). Die einzelnen Fäden haben einen Querdurchmesser von etwa $40-90 \text{ \AA}$. Auch schraubige Elemente in diesen Dimensionen, über die YASUZUMI u. Mitarb. (1958) berichten, konnte ich in der Komponente A beobachten.

Andere große Bezirke des Kernkörperchens bestehen aus etwas lockerer gepackten Karyosomen, die hier auffälliger als im Kernplasma, durch gerichtete Lagerung gewundene Bänder und Ketten bilden (*Komponente B* des Nukleolus) (Abb. 20b). Sie scheinen dadurch zu entstehen, daß Fäden von 90 \AA um eine hellere „Innenzone“ Schlingen bilden, die sich dann mehr oder weniger rhythmisch abschnüren. Die oben beschriebene kontrastreiche Randzone der Karyosomen entspricht dann möglicherweise den Fadenbruchstücken.

Andere, gelegentlich recht große Areale des Nukleolus sind relativ hell. Sie enthalten neben der Grundmatrix sowohl Fibrillen, Fäden, als auch einige

Karyosomen (*Komponente C* des Nukleolus). Auch kontrastreichere Mischzonen der Komponente A und B kommen vor. Die protuberanzenartigen Vorwölbungen der Oberfläche zeigen keine neuen Strukturen. Stellenweise finden sich an der Kernkörperchenoberfläche Zungen aus kleinen, etwa 400—1000 Å großen Schollen der Komponente A in aufgelockerter Anordnung, die zum Karyoplasma hin abzubrockeln scheinen (Abb. 21 unten). Einige dieser Schollen liegen zuweilen weiter peripher verteilt im Karyoplasma. Das von mir als *Nukleolarsatellit*

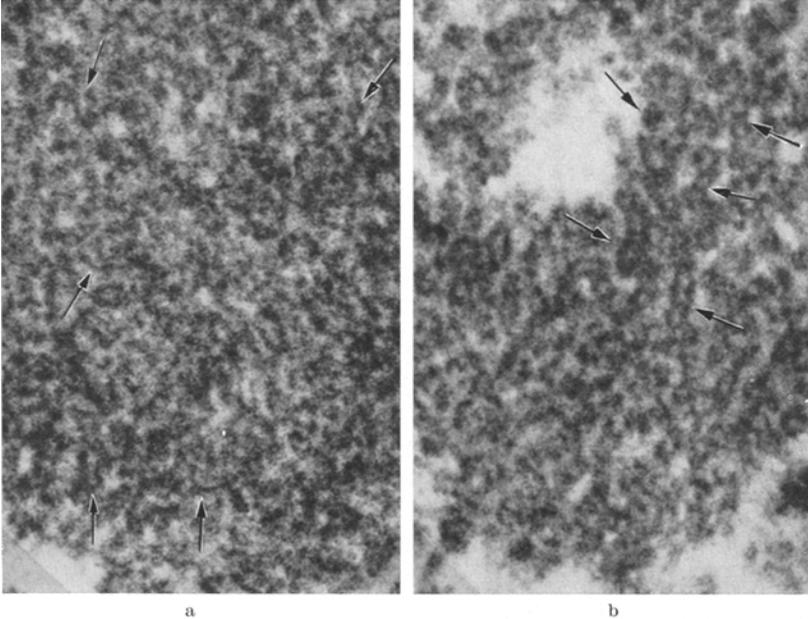


Abb. 20 a u. b. Ausschnitte aus einem Nukleolus einer Spinalganglienzelle. a Komponente A des Nukleolus, die Pfeile markieren die ineinander verschlungenen Filamente. b Oben Komponente B des Nukleolus, die Pfeile weisen auf Karyosomen hin, die durch Zusammenlagerung von Filamenten und Einbau von kontrastreichem Material zu entstehen scheinen. Die untere Bildhälfte zeigt eine Übergangszone von A nach B. Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 105 000 ×

angesprochene Körnchen hat eine der Komponente A entsprechende Feinstruktur. Das ganze Kernkörperchen ist schließlich noch von hellen, 300—1000 Å großen Lichtungen durchsetzt, die ihm ein schwammartiges Aussehen verleihen. Sie bilden wahrscheinlich ein zusammenhängendes *Kanälchennetz*, das sich an einigen Stellen zisternenartig erweitert. In den großen Nukleolen können diese, nach ihrem Strukturbild Karyoplasmaanteile enthaltenden *Zisternen* bis mehr als 1 μ groß werden und sind dann als kleine, helle Bläschen lichtoptisch zu erkennen und als Nukleolarvakuolen schon wiederholt beschrieben (s. oben). Morphologisch bietet der Inhalt der NukleolarKanälchen und Zisternen das Bild des locker strukturierten Karyoplasmas.

d) Perikaryatypen. Eine Zweiteilung der sensiblen Ganglienzellen in *große* „helle“ und *kleine* „dunkle“ Zellen wird schon seit langem regelmäßig durchgeführt. Eine ganze Anzahl von Autoren beschränkt sich in der morphologischen Typisierung ausdrücklich auf diese beiden Formen (STÖHR jr. 1928, EINARSON 1935). Trotzdem hat es wiederholt Stimmen gegeben, die die dunklen Zellen für

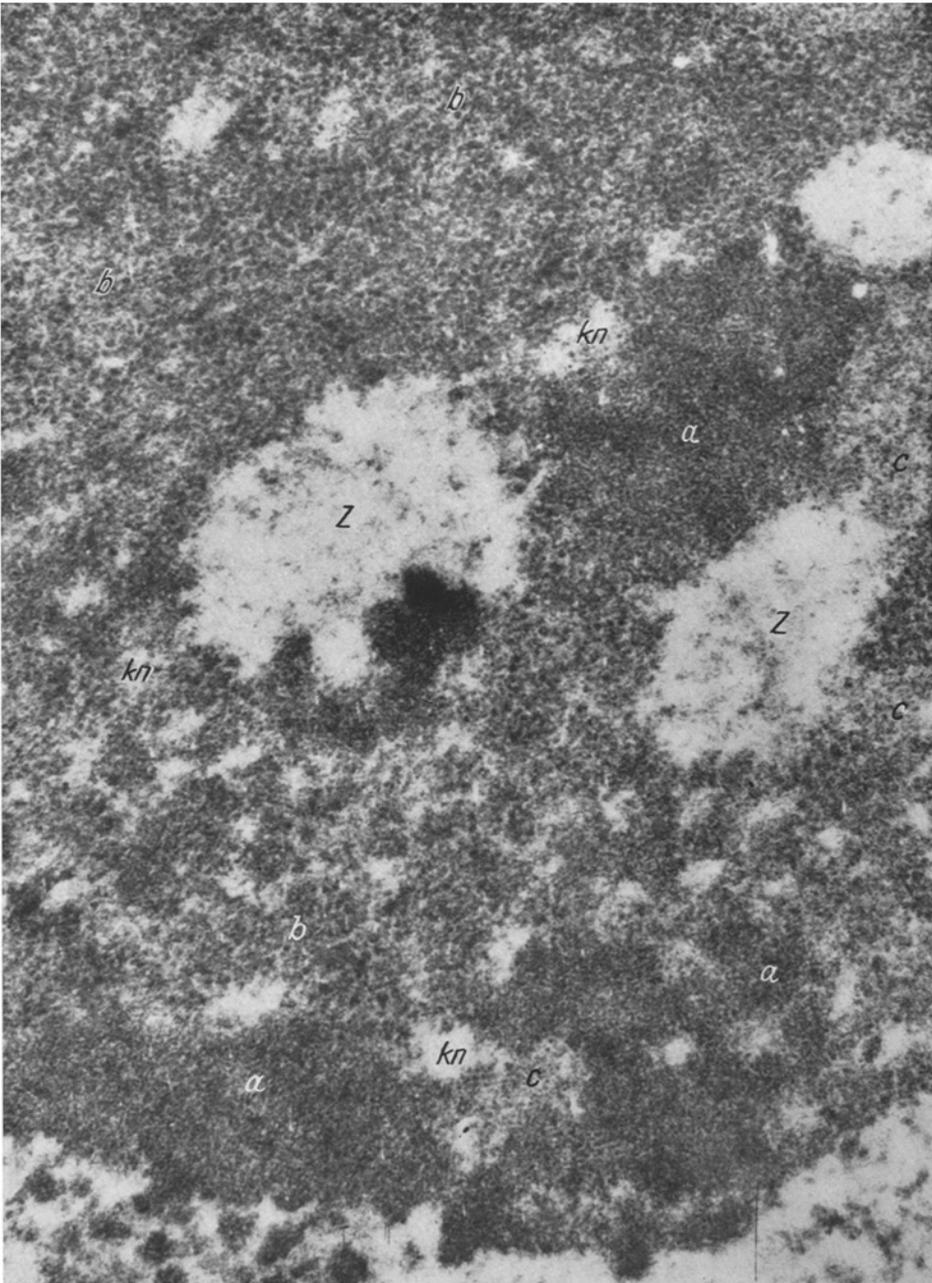


Abb. 21. Ausschnitt aus dem Nukleolus einer Spinalganglienzelle vom Typ A₁. Komponente A (a), Komponente B (b), Komponente C (c), Kanälchennetz (kn), Zisterne (z), Schollen am Kernkörperchenrand (unten). Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. 50 000 ×

Schrumpfungsartefakte hielten. Tatsächlich treten solche Artefakte häufig in Ganglien auf, sie können teilweise solitär zwischen gut fixierten Zellen liegen. FISCHER und RANSON (1934) gehen aber sicher zu weit, wenn sie die Existenz

der dichten Zellen *in vivo* vollkommen ablehnen. Bei der von mir angewandten Methode tritt offensichtlich dieses Schrumpfungsphänomen gar nicht auf, so daß der Dualismus helle — dunkle Zellen unter anderem immer eindeutig am

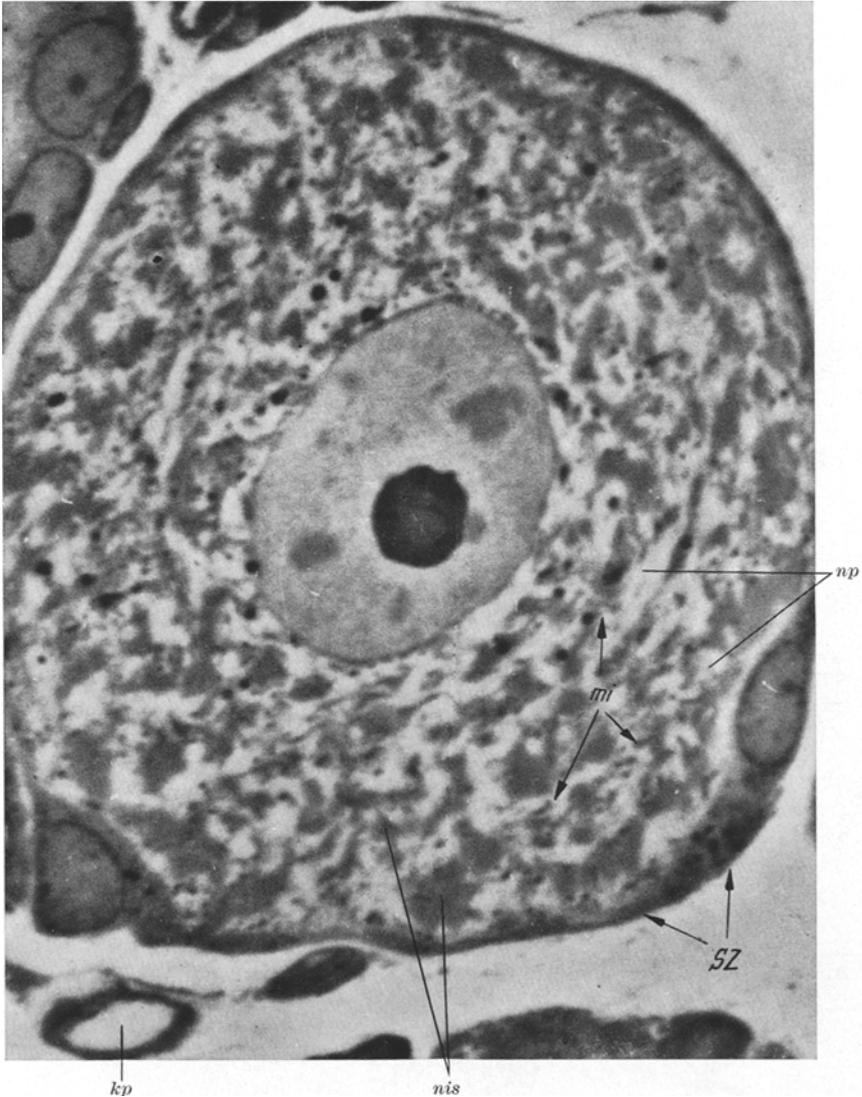


Abb. 22. Perikaryon vom Typ A, aus einem Ratten-Spinalganglion. Zwischen den Nissl-Schollen (*nis*) liegen sehr weite Neuroplasmastraßen (*np*). Im Gegensatz zum Neuroplasma wirkt der Satelliten-saum (*sz*) recht kontrastreich. Mitochondrien (*mi*), Kapillare (*kp*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 ×

Kontrast des Zytoplasmas, der Verteilung der Nissl-Substanz und der Kernform zu differenzieren ist. Für diese beiden *Grundtypen* sensibler Ganglienzellen habe ich deshalb die A-B-Einteilung von HOSSACK und WYBURN (1954) übernommen.

Die morphologischen Unterschiede, die sich — wie oben ausgeführt — unter anderem in dem Aufbau der Pigmentkörnchen zeigen, lassen sich auch mit histochemischen Methoden bestätigen. So konnten SCHARF und OSTER (1957) im

Grundplasma der „dunklen“ Zellen einen erhöhten Phosphatidgehalt (Sphingomyelin) nachweisen, der mit dem stärkeren Kontrast des Neuroplasmas nach Osmiumtetroxydfixierung in Zusammenhang stehen könnte.

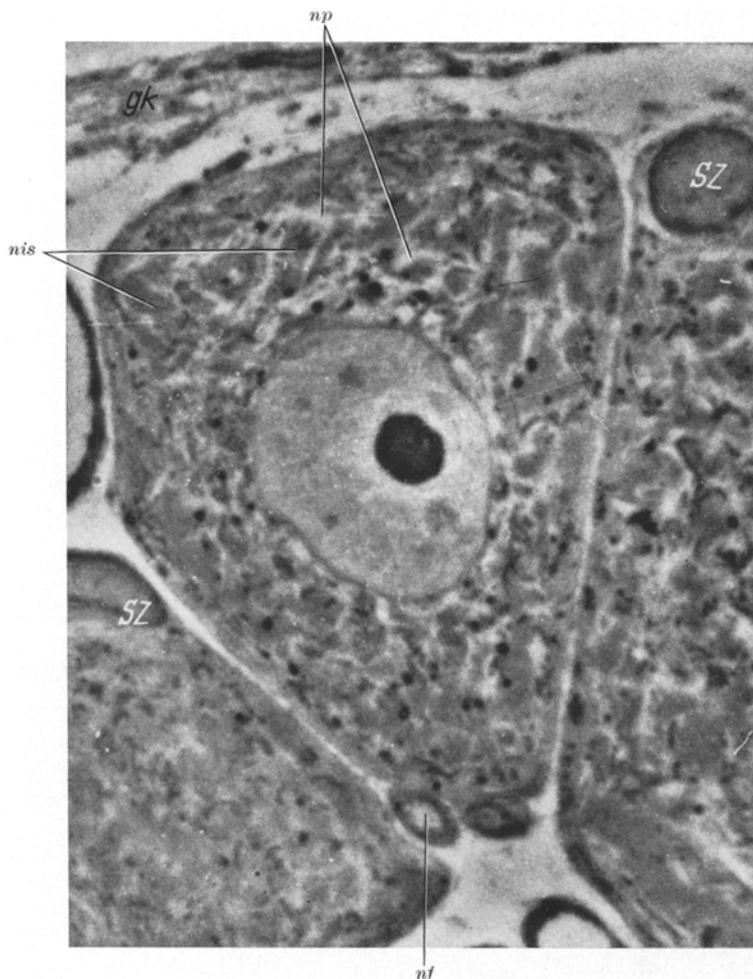


Abb. 23. Perikaryon vom Typ A_2 aus einem Ratten-Spinalganglion. Die Zelle ist nicht größer als große Exemplare vom Typ B_1 , sie zeigt aber die für die A-Gruppe typischen hellen Neuroplasmastraßen (*np*) zwischen den Nissl-Schollen (*nis*). Markarme Nervenfasern (*nf*), Satellitenzellen mit Kern von benachbarten Perikarya (*sz*), Ganglienkapselanschnitt (*gk*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 \times

Der Einteilung der Ganglienzellen in zwei Typen stehen Typisierungen gegenüber, die andere Kriterien berücksichtigen und dabei oft zu einer recht reichhaltigen Formenskala kommen. DOGIEL (1908) stellte bei Berücksichtigung des *Faserverlaufs* insgesamt elf Typen fest. Eine so weitgehende Differenzierung wird heute jedoch allgemein abgelehnt (SCHARF 1958). Andere Neurohistologen (CLARK 1926, HIRT 1928, KÖRNER 1937a) zogen zur Zelldifferenzierung neben Zellgröße vor allen Dingen das Bild der *Nissl-Substanz-Verteilung* heran. Danach konnten 6—8 Ganglienzelltypen in sensiblen Ganglien unterschieden werden. In lumbalen Spinalganglien vom Hund findet CLARK (1926) fünf Typen seines Einteilungsschemas.

Die in dieser Arbeit angewandte Methodik erlaubte es mir, neben Größe, Form und Kontrast die Anordnung der Nissl-Substanz zu berücksichtigen und die beiden Grundtypen A und B noch wieder in je drei Zellformen zu differenzieren. Dabei kam ich zu einer Typeneinteilung, die mit dem Clarkschen Schema weitgehend übereinstimmt.

Mit Typ A_1 bezeichne ich 40—75 μ große Perikarya, die eine gleichmäßige Verteilung der Nissl-Schollen in ihrem hellen Zytoplasma zeigen (Abb. 10 und 13, Typ A, CLARK).

Typ A_2 ist eine Sonderform von A_1 , die zwischen den Tigroidkörpern besonders weite, helle Neuroplasmazonen trägt (Abb. 22). Im Verhältnis zur Zellgröße scheint sie einen recht dicken markhaltigen Neuriten abzugeben. Der Durchmesser von Typ A_2 liegt meist bei 45 μ (Typ B, CLARK).

Perikarya-Formen, die nicht wesentlich größer als Zellen der B-Gruppe sind, aber ein relativ helles Zytoplasma und die für die der A-Gruppe gemeinsamen Kriterien, wie Kernbild, Initialglomerulum und einen markhaltigen, wenn auch kleineren Neuriten zeigen, bezeichne ich als Typ A_3 (Abb. 23). Die Nissl-Schollen liegen in A_3 meist dichter gedrängt als in A_1 (Typ E_2 , CLARK).

Wie schon aus dem Größenvergleich (s. Tabelle) hervorgeht, ist eine Einstufung der Ganglienzellen nicht immer sicher durchzuführen. Sowohl zwischen A_1

Tabelle

Ratte	— L 5 und L 6 (ANDRES)		Hund	— L 6 und L 7 (CLARK 1926)			Neuronentypen im sensiblen Ganglion (SCHARF 1958)	
Typ	Perikarya Durch- messer in μ	%	Typ	Perikarya Durch- messer in μ	%	Funktion	Typ	Funktion
A_1	40—75	37	A	70	36,9	epikritisch	A_1 und A_3	epikritisch proprio- ceptiv
A_2	45	2	B	55	3,9			
A_3	30—40	7	E_2	42		viscero- sensibel	B	Bum-Dogielsches Neuron
B_1	25—40	47	E_1	35	44,2		A_2	protopathisch viscero- sensibel
B_2	18—30	6	D	25	10,1		D	Dogielsche Relaiszelle
B_3	unter 18	1	C	20	4,6	Spinalpara- sympathicus	C	Spinalparasymphathicus

und A_2 wie zwischen A_3 und B_1 als auch innerhalb der B-Gruppe gibt es fließende Übergänge.

Die Perikarya der B-Gruppe haben nur sehr dünne, markarme oder marklose Zellfortsätze. Ein Initialglomerulum ist im Schnittbild nicht mit Sicherheit zu erkennen. Die Satellitenzellen sind sehr flach und weisen im kontrastarmen Zytoplasma zahlreiche Querschnitte von Zellfortsätzen auf, die sowohl Dendriten anderer Zellen oder auch paraphytäre Ausläufer des zugehörigen Perikaryons darstellen können. Die Konturen der meist kleineren Nissl-Schollen sind bei dem Typ B_1 (25—40 μ) durch das relativ dunkel erscheinende Neuroplasma im Phasenkontrastbild fast vollständig maskiert (Abb. 11 und 14). Im zentral gelegenen Zytoplasmabereich der B_2 -Zellen (18—30 μ) ist die Maskierung weniger ausgesprochen, so daß gerade bei diesen Perikarya der für die B-Gruppe zum

normalen Erscheinungsbild gehörende Randschollenkranz der Tigroidekörper auffällt (Abb. 24).

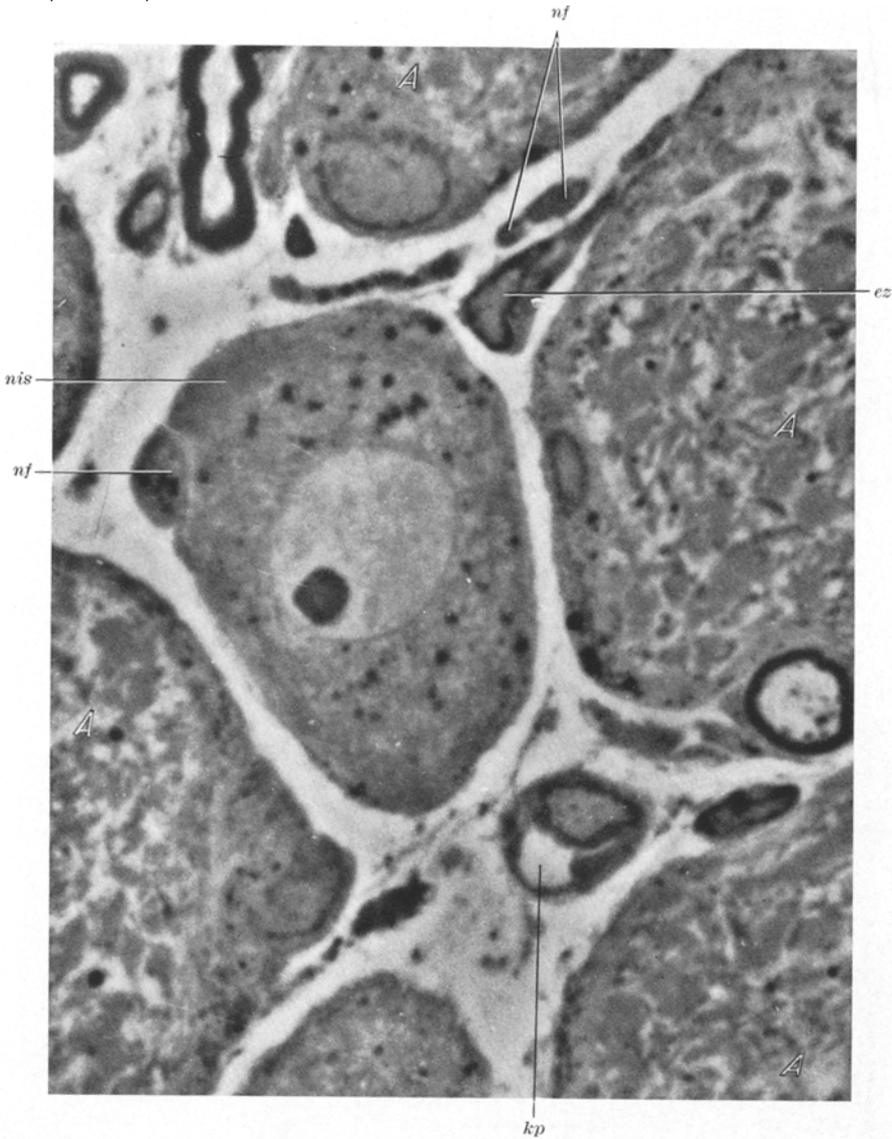


Abb. 24. Perikaryon vom Typ B_2 umgeben von A-Zellen (A). Das Zytoplasma in der Peripherie des Kernes erscheint weniger homogen als beim Typ B_1 . Randständige Nissl-Substanz (nis), marklose Nervenfasern (nf), Endoneurialzelle (ez), Kapillare (kp). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 \times

Typ B_1 dürfte im Clarkschen Schema etwa E_1 entsprechen, während B_2 morphologisch der Form D am ähnlichsten ist und mit etwa 6% der von CLARK angegebenen Häufigkeit ungefähr übereinstimmt.

Der B-Gruppe zugehörig sind dann schließlich noch sehr kleine Zellen (Typ B_3 , unter 18μ groß), die größenordnungsmäßig dem Typ C des Clarkschen Schemas

am nächsten stehen (Abb. 25). Auch sie tragen regelmäßig einen schmalen Satellitensaum. Dieser wird wahrscheinlich jeweils nur von einer Mantelzelle gebildet. Auch er enthält wie bei den größeren Perikarya feinste Nervenzell-

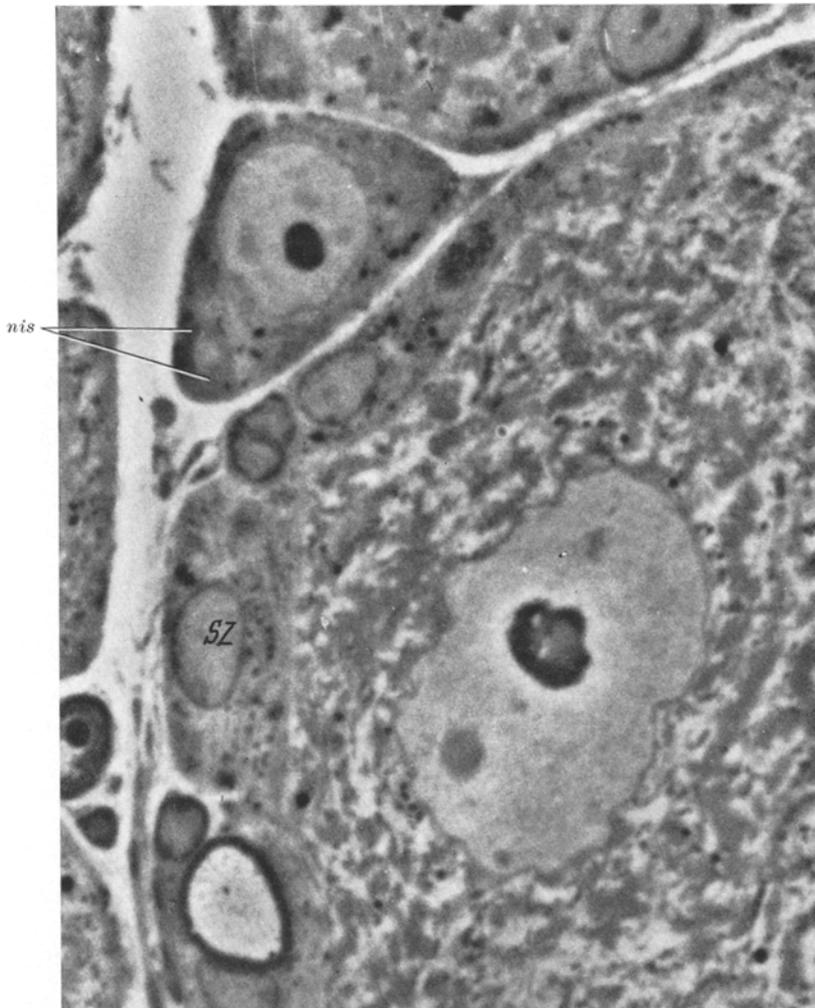


Abb. 25. Perikaryon vom Typ B_3 aus einem Ratten-Spinalganglion. Die Nissl-Substanz (*nis*) ist im Zytoplasma ungleichmäßig verteilt. Die Zelle ist kleiner als der Kern des darunterliegenden A_1 -Perikaryons, das eine besonders breite Satellitenzone trägt (*sz*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 \times

ausläufer. Damit scheinen diese kleinsten Spinalganglienzellen funktionstüchtige Neurone zu sein und keine ruhenden „Neuroblasten“, die AGDUHR (1919/20) und HIRT (1928) bei jüngeren Hunden beobachtet haben wollen. Gegen eine Identifizierung der B_3 -Zellen mit Neuroblasten spricht auch die oft recht deutliche Nissl-Zeichnung, die Ausdruck einer aktiven nervösen Funktion sein dürfte. Die Kernkörperchen sind in diesen Zellen verhältnismäßig klein.

Angesichts der verschiedenen Zelltypen erhebt sich die Frage nach ihren speziellen Funktionen. Wie die Ergebnisse zahlreicher Degenerationsexperimente gezeigt haben, ist hier heute auf Grund morphologischer Merkmale eine gewisse Aussage möglich. Nach Untersuchungen von CLARK (1926) und HIRT (1928) darf

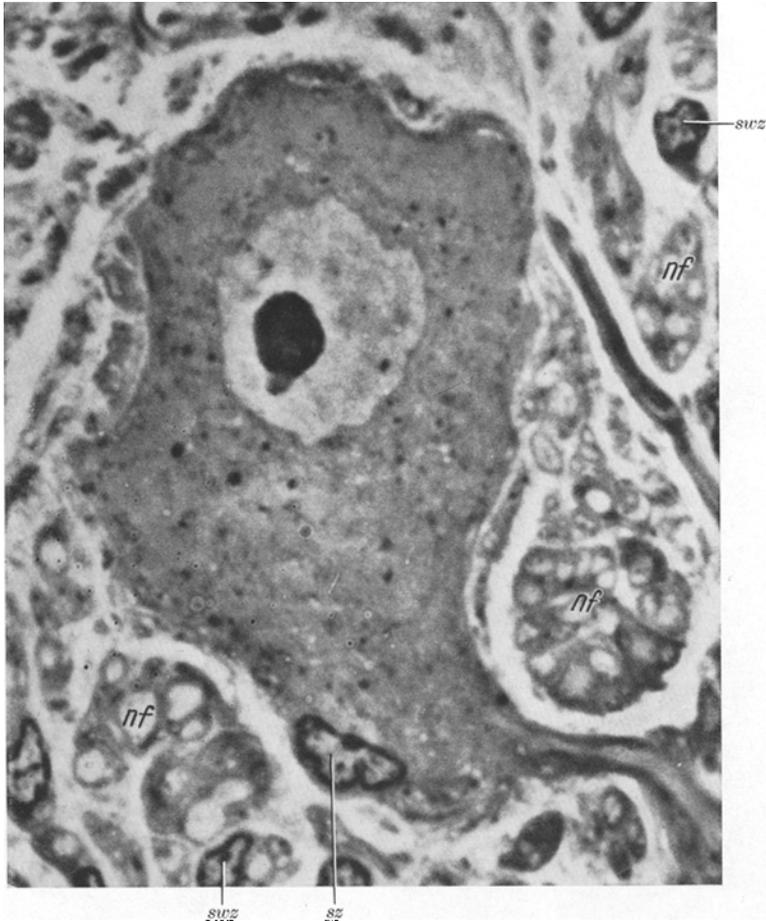


Abb. 26. Multipolare Ganglienzelle aus dem Ganglion cervicale craniale vom Kaninchen. Seine Zyto- und Karyoplasmastruktur ähnelt sehr der der Spinalganglienzellen vom Typ B. Die Kerne der Satelliten- und Schwannschen Zellen (*sz*, *swz*) sind artefiziell verändert. Bündel markloser Nervenfasern (*nf*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 ×

als ziemlich sicher angenommen werden, daß große und mittelgroße Perikarya die epikritisch-sensiblen Neurone für Tast- und Tiefensensibilität repräsentieren. Dieses würde also für meine A-Gruppe zutreffen, zumindest für A_1 und A_2 . WARRINGTON und GRIFFITH (1904) ordnen einigen großen Perikarya auch somato-(Haut)sensible und viscerosensiblen Fasern zu.

Im Gegensatz hierzu müssen die Neurone des protopathischen Systems mit ihren markarmen oder marklosen Fasern von kleineren Zellen gebildet werden, d. h. in meiner Formentabelle im wesentlichen von der Typengruppe B. So haben interessanterweise Kern- und Zytoplasmastruktur der Perikarya aus dem



Abb. 27. „Fischaugenzelle“ aus einem normalen Ratten-Spinalganglion. Randständige Verlagerung der Tigroid-Substanz (*rsk*), Kern exzentrisch mit stark gewellter Oberfläche. Im Zentrum des Perikaryons Ansammlungen von Mitochondrien (*mi*) und Pigmentkörnchen (*pg*). Satellitenzellen (*sz*), markhaltige Nervenfasern (*nf*), unten rechts weite Kapillare. Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 ×

Ganglion cervicale craniale vom Kaninchen große Ähnlichkeit mit der der B-Zellen (Abb. 26). FILOGAMO und VIGLIONE (1955) ordnen viscerosensible Funktionen nur kleinen bis mittelgroßen Ganglienzellen zu. Zellen meiner Typengruppe B



Abb. 28. „Gefensteretes“ Perikaryon aus einem normalen Ratten-Spinalganglion. Exzentrischer Kern (*n*), Randschollenkranzbildung (*rsk*) der Nissl-Substanz, Pigmentgranula (*pg*) und große kugelige Mitochondrien (*mi*) in der Zellmitte, am Rande der großen Vakuole (*v*) sind Mikrovilli (*mv*) zu erkennen. Das Initialglomerulum (*j*) unten im Bild ist atrophisch, die Satellitenzellkerne (*sz*) enthalten vermehrt randständige Chromatinverdichtungen. Endoneurialzelle (*ez*), Kapillare (*kp*). Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme, Vergr. 2000 ×

dürften danach den Hauptteil der viscerosensiblen und somato(Schmerz)sensiblen Nervenzellen stellen.

Weiterhin muß die B-Gruppe aber auch visceromotorische Neurone des „Spinalparasympathikus“ (KURÉ 1931) enthalten. HIRT (1928) konnte das Vasomotorenzentrum der Nieren beim Hund durch Degenerationsexperimente im Spinalganglion Th 13 lokalisieren. Dabei sollen nur kleine und kleinste Perikarya degenerieren. Diese kleinen Zellen stimmen wahrscheinlich mit dem Typ C von CLARK und Typ B₂ und B₃ meiner Einteilung überein. Schließlich dürfte auch noch die Dogielsche Relaiszelle mit ihren kurzen dünnen Ausläufern der B-Gruppe angehören. Dagegen muß das Bum-Dogielsche Neuron mit seinem markhaltigen, pseudounipolaren Neuriten (DOGIEL 1897) morphologisch als ein A-Typ auftreten. In einer Tabelle habe ich die von mir ermittelten Perikaryotypen dem Clarkschen Einteilungsschema und dem von SCHARF (1958) zusammengestellten Neuronentypen der sensiblen Ganglien gegenübergestellt.

Eine genaue, durch Degenerationsexperimente belegte Funktionsanalyse meiner Ganglienzelltypen wird vermutlich genauere Kenntnisse bringen. Es hat sich nämlich gezeigt, daß auch das Erscheinungsbild der Tigrolyse mit der von mir angewandten Methode sehr genau zu erfassen ist (ANDRES 1961 b).

Gelegentlich trifft man auch schon in normalen Spinalganglien Zellen mit den typischen Zeichen einer „primären Reizung“ (Abb. 27). Höchstwahrscheinlich handelt es sich hier um isolierte, pathologische Zustandsbilder, da auch Degenerationsformen von Neuriten vereinzelt zur Beobachtung kommen. *Gefensterte Zellen*, die ebenfalls als Ausdruck krankhafter Veränderungen gelten, sind in normalen Ganglien von erwachsenen Tieren selten (Abb. 28).

Zusammenfassung

Mit einander ergänzenden phasenkontrast- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Ultradünnschnitten osmiumtetroxydfixierter Rattenspinalganglien wurde ein relativ umfangreiches Material ausgewertet. Damit konnten neben der Erhebung neuer Einzelbefunde auch Fragen gelöst werden, zu deren Beantwortung ein gewisser statistisch gesicherter Überblick der elektronenmikroskopischen Ergebnisse notwendig war.

1. Von den mesodermalen Anteilen der Ganglien bilden die interstitiellen Faserbündel mit den Gitterfasergeflechten der Blutgefäße und Nervenzellen ein zusammenhängendes System, das vorwiegend aus Kollagen-Fibrillen aufgebaut ist. Elastische Filamente treten im Endoneurium nur in der Peripherie von Arteriolen deutlich in Erscheinung. Morphologische Befunde und funktionelle Gesichtspunkte sprechen dafür, daß auch die Filamente der Basalmembranen, die die Blutgefäße und Satellitenhüllen gegen den Endoneuralspalt abgrenzen, über elastische Eigenschaften verfügen. Endoneurialzellen lassen sich elektronenmikroskopisch von den Satelliten unterscheiden, sie haben keine Basalmembran. Ihre Anzahl ist im Verhältnis zu den letzteren sehr klein.

2. Die Mantelzellen umgeben die Perikarya mit einer einschichtigen, geschlossenen Zellhülle. Ihre zytologische Differenzierung ist abhängig von dem Ganglienzelltyp, den sie umgeben. Neben den üblichen geformten Zellbestandteilen fallen im Zytoplasma zahlreiche Bläschen auf, die an bestimmten Stellen in das Perikaryon einzudringen scheinen. Es wird vermutet, daß die Vesikel in Verbindung mit den Nervenzellfortsätzen, die vielfach das Satellitenplasma

durchziehen, morphologischer Ausdruck einer Art Synapsenfunktion der Mantelzellen sind.

3. In den lumbalen Spinalganglien von Ratten bildet die Masse der Perikarya eine subkapsulär gelegene Mantelzone. Bedingt durch die dichte Zellpackung zeigen die meisten Ganglienzellen eine Polyedergestalt.

4. Die ausführliche Darstellung der Ultrastruktur der Zytoplasmabestandteile sowie des Zellaufbaues führte zwangsläufig zu einer Klassifizierung der Perikarya nach bestimmten morphologischen Merkmalen. Es konnten insgesamt sechs Zelltypen festgestellt werden, von denen sich je drei in zwei Typengruppen (A und B) zusammenfassen ließen. Die in der Regel größeren Zellen der Typengruppe A charakterisiert unter anderem ein helles Neuroplasma, eine ausgeprägte Nissl-Schollenzeichnung, markhaltige Neuriten und eine unregelmäßig gewellte Kernmembran. Die Perikarya der Typengruppe B haben dagegen ein relativ kontrastreiches Neuroplasma, in dem die Tigroidsubstanz mehr diffus verteilt liegt. Ihre Zellfortsätze sind sehr dünn und marklos oder markarm. Die glatte Kernoberfläche besitzt nur einige solitäre Eindellungen. Die Kerne der B-Zellen enthalten in der Regel zwei Kernkörperchen.

5. Als Formelemente des Karyoplasmas wurden Filamente und Granula (Karyosomen) näher beschrieben. Der Nukleolus setzt sich aus drei, im Feinbau voneinander abweichenden Komponenten zusammen, die mit den Buchstaben A (überwiegend fibrillär), B (überwiegend granulär) und C (locker gefügte Mischzone aus Fibrillen und Granula) bezeichnet wurden. Der Nukleolarsatellit enthielt immer nur Material der Komponente A. Die lichtoptisch bekannten Nukleolarvakuolen konnten als zisternenartige Erweiterungen eines den Nukleolus durchdringenden Kanälchennetzes identifiziert werden.

6. Durch Vergleichen der neuen Ergebnisse mit früheren Perikaryaklassifizierungen, deren Zellformen nach Degenerationsexperimenten mit bestimmten Innervationsfeldern in Verbindung gebracht worden waren, wurde der Versuch unternommen, die in dieser Arbeit festgestellten Ganglienzelltypen bestimmten Funktionen zuzuordnen.

Literatur

- ADAMKIEWICZ, A.: Zum Blutgefäßapparat der Ganglienzelle. *Anat. Anz.* **17**, 44—48 (1900).
- AFZELIUS, B. A.: The ultrastructure of the nuclear membrane of the sea urchin oocyte as studied with the electron microscope. *Exp. Cell Res.* **8**, 147—158 (1955).
- Electron microscopy on the basophilic structures of the sea urchin egg. *Z. Zellforsch.* **45**, 660—675 (1957).
- AGDUHR, E.: Studien über die postembryonale Entwicklung der Neuronen und die Verteilung der Neuriten in den Wurzeln der Spinalnerven. *J. Psychol. Neurol. (Lpz)* **25**, 463—626 (1919/20).
- ANDRES, K. H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über präparatorisch bedingte und postmortale Strukturveränderungen an Spinalganglienzellen. *Beitr. path. Anat.* (1961a, im Druck).
- Untersuchungen über morphologische Veränderungen in Spinalganglien während der retrograden Degeneration. *Z. Zellforsch.* **55**, 49—79 (1961).
- BACSICH, P., and G. M. WYBURN: Formalin — sensitive cells in spinal ganglia. *Quart. J. micr. Sci.* **94**, 89—92 (1953).
- BAHR, G. F., and W. BEERMAN: The fine structure of the nuclear membrane in the larval salivary gland and midgut of chironomus. *Exp. Cell Res.* **6**, 519—522 (1954).
- BARGMANN, W.: Über die Struktur der Blutkapillaren. *Dtsch. med. Wschr.* **83**, 1704—1710 (1958).

- BARGMANN, W., A. KNOOP u. TH. H. SCHIEBLER: Histologische, cytochemische und elektronmikroskopische Untersuchung am Nephron (mit Berücksichtigung der Mitochondrien). *Z. Zellforsch.* **42**, 386—422 (1955).
- BEAMS, H. W., V. L. VAN BREEMEN, D. M. NEWFANG and T. C. EVANS: A correlated study on spinal ganglion cells and associated nerve fibers with the light and electron microscopes. *J. comp. Neurol.* **96**, 249—281 (1952).
- BERGMANN, L., and L. ALEXANDER: Vascular supply of the spinal ganglia. *Arch. Neurol. Psychiat.* (Chicago) **46**, 761—782 (1941).
- BERNHARD, W., A. BAUER, A. GROPP, F. HAGUENAU et CH. OBERLING: L'ultrastructure du nucléole de cellules normales et cancéreuses. *Exp. Cell Res.* **9**, 88—100 (1955).
- BJÖRKERUD, S., and T. ZELANDER: Ultrastructure of yellow pigment of human nerve cells. IV. *Internat. Kongr. für Elektronenmikroskopie*, Bd. II, S. 437—440. Berlin: Springer 1960.
- BLAIR, D. M., P. BACSICH and F. DAVIES: The nerve cells in the spinal ganglia. *J. Anat.* (Lond.) **70**, 1—9 (1936).
- BRETSCHNEIDER, L. H.: The electron microscope investigation of tissue sections, edit. by BOURNE and DANIELLI. *Int. Rev. Cytol.* **1**, 305—322 (1952).
- BRIERLEY, J. B.: The penetration of particulate matter from the cerebrospinal fluid into the spinal ganglia, peripheral nerves and perivascular spaces of the central nervous system. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, N. s. **13**, 203—215 (1950).
- The sensory ganglia: Recent anatomical, physiological and pathological contributions. *Acta psychiat. (Kbh.)* **30**, 553—576 (1955).
- BÜHLER, A.: Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. *Verh. phys.-med. Ges. Würzb.*, N. F. **31**, 285—392 (1898).
- CERVÓS-NAVARRO, J.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Spinalganglien. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **199**, 643—662 (1959).
- Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Spinalganglien. II Satellitenzellen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **200**, 267—283 (1960).
- CLARK, S. L.: Nissl granules of primary afferent neurones. *J. comp. Neurol.* **41**, 423—451 (1926).
- DAAE, H.: Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen beim Säugetier. *Arch. mikr. Anat.* **31**, 223—235 (1888).
- DALTON, A. J., and M. D. FELIX: A comparative study of the Golgi complex. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, Suppl., 79—84 (1956).
- DAWSON, I. M., J. HOSSACK and G. M. WYBURN: Observations on the Nissl's substance, cytoplasmic filaments and the nuclear membrane of spinal ganglion cells. *Proc. roy. Soc. Lond. B* **144**, 132—142 (1955).
- DE CASTRO, F.: Die normale Histologie des peripheren vegetativen Nervensystems. Das Synapsenproblem: Anatomisch-experimentelle Untersuchungen. *Verh. dtsch. Ges. Path.* **34**, 1—52 (1951).
- DE ROBERTIS, E.: The nucleocytoplasmic relationship and the basophilic substance (ergastoplasm) of nerve cells (electron microscope observations). *J. Histochem. Cytochem.* **2**, 341—345 (1954a).
- The submicroscopic organization of the nerve axon as a basis of nerve function. *Gaz. méd. port.* **7**, 159—170 (1954b).
- Electron microscope observations on the submicroscopic morphology of the meiotic nucleus and chromosomes. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 785—796 (1956).
- and H. S. BENNET: A submicroscopic vesicular component of Schwann cells and nerve satellite cells. *Exp. Cell Res.* **6**, 543—545 (1954).
- Submicroscopic morphology and function of the synapse. *Exp. Cell Res.* **15**, Suppl. 5, 347—369 (1958).
- DEL RIO HORTEGA, P.: Son homologables la glía de escasas radiaciones y la célula de Schwann. *Bol. Soc. esp. Biol.* **10**, 25—28 (1922).
- Tercera aportación al conocimiento morfológico e interpretación funcional de la oligodendroglía. *Mem. Soc. esp. Histor. Natur.* **14**, 1—122 (1928).
- El método del carbonato argéntico. Coloración de la neuroglía ganglionar. *Arch. Histol.* (B. Aires) **2**, 587—590 (1945).

- DOGIEL, A. S.: Zur Frage über den feineren Bau der Spinalganglien und deren Zellen bei Säugetieren. *Int. Mschr. Anat. Physiol.* **14**, 73—116 (1897).
- Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. Jena: Gustav Fischer 1908.
- EINARSON, L.: Notes on the morphology of the chromophil material of nerve cells and its relation to nuclear substances. *Amer. J. Anat.* **53**, 141—175 (1933).
- Histological analysis of the Nissl-pattern and -substance of nerve cells. *J. comp. Neurol.* **61**, 101—133 (1935).
- ELFVIN, L.-G.: The ultrastructure of unmyelinated fibers in the splenic nerve of the cat. *J. Ultrastruct. Res.* **1**, 428—454 (1958).
- ESTABLE, C., y J. R. SOFELÓ: Una nueva estructura celular: el nucleolonema. *Publ. Inst. Invest. Ciencias Biol.* **1**, 105—126 (1951).
- FERNÁNDEZ-MORÁN, H.: Electron microscope observations on the structure of the myelinated nerve fibre. *Exp. Cell Res.* **1**, 143—149 (1950).
- The submicroscopic organization of vertebrate nerve fibres. *Exp. Cell Res.* **3**, 282—359 (1952).
- The submicroscopic structure of nerve fibres. In: *Progress in biophysics and biophysical chemistry*, edit. by J. A. V. BUTLER and J. T. RANDALL, vol. IV. London: Pergamon Press 1954.
- Estudios sobre la organización submicroscópica del tálamo. In: *Actas y trabajos del VI. Congr. Latinoamericano de Neurocirugía*, p. 599—753, Montevideo 1955.
- FILOGAMO, G., e F. VIGLIONE: Caratteri citologici e numero dei neuroni esterocettivi nei gangli spinali destinati all'innervazione dell'arto anteriore, nel cane. *Atti Accad. naz. Lincei, Ser. VIII* **18**, 226—229 (1955).
- FISCHER, C., and S. W. RANSON: On the so-called sympathetic cells in the spinal ganglia. *J. Anat. (Lond.)* **68**, 1—10 (1934).
- FLEMMING, W.: Vom Bau der Spinalganglienzellen. In: *Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe für JAK. HENLE*, S. 12—25. Bonn: Cohen 1882.
- Über den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethieren, und Bemerkungen über den der centralen Zellen. *Arch. mikr. Anat.* **46**, 379—394 (1895).
- GAGEL, O.: Tumoren der peripheren Nerven. In: *BUMKE-FOERSTERS Handbuch der Neurologie*, Bd. 9, S. 216—240. Berlin: Springer 1935.
- GASSER, H. S.: Properties of dorsal root unmyelinated fibers on the two sides of the ganglion. *J. gen. Physiol.* **38**, 709—728 (1955).
- Diskussionsbemerkung z. B. FRANKENHAEUSER: The hypothesis of saltatory conduction. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **17**, 32—36 (1952).
- GREENE, E. C.: *Gross anatomy in the rat in laboratory investigation*, p. 24—50. Philadelphia: J. B. Lippincott Company 1949.
- HANZON, V.: 1958, persönliche Mitteilung.
- HARTMANN, J. F.: Electron microscopy of nuclei in nerve cells. *Anat. Rec.* **112**, 340 (1952).
- HATAI, S.: The finer structure of the spinal ganglion cells in the white rat. *J. comp. Neurol.* **11**, 1—24 (1901).
- HEIDENHAIN, M.: *Plasma und Zelle*, Bd. II. 6. Abschnitt: Die nervöse Substanz, S. 687—944. Jena: Gustav Fischer 1911.
- HERTL, M.: Über den Nucleolarapparat der Nervenzellen im Hypothalamus der weißen Maus. *Z. Zellforsch.* **41**, 207—220 (1955).
- Zum Nucleolus-Problem. *Z. Zellforsch.* **46**, 18—51 (1957).
- HERZOG, E.: Über die periphere Glia in den Sympathischen Ganglien. *Z. Zellforsch.* **40**, 199—206 (1954).
- HESS, A.: The fine structure of young and old spinal ganglia. *Anat. Rec.* **123**, 399—423 (1955).
- , and A. J. LANSING: The fine structure of peripheral nerve fibres. *Anat. Rec.* **117**, 175—200 (1953).
- HIRT, A.: Über den Aufbau des Spinalganglions und seine Beziehungen zum Sympathicus. *Z. Anat.* **87**, 275—318 (1928).
- HIS, W.: Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. *Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* **1887**, 368—378.
- HÖPKER, W.: Über den Nucleolus der Nervenzelle. *Z. Zellforsch.* **38**, 218—229 (1953).

- HONJIN, R.: Electron microscopy of peripheral nerve fibers. *Okajimas Folia anat. jap.* **27**, (4), 179—191 (1955).
- HORSTMANN, E., u. A. KNOOP: Zur Struktur des Nukleolus und des Kernes. *Z. Zellforsch.* **46**, 100—107 (1957).
- HOSSACK, J., and G. M. WYBURN: Electron microscopic studies of spinal ganglion cells. *Proc. roy. Soc. Edinb., Sect. 65* (II), 239—250 (1954).
- HYDÉN, H.: Protein and nucleotide metabolism in the nerve cell under different functional conditions. *Symp. Soc. exp. Biol.* **1**, 152—162 (1947).
- Die Funktion des Kernkörperchens bei der Eiweißbildung in Nervenzellen. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **54**, 96—130 (1944).
- KARRER, H. E.: The fine structure of connective tissue in the tunica propria of bronchioles. *J. Ultrastruct. Res.* **2**, 96—121 (1958).
- KEY, A., and G. RETZIUS: Studien in der Anatomie des Nervensystems. *Arch. mikr. Anat.* **9**, 308—386 (1873).
- Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm: Samson and Wallin 1875/76.
- KISS, F.: Sympathetic elements in the cranial and spinal ganglia. *J. Anat. (Lond.)* **66**, 488—498 (1932).
- KÖLLIKER, A. v.: *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen*, Bd. II/1. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1850. 5. Aufl. 1867.
- KÖRNER, F.: Variationsstatistische Untersuchungen über die Größe der Kerne und der Kernkörperchen menschlicher Nervenzellen. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **42**, 81—115 (1937a).
- Beobachtungen über den Austritt geformter Substanzen aus dem Kernkörperchen bei menschlichen Nervenzellen. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **42**, 362—378 (1937b).
- KONEFF, H.: Beiträge zur Kenntnis der Nervenzellen der peripheren Ganglien. *Mitt. naturforsch. Ges. Bern* 13—44 (1887).
- KORNMÜLLER, A. E.: Erregbarkeitssteuernde Elemente und Systeme des Nervensystems, Grundriß ihrer Morphologie, Physiologie und Klinik. *Fortschr. Neurol. Psychiat.* **18**, 437—467 (1950).
- KUBOTA, K., u. K. HIOKI: Zytologische Untersuchungen der Mantelzellen im menschlichen Spinalganglion. *Folia anat. jap.* **22**, 111—126 (1943).
- KÜHN, K., u. E. GEBHARDT: Chemische und elektronenoptische Untersuchungen über die Reaktion von Chrom (III)-Komplexen mit Kollagen. *Z. Naturforsch.* **15b**, 23—60 (1960).
- KURÉ, K.: Über den Spinalparasymphathikus. Basel: Benno Schwabe & Co. 1931.
- LAIDLAW, G. F.: Silver staining of the endoneural fibers of the cerebrospinal nerves. *Amer. J. Path.* **6**, 435—443 (1930).
- LANDSTRÖM, H., T. CASPERSSON u. G. WOHLFAHRT: Über den Nukleotidumsatz der Nervenzelle. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **49**, 534—548 (1940/41).
- LEHMANN, H.-J.: Über Struktur und Funktion der perineuralen Diffusionsbarriere. *Z. Zellforsch.* **46**, 232—241 (1957).
- Die Nervenfasern. In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Nervensystem IV. Teil, Erg. z. Bd. IV/1*, S. 315—701. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- LENHOSSÉK, M. v.: Über den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **29**, 345—380 (1897).
- Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen. *Arch. mikr. Anat.* **69**, 245—263 (1906).
- LEVI, G.: Struttura ed istogenesi dei ganglii cerebrospinali dei mammiferi. *Anat. Anz.* **30**, 180—196 (1907).
- LINDNER, E.: Die submikroskopische Morphologie des Herzmuskels. *Z. Zellforsch.* **45**, 702—746 (1957).
- MJASSOJEDOFF, S. W.: Das Kernkörperchen und seine Beziehung zu den Chromatinelementen des Kernes. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **9**, 404—467 (1927).
- MOORE, D. H., and M. L. BARR: Morphology of the nerve cell nucleus in mammals, with special reference to the sex chromatin. *J. comp. Neurol.* **98**, 213—231 (1953).
- , and P. M. GRIMLEY: Problems in methacrylate embedding for electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 255—260 (1957).
- , and H. RUSKA: The fine structure of capillaries and small arteries. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 457—461 (1957).

- MÜLLER, E.: Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nord. med. Ark. **23**, (N. F. 1), Nr 26, 1—55 (1891).
- ORTIZ-PICON, J. M.: The neuroglia of the sensory ganglia. Anat. Rec. **121**, 513—529 (1955).
- PALADE, G. E.: A small particulate component of the cytoplasm. J. biophys. biochem. Cytol. **1**, 59—68 (1955).
- , and S. L. PALAY: The fine structure of neurons. J. biophys. biochem. Cytol. **1**, 69—88 (1955).
- PALAY, S. L., and G. E. PALADE: The fine structure of neuronal cytoplasm. J. appl. Physics **24**, 1419—1420 (1953).
- PANNESE, E.: Observations on the morphology, submicroscopic structure and biological properties of satellite cells (s. c.) in sensory ganglia of mammals. Z. Zellforsch. **52**, 567—597 (1960).
- PAPPENHEIMER, J. R.: Zit. von W. BARGMANN, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, S. 244—245. Stuttgart: Georg Thieme 1959.
- PEASE, D. C.: Electron microscopy of the vascular bed of the kidney cortex. Anat. Rec. **121**, 701—721 (1955).
- PLENK, H.: Über argyrophile Fasern (Gitterfasern) und ihre Bildungszellen. Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. **27**, 302—412 (1927).
- PORTER, K. R.: Electron microscopy of basophilic components of cytoplasm. J. Histochem. Cytochem. **2**, 346—375 (1954).
- Problems in the study of nuclear fine structure. IV. Internat. Kongr. für Elektronenmikroskopie, Verh.-Bd. II, S. 186—199. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- RAMON Y CAJAL: Nuevo concepto de la histología de los centros nerviosos. Barcelona 1893. Deutsche Übersetzung (wesentlich erweitert) v. H. HELD: Neue Darstellung vom histologischen Bau des Zentralnervensystems. Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt. **1893**, 319—428.
- Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del aparato reticular de Golgi. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madr. **12**, 127—227 (1914).
- REBHUN, L. I.: Nuclear changes during spermiogenesis in a pulmonate snail. J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 509—524 (1957).
- RETZIUS, G.: Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien mit besonderer Berücksichtigung auf die Zellenausläufer. Arch. Anat. **369—402** (1880).
- RHODIN, J.: Electron microscopy of the glomerular capillary wall. Exp. Cell Res. **8**, 572—574 (1955).
- RIS, H.: A study of chromosomes with the electron microscope. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, Suppl. 385—392 (1956).
- ROBERTSON, J. D.: The ultrastructure of adult vertebrate peripheral myelinated fibers in relation to myelogenesis. J. biophys. biochem. Cytol. **1**, 271—278 (1955).
- RUTHMANN, A.: Basophilic lamellar systems in the crayfish spermatocyte. J. biophys. biochem. Cytol. **4**, 267—274 (1958).
- SCHARENBERG, K.: Glia and the elements of Schwann of the human Gasserian ganglion. Trab. Inst. Cajal Invest. biol. **44**, 75—94 (1952).
- SCHARF, J. H.: Sensible Ganglien. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Erg.-Bd. IV/1. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.
- , u. K. OSTER: Zur fluoreszenzmikroskopischen Unterscheidbarkeit „heller“ und „dunkler“ pseudounipolarer Ganglienzellen im Ganglion semilunare des Rindes. Acta histochem. (Jena) **4**, 65—89 (1957).
- SCHMITT, F. O., C. E. HALL and M. A. JAKUS: Electron microscope investigations of the structure of collagen. J. cell. comp. Physiol. **20**, 11—33 (1942).
- SCHRÖN, O.: Über das Korn im Keimfleck und in den Kernkörperchen der Ganglienzellen bei den Säugethieren. Unters. Naturlehre Menschen u. Thiere **9**, 209—216 (1865).
- SJÖSTRAND, F. S.: The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. J. cell. comp. Physiol. **42**, 15 (1953).
- , and V. HANZON: Membrane structures of cytoplasm and mitochondria in exocrine cells of mouse pancreas. Exp. Cell Res. **7**, 393—414 (1954).

- STÖHR jr., PH.: Das periphere Nervensystem. A. Die Anteile des cerebrospinalen Nervensystems. In v. MÖLLENDORFFS Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. IV/1, S. 202—264. Berlin: Springer 1928.
- Zusammenfassende Ergebnisse über die normale und pathologische Histologie der sympathischen Ganglienzelle und der Endapparate im vegetativen Nervensystem. *Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch.* **33**, 135—284 (1941).
- Anatomische Grundlagen der Lehre vom vegetativen Nervensystem. *Regensburg. Jb. ärztl. Fortbild.* **2**, 203—212 (1951/53).
- SWIFT, H.: The fine structure of annulated lamellae. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, Suppl., 415—418 (1956).
- THEL, A.: Licht- und elektronenmikroskopische Studie über die Nierenkörperchen der griechischen Landschildkröte. *Z. Zellforsch.* **47**, 288—319 (1958).
- WARRINGTON, W. B., and F. GRIFFITH: On the cells of the spinal ganglia and on the relationship of their histological structure to the axonal distribution. *Brain* **27**, 297—326 (1904).
- WATSON, M. L.: The nuclear envelope. Its structure and relation to cytoplasmic membranes. *J. biophys. biochem. Cytol.* **1**, 257—270 (1955).
- Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 475—478 (1958).
- Further observations on the nuclear envelope of the animal cells. *J. biophys. biochem. Cytol.* **6**, 147—156 (1959).
- WOLPERS, C.: Die Querstreifung der kollagenen Bindegewebsfibrille. *Virchows Arch. path. Anat.* **312** (1944).
- WYBURN, B. M.: The capsule of spinal ganglion cells. *J. Anat. (Lond.)* **92**, 528—533 (1958).
- YASUZUMI, G., T. SAWADA, R. SUGIHARA, M. KIRYAMA and M. SUGIOKA: Electron microscope researches on the ultrastructure of nucleoli in animal tissues. *Z. Zellforsch.* **48**, 10—23 (1958).

Dr. med. KARL HERMANN ANDRES,
 Histologisches Institut der Universität des Saarlandes,
 Homburg (Saar), Univ.-Krankenhaus