

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Handbuch der Physiologie des Menschen

in vier Bänden (und einem Ergänzungsbande)
Physiologie des Nerven- und Muskelsystems

Du Bois- Reymond, René 1909

Das sympatische Nervensystem. Von Paul Schultz

urn:nbn:at:at-ubi:2-5999

Das sympathische Nervensystem¹)

von

Paul Schultz.

Einleitung. Allgemeines Schema der autonomen Systeme.

Unter "sympathisches System" oder "sympathische Nerven" gemeinhin versteht man heute nicht mehr dasselbe wie etwa vor 30 Jahren, nämlich nicht bloß den Grenzstrang mit seinen Ausläufern. Denn ganz ähnliche Wirkungen wie von diesem, d. h. Wirkungen auf die gleichen Gewebe, erhält man auch von gewissen Hirnnerven, und im Verlaufe solcher Nerven findet man auch Ganglien eingefügt, denen man schon ihrer histologischen Beschaffenheit nach den Charakter der sympathischen Ganglien zuschreiben muß. also die sympathischen Nerven nicht mehr gebunden erachten an den Grenzstrang. Da aber die Histologen über die Natur mancher jener außerhalb des Grenzstranges gelegenen Ganglien bis in die neueste Zeit vielfach im Streit waren, und sie von seiten der Nerven auch kein allgemeines entscheidendes Kriterium liefern konnten, was dem Sympathicus zuzurechnen sei, was nicht, so hat man sich gewöhnt, ein physiologisches Merkmal aufzustellen, das von der Wirkung oder vielmehr von dem Gewebe, auf das gewirkt wird, ausgeht. Man nennt danach gegenwärtig sympathische Nerven solche zentrifugalen Nerven, welche längsgestreifte (glatte) Muskeln, Herzmuskel und Drüsen innervieren, nur muß bemerkt werden, daß noch nicht an allen längsgestreiften Muskeln und Drüsen Nerven nachgewiesen sind. Es ist also im folgenden, was noch einmal betont werden soll, zunächst nur von zentrifugalen Nerven die Rede; auf die zentripetalen Nerven im Sympathicus werden wir am Schluß zurückkommen. Da man den Namen Sympathicus, sympathische Nerven für den Grenzstrang, für den er eingebürgert war, beibehalten wollte, so hat man als allgemeinere Bezeichnung, entsprechend den oben angeführten Geweben. welche ja den vegetativen Organen oder den visceralen Gebilden des Körpers

¹⁾ Eine eingehende Darstellung der neueren Ergebnisse über die Anatomie und Physiologie der sympathischen Nerven hat Langley in Schäfers Text-Book of Physiology 2, 516, 1900 gegeben. Mehr die Strukturverhältnisse berücksichtigt der Aufsatz desselben Autors in den Ergebnissen der Physiologie 2 (2), 818, 1903. Auf beide Artikel sei hiermit in bezug auf manche Details und Literaturangaben verwiesen. Außerdem hat Langley in zusammenfassenden Essays in verschiedenen Zeitschriften die neuen Anschauungen über den Auf bau und die Anordnung in den autonomen Systemen zu verbreiten gesucht. Vgl. auch Köllikers Darstellung in seinem Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 2, 850, 1896.

angehören, den Ausdruck vegetative oder viscerale Nerven gewählt. Da aber auch diese Bezeichnung nicht frei von Bedenken ist, so hat Langley den Namen autonome Nerven 1) vorgeschlagen, der zugleich andeuten soll, daß die Nerven in einer gewissen, wenn auch beschränkten Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem stehen.

Hiermit haben wir die Frage berührt, die noch vor wenig Jahrzehnten als die dunkelste und darum interessanteste auf diesem Gebiet erschien, die nach dem Verhältnis des sympathischen Systems zum Zentralnervensystem. Entwickelungsgeschichtlich war durch die eingehenden Untersuchungen Onodis nachgewiesen, daß, wie schon Balfour vermutete, die sympathischen Ganglien direkt von den spinalen Ganglien abstammen, indem diese an ihrem ventralen Ende zu wuchern anfangen und die gewucherten Teile ventralwärts vorrücken; Befunde, die neuerdings von Beard, His sen, und ir, bestätigt worden sind 2). Wie aber blieb nun die Verbindung beim erwachsenen Tier, wie gestaltete sich hier, anatomisch und physiologisch, die Beziehung zum Zentralnervensystem? Über die anatomische Beziehung hat in den letzten Jahrzehnten gerade die Physiologie wichtige Aufschlüsse gebracht; hier sind an erster Stelle die Arbeiten Langendorffs und vor allem die der englischen Forscher Gaskell, Langley, Anderson zu nennen. Hierzu kamen die Ergebnisse in der mikroskopischen Anatomie dieser Gebilde, wie sie durch die Silberimprägnierungsmethode und die Methylenblaufärbung gewonnen wurden. Durch all das hat sich ein übersichtliches und schon sehr in das Detail gehendes Bild über die Strukturverhältnisse des Sympathicus und der autonomen Systeme überhaupt gewinnen lassen; leider hat damit die Erforschung der eigentlichen Physiologie des Sympathicus nicht gleichen Schritt gehalten und harrt noch einer eindringenden methodischen Bearbeitung.

Den Ausgangspunkt der neueren Anschauungen über den Aufbau des Sympathicus bildete die Arbeit Gaskells³), der mit Hilfe der Degenerationsmethode den Verlauf der zwischen Rückenmark und Grenzstrang verlaufenden Nerven und ihre Ausbreitung in und durch den Sympathicus untersuchte.

Einen weiteren entscheidenden Schritt bedeutete die Anwendung des Nikotins. Langley und Dickinson⁴) fanden in Bestätigung einer früheren Beobachtung von Hirschmann (1863), daß Nikotin intravenös injiziert, beim Kaninchen die Reizwirkungen des Halssympathicus aufhebt.

Gleichen Erfolg wie intravenöse Injektion hat lokale Betupfung des Ganglions. Es werden also Gebilde im Ganglion von der Lähmung betroffen, nicht die Nervenfasern vor und hinter dem Ganglion, nicht die Nervenendigungen in den Geweben. Höchstwahrscheinlich sind die gelähmten Gebilde die Endigungen der zum Ganglion vom Rückenmark hinziehenden Nerven, mit denen diese die hier befindlichen Ganglienzellen umgeben; deren Achsenzylinder ziehen dann zu den Geweben. Es findet demnach im Ganglion eine Unterbrechung, eine Umschaltung der Impulse auf einen neuen Neuron, den sympathischen (autonomen), statt. Langley und Dickinson konstatierten das gleiche Verhalten am Ganglion solare für die Nn. splanchnici. Den methodologischen Wert dieser Tatsachen hat Langley mit weitem Blick sofort

Journ. of Physiol. 23, 240, 1898. — ²) Kölliker, Handb. d. Gewebelehre,
 Aufl., 2, S. 876, 1896; Hertwig, Lehrb. d. Entwickelungsgesch., 5. Aufl., S. 441,
 1896. — ³) Journ. of Physiol. 7, 1, 1886. — ⁴) Proc. Roy. Spc. 46, 423, 1889.

erkannt; mit unermüdlicher Konsequenz und in minutiöser Detailarbeit hat er, zum Teil mit Anderson zusammen, mit Hilfe des Nikotins und auch der übrigen zu Gebote stehenden Methoden das sympathische Nervensystem im ganzen Umfange durchforscht und ein allgemeines Schema der Anordnung der autonomen Systeme herausgearbeitet, das freilich, wir werden darauf zurückkommen, manches Hypothetische enthält.

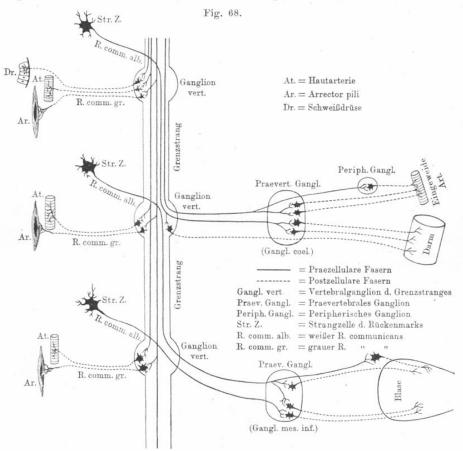
Was den Wert der Nikotinmethode anlangt, so ist dieselbe bei verschiedenen Tierklassen von sehr ungleicher Zuverlässigkeit. Am sichersten ist die lähmende Wirkung beim Kaninchen und bei der Katze, und doch fand es Langley bei einem Kaninchen unwirksam. Beim Hunde gelingt es selbst in stärksten Dosen in der Regel nicht, die Rückenmarksnerven in den Ganglien vollständig zu lähmen. Innerhalb derselben Tierklasse können sich geringe individuelle Verschiedenheiten zeigen. Bei demselben Tier werden ferner die Ganglien in verschiedenem Grade angegriffen; so wird das oberste Halsganglion leichter bzw. schneller gelähmt als die Ganglien des Solarplexus. Schließlich werden innerhalb desselben Ganglions nicht alle Nervenendigungen gleichzeitig betroffen: so verschwindet am Gangl. cervic. sup. des Kaninchens zuerst die Reizwirkung auf die Membrana nictitans, dann die Öffnung des Auges, dann die Erweiterung der Pupille und schließlich die vasoconstrictorischen Effekte 1). Der Lähmung geht übrigens eine kurze Reizwirkung voraus; diese betrifft aber, wie neuere Untersuchungen Langleys ergeben, die Nervenzellen 2).

Der Wert der Nikotinmethode wurde befestigt durch die von Langendorff am Ganglion cervicale sup. gemachte und bald darauf von ihm auf das Ganglion ciliare ausgedehnte Entdeckung 3), daß beim Absterben des Tieres die Reizeffekte viel früher versagen bei Reizung der zu den sympathischen Ganglien hinziehenden Fasern, der cerebrospinalen Nerven, als die Reizung der vom Ganglion abtretenden Fasern, der sympathischen (autonomen) Nerven. Das sprach also ebenfalls für eine und nur eine einzige Unterbrechung der Leitung vom Zentralnervensystem zu den autonomen Geweben. Diese Befunde wurden von Langley bestätigt und auch für die Pilomotoren der Katze als gültig erkannt 4), so daß dieses Verhalten für das ganze sympathische Nervensystem als gesetzmäßig anzusehen sein dürfte.

Aus alle dem ergibt sich folgendes allgemeines Schema der Anordnung der autonomen Nerven. Die aus dem Zentralnervensystem stammende, meist schmale, markhaltige Faser, die ihre Zelle in der grauen Substanz desselben hat, zieht in einem Hirn- oder Rückenmarksnerven oder mit mehreren zu einem selbständigen Stamm vereinigt (weißer Ramus communicans, Nn. splanchnici u. a.) zu einem sympathischen Ganglion. In dem Ganglion endigt die zentrale Faser, die wir mit Kölliker⁵) "präzellulare" ("präganglionäre", Langley) nennen wollen, und tritt mit dem eigentlichen sympathischen Neuron in Kontakt, indem ihre Endbäumchen die sympathische Zelle entweder mit spärlichen Ästchen umgeben oder mit einem unentwirrbaren Faserwerk umspinnen (circumzellulares Geflecht). Von der sympathischen Zelle geht ein in sehr vielen Fällen markloser Achsenzylinder zu dem peripherischen Gewebe (wir wollen ihn mit Kölliker "postzellulare" Faser ["postganglionäre",

Langley and Dickinson, Proc. Roy. Soc. 47, 379, 1890. — ²) Langley, Journ. of Physiol. 27, 224, 1901. — ³) Zentralbl. f. Physiol. 5, 129, 1891; Pflügers Arch. 56, 522, 1894. — ⁴) Journ. of Physiol. 15, 181, 1893. — ⁵) l. c.

Langley] nennen) und endigt dort ohne nochmalige Zellunterbrechung. Niemals also nach diesem Schema tritt die zentrale, "präzellulare", Faser direkt in Kontakt mit dem peripherischen Gewebe, sondern sie wirkt nur auf die Zelle des sympathischen Neurons. Niemals ferner tritt ein sympathischer Neurit, "postzellulare" Faser, mit einer Ganglienzelle in Kontakt, sondern er geht immer direkt zu dem peripherischen Gewebe, Muskel oder Drüse. Eine präzellulare Faser kann durch mehrere Ganglien laufen, ehe sie in einem



Schematische Darstellung des sympathischen Nervensystems.

endigt, und sie kann dabei Zweige, Collaterale, an Zellen dieser Ganglien abgeben. Eine postzellulare Faser splittert sich erst kurz vor ihrem Ende auf, um ev. an mehreren Zellen des peripherischen Gewebes zu endigen. Eine präzellulare Faser tritt mit ihren Endbäumchen in vielen, vielleicht in allen Fällen mit mehreren Zellen in Verbindung; daher kommt es, daß von einem Ganglion mehr Fasern abgehen, als hineingehen, was schon Bidder und Volkmann¹) hervorhoben. Alle Zellen der autonomen Ganglien liegen auf dem Wege zentrifugaler Nerven, d. h. sind keine sensiblen Zellen.

¹⁾ Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, Leipzig 1842,

Daß hier der Begriff des Neurons beibehalten ist, wird kaum Widerspruch erfahren, wenn man die Fülle der hierauf bezüglichen Tatsachen überblickt. Die Erscheinungen bei der Nikotinvergiftung, beim Absterben nach Langendorff, bei der Degeneration und bei der Regeneration legen es nahe, daß es sich beim sympathischen Nervensystem um die Hintereinanderschaltung zweier Nervenelemente handelt, deren jedes für sich eine geschlossene trophische und funktionelle Einheit darstellt.

Aufbau und Anordnung in den einzelnen Systemen.

Das sympathische System im engeren Sinne, der eigentliche Sympathicus (Grenzstrang), besteht aus der zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelegenen Kette von Ganglien, den vertebralen (lateralen) Ganglien, die, den Spinalnerven entsprechend segmental angeordnet, vom 1. Brustwirbel bis zum Steißbein reichen. Die ersten zwei bis drei Brustganglien sind gewöhnlich im Gangl. stellatum vereinigt, die letzten in dem meist unpaaren Gangl. coccygeum. Nach oben setzt sich der Grenzstrang in den Halsteil fort, von dem man das Gangl. cervic. sup. in gewissem Sinne noch zu den vertebralen Ganglien rechnen kann. Diesen Ganglien allen ist eigentümlich, daß sie Fasern abgeben, welche sich in ihrem peripherischen Verlauf anschließen an Cerebrospinalnerven. Außerdem gibt es noch eine Reihe mehr peripherisch gelegener Ganglien, die prävertebralen (collateralen) Ganglien, der Plexus solaris mit seinen verschiedenen, zum Teil weit in die Peripherie zerstreuten Ganglien (für die Bauchhöhle) und das Gangl. mesent. inf. (für die Beckenhöhle). Sie sind, soweit bis jetzt bekannt, ausschließlich für Eingeweide bestimmt. Hierzu muß man noch rechnen (für die Brusthöhle) das Gangl. cervic. inf. und zum Teil das Gangl. stellatum. Man kann sich denken, daß das Gangl. stellatum verschmolzen ist aus den obersten vertebralen Ganglien und einem prävertebralen Ganglion für die Brusthöhle, von welch letzterem sich dann das Gangl. cervic. inf. als besondere Gruppe abgelöst hat.

Die Kette der vertebralen Ganglien hängt jederseits mit dem Rückenmark durch die weißen Rami communicantes zusammen, den jeder Spinalnerv vom 1. Brust- bis zum 5. Lumbalnerven — das sind die äußersten Grenzen bei den verschiedenen Säugetieren — zum zugehörigen Ganglion abgibt. Während die obere Grenze, der 1. Brustnerv, überall die gleiche zu sein scheint, variiert die untere bei den verschiedenen Tierklassen; beim Kaninchen stellt sie der 5., gelegentlich auch der 6. Lumbalnerv dar, bei der Katze der 4. bis 5., beim Hund der 3. oder 4., beim Menschen wahrscheinlich der 2. oder 3 1). Die weißen Rami enthalten zum größten Teil zentrifugale Fasern, sie führen also dem Sympathicus Fasern aus dem Rückenmark zu, weshalb man sie auch als Wurzeln des Sympathicus bezeichnet hat. Die Fasern treten sämtlich durch die vorderen Wurzeln der Spinalnerven aus, ihre Ursprungzellen liegen in der grauen Substanz des Rückenmarks, und zwar hat man einen Teil der lateralen Strangzellen dafür angesprochen 2). Der weiße Ramus, der nach obigem Schema präzellulare Fasern enthält, endigt nicht in dem Ganglion, in

¹⁾ Harman, Journ. of Anat. u. Physiol. 32, 403, 1898; 34, 359, 1900. — 2) cf. von neueren Arbeiten: Onuf and Collins, Archives of Neurology and Psychopathology 3, 1, 1900; Scaffidi, Boll. Acad. med. di Roma 28, 1, 1902; Anderson, Journ. of Physiol. 28, 510, 1902; Herring, Ebenda 29, 282, 1903.

welches er sich einsenkt, sondern er steht mit mehreren Ganglien der vertebralen Kette in Verbindung. Diese Ganglien sind zum Teil höher, zum Teil tiefer gelegen als der entsprechende Spinalnerv, von dem der weiße Ramus abgeht, und zwar schicken von den Spinalnerven, welche weiße Rami abgeben, die ersten sechs ihre Fasern nur nach aufwärts zu den höher gelegenen Ganglien, die letzten sieben ihre Fasern nur nach abwärts zu tiefer gelegenen Ganglien, die in der Mitte gelegenen, nämlich der 7. bis 10. Brustnerv sowohl nach aufwärts wie nach abwärts. Ein anderer Teil der präzellularen Fasern aus den weißen Rami endigt überhaupt in keinem der vertebralen Ganglien, sondern durchläuft ihre Kette nur, um in einem prävertebralen oder daran anschließenden peripherischen Ganglion zu endigen. So hängen also die Eingeweideganglien durch diese präzellularen Nervenfasern, die beim Plexus solaris und Gangl. mesent. inf. besondere Stämme bilden (Nn. splanchnici), mit der Kette der vertebralen Ganglien zusammen. Nur das Gangl. cervic. inf. bzw. stellatum liegt direkt auf der Bahn der Vertebralkette, gleichsam in die Fortsetzung derselben nach oben zu dem obersten Halsganglion eingeschaltet.

Die von einem vertebralen Ganglion abtretenden, meist marklosen postzellularen Fasern vereinigen sich der großen Mehrzahl nach zu einem (oder mehreren) feinen Stämmchen, dem grauen Ramus communicans, der sich zu dem entsprechenden Spinalnerven hin begibt, und, den Haut-Ästen desselben sich anschließend, die verschiedenen autonomen Gebilde der Haut in seinem peripherischen Verlauf versorgt. Häufig schickt das Ganglion noch einige Fäden zu dem grauen Ast darüber und darunter; das Gangl. coccygeum schickt graue Äste zu allen Coccygealnerven. Jedes Ganglion gibt also Fasern für die verschiedensten autonomen Gebilde ab, aber immer nur für einen bestimmten Hautbezirk. Es empfängt jeder Spinalnerv postzellulare sympathische Fasern durch einen grauen Ramus communicans, aber nur ein Teil von ihnen (der 1. Thoracal- bis 5. Lumbalnery) gibt präzellulare sympathische Fasern ab. Das oberste selbständige vertebrale Ganglion ist das 3. oder 4. Thoracalganglion. Was die Ganglien darüber angeht, so schickt das Ganglion cervic. sup. graue Äste zu einigen Hirnnerven und zu den ersten drei Cervicalnerven, außerdem aber auch zu den tieferen Gebilden des Kopfes auf dem Wege der Carotis ext. und ihrer Äste. Das Gangl. cervic. stellatum schickt außer den Zweigen für Herz und Lunge graue Äste zu den Cervicalnerven etwa vom dritten abwärts und zu den drei bis vier oberen Thorakalnerven. Das Gangl. cervic. inf. schickt Zweige zum Herzen, beim Menschen vielleicht auch Zweige zu den unteren Halsnerven.

Alle vertebralen Ganglien, mit Ausnahme des Gangl. cervic. sup., versorgen also ausschließlich autonome Gebilde der Haut des Stammes und der Extremitäten, alle prävertebralen Ganglien, mit Ausnahme des Gangl. stellatum, versorgen ausschließlich Eingeweide. Diese beiden Ganglien allein geben sowohl Haut- als Eingeweidenerven ab.

Die Wirkung des Grenzstranges ist einseitig am Stamm und an den Extremitäten. Nur an den hinteren Extremitäten ist bisweilen auch auf der Gegenseite eine schwache Wirkung bemerkbar. Regelmäßig doppelseitig, wenn auch auf derselben Seite stärker, wirkt der Grenzstrang auf die äußeren Geschlechtsorgane und den Schwanz. Diese bilaterale Wirkung rührt davon her, daß die Ganglien vom 2. Sacralganglion abwärts (bisweilen auch schon

vom 1.) durch Querfäden beiderseits verbunden sind; das sind aber die Ganglien, welche die erwähnten Gebilde versorgen.

Eine Tatsache, die wohl den meisten Beobachtern, welche Versuche am Sympathicus angestellt haben, aufgefallen ist, ohne daß sie aber bisher besonders hervorgehoben oder zum Gegenstand einer methodischen Untersuchung gemacht worden ist, ist die sehr viel geringere Erregbarkeit gegenüber den gewöhnlichen Induktionströmen in Vergleichung mit den Nerven der quergestreiften Muskeln oder mit sensiblen oder anderen zentripetalen Nerven.

Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man am Halse den Sympathicus und den Recurrens, deren Querschnitt nicht viel voneinander abweicht, mit tetanisierenden Strömen reizt und die Rollenabstände am Schlitteninduktorium vergleicht, bei denen dort eine Wirkung auf das Auge (Pupillenerweiterung), hier auf die Stimmbänder eintritt. Ebenso sind für wirksame Reizung der Chorda vergleichungsweise starke Ströme nötig. Das gleiche gilt für die Blasennerven, den N. hypogastricus und erigens. Am Vagus am Halse kann man die zentripetalen Atmungsfasern und die autonomen Herzhemmungsfasern miteinander vergleichen und findet für letztere ebenfalls einen erheblich geringeren Rollenabstand nötig. Als Beispiel sei ein Versuch am Kaninchen angeführt, bei dem die Reizung des zentralen Endes an der mit dem Gadschen Aëroplethysmographen verzeichneten Atmungskurve die erstere Wirkung bei einem R. A. von 58 cm ergab, während die Reizung des peripherischen Endes an den mit Hilfe der Doppelsuspension verzeichneten Kontraktionskurven des Vorhofes und der Kammer am bloßgelegten Herzen die erste sichtbare (chronotrope) Hemmungswirkung bei einem R. A. von 18 cm zeigte 1). Auch Lewandowsky 2) mußte, um auf einen Öffnungs-Induktionschlag eine Einzelkontraktion des Retractor membranae nictitantis vom Halssympathicus aus zu erhalten, zwei Daniell im primären Kreise und R. A. 10 cm anwenden. P. Schultz³) hat dann auch die postzellularen und präzellularen Fasern derselben Funktion untereinander verglichen. Er fand, daß bei Reizung der vom Gangl. cervic. sup. abgehenden Fäden stärkere tetanisierende Ströme (bei genau gleicher Dauer) nötig sind als bei Reizung des Halssympathicus, was nicht auf Unterschieden in der Größe des Querschnittes beruhte. Courtade und Guyon 4) verglichen die Erregbarkeit verschiedener autonomer Nerven unter sich; sie fanden den Splanchnic. major unvergleichlich empfindlicher gegen elektrische Reize als den Vagus und in einer späteren Arbeit den Hypogastricus empfindlicher als den Erigens. In letzterem Falle wurde die Empfindlichkeit durch die Wirkung auf den Blutdruck bestimmt, es handelte sich also um Reizung sensibler Nerven, beweist also gar nichts für die Erregbarkeit der zentrifugalen autonomen Fasern.

In bezug auf die histologischen Verhältnisse wurde schon bemerkt, daß die präzellularen Fasern meist schmale markhaltige Nerven darstellen; ihr Querdurchmesser beträgt etwa 2 bis 4 \mu. So charakteristisch diese schmalen Fasern für den Sympathicus sind (Bidder und Volkmann), so sind sie doch nicht ihm eigentümlich; andererseits finden sich im Sympathicus auch breite markhaltige Fasern bis zu 12 \mu. Die postzellularen Fasern sind zumeist marklose (Remaksche) Fasern, doch gibt es auch markhaltige, z. B. im Hypogastricus der Katze. Ausschließlich markhaltige postzellulare Fasern gibt das Gangl. cervic. sup. ab. Die Ganglienzellen des Sympathicus sind überwiegend multipolar, beim Kaninchen meist zweikernig, bei den Amphibien zeigen sie eine Spiralfaser um den Achsenzylinder.

Schließlich sei noch erwähnt, daß Cleghorn⁵) den Extrakt von sympathischen Ganglien eine depressorische Wirkung auf den Blutdruck ausüben sah, die aber nicht von ihrem Cholingehalt herrührt.

cf. hierzu die Angaben bei Mc. William, Journ. of Physiol. 9, 378, 1888;
 ferner für den Frosch-Vagus: Sh. Imamura, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901,
 187. — 2) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, S. 352. — 3) Ebenda 1898, S. 124. —
 Compt. rend. Soc. de Biol. 1900, p. 532; ebenda 1901, p. 335. — 5) Journ. of Boston Soc. of Med. scienc. 4, 239, 1900.

Außer dem eigentlichen Sympathicus gibt es im Körper noch andere sympathische oder besser autonome Fasern. Sie entstammen nicht dem Grenzstrang, sie sind nicht mit dem eigentlichen sympathischen System durch Nervenfasern verbunden, und sie entspringen nicht aus den Teilen des Rückenmarks, aus denen der Grenzstrang hervorgeht, sondern aus davon getrennten Abschnitten des Zentralnervensystems. Dazwischen liegen wieder Regionen, die nach Langleys Ansicht keine autonomen Fasern abgeben, was aber noch weiterer Prüfung bedarf. Nach den Ursprungsregionen unterscheidet Langley daher neben dem System des Grenzstranges noch drei autonome Systeme.

Das Mittelhirnsystem, dessen präzellulare Fasern im Oculomotorius austreten und im *Gangl. ciliare* endigen. Hier beginnt der autonome (sympathische) Neuron, dessen Neurit als kurzer Ciliarnerv zum Auge zieht.

Das bulbäre System aus dem Kopfmark, dessen präzellulare Fasern im 7., 9. und 10. Gehirnnerven austreten und die Schleimhaut- und Eingeweidewirkungen dieser Nerven verursachen.

Endlich das sacrale System entspringt aus dem Sacralmark; die präzellularen Fasern treten durch den 1. bis 3. Sacralnerven aus und ziehen im N. erigens zu Rectum, Anus, Blase und äußeren Geschlechtsorganen. Sie endigen in den hier gelegenen Ganglien des Plexus hypogastricus, von wo dann die postzellularen Fasern zu den Geweben gehen.

Über die Lage der Ursprungszellen (der autonomen Kerne) innerhalb der zentralen Regionen dieser drei Systeme ist zur Zeit noch nichts bekannt. Betrachten wir jetzt die physiologischen Funktionen der einzelnen Systeme im besonderen, zunächst die des eigentlichen Sympathicus.

Halssympathicus.

Der Halssympathicus ist bei seiner leichten Zugänglichkeit für die Präparation am häufigsten Gegenstand der Untersuchung gewesen, und bis in die neueste Zeit reicht die lange Reihe der an ihm gemachten Beobachtungen, die oft in sehr widerspruchsvoller Weise gedeutet worden sind. Folgendes ist sicher gestellt:

1. Wirkungen auf das Auge¹): a) Erweiterung der Pupille durch Kontraktion des *M. dilatator pupillae*, dessen Existenz, lange ein Gegenstand der Kontroverse, nunmehr allgemein angenommen ist. b) Retraktion der *Membrana nictitans (Palpebra tertia)* infolge Kontraktion des zuerst von H. Müller beschriebenen fächerförmigen längsgestreiften (glatten) Muskels am nasalen Augenwinkel (*M. retractor palpebrae tertiae*). c) Erweiterung der Lidspalte und Vordrängen des Bulbus infolge Kontraktion der zahlreichen längsgestreiften (glatten) Muskelfasern in der *Membrana orbitalis*; auch in den Augenlidern finden sich längsgestreifte Muskelfasern, durch die sie verschmälert werden; ferner in der Tenonschen Kapsel. d) Verengerung der Gefäße der Conjunctiva und Iris. Diese Gefäßwirkung auf die Iris ist, wie schon Donders und Hamer nachwiesen, unabhängig von der Wirkung auf die Pupille, wie ja auch Langley und Anderson²) umgekehrt zeigten, daß die Pupillen-

Über die Wirkungen auf den intraocularen Druck s. dieses Handb. 3, 467. —
 Journ. of Physiol. 13, 583, 1892.

erweiterung nicht von der Gefäßwirkung herrührt. Auch die in der Chorioidea verlaufenden hinteren Ciliararterien verengern sich beim Kaninchen auf Sympathicusreizung, wie Wegner zuerst sah und Leber bestätigte¹). Ob und in welcher Weise ein Einfluß auf die Retinalgefäße vorhanden ist, läßt sich bei der großen Zahl der entgegenstehenden Angaben noch nicht sicher sagen²).
e) Vermehrte Tränenabsonderung.

Die Behauptung von Weymouth Reid3), daß der Oculomotorius zugleich hemmende Fasern für den Dilatator enthalte, hat jüngst Anderson4) widerlegt. Ebensowenig läßt sich die Behauptung Reids, die auch Onuf und Collins⁵) wieder aufgestellt haben, aufrecht erhalten, daß der Halssympathicus neben den dilatierenden auch verengernde Fasern für die Pupille führe. Daß nach Dogiel⁶) der Halssympathicus pupillenerweiternde Fasern für dieselbe und pupillenverengernde Fasern für die entgegengesetzte Seite enthält, beruht, wie Schenck?) nachgewiesen, auf einer irrtümlichen Deutung der Tatsache, daß bei Reizung des Sympathicus einer Seite der hier vermehrte Lichteinfall konsensuell auf der anderen Seite Verengerung bewirkt. Auch die von Colema Balogh, François-Franck und zuletzt von Onuf vertretene Anschauung, daß nicht alle dilatierenden Fasern durch den Halssympathicus verlaufen, ist ebenfalls von Anderson b) widerlegt worden. Anderson führt den Nachweis, daß alle Fasern, die zur Iris gehen, entweder auf dem Wege des Oculomotorius oder des Sympathicus dahin gelangen. Purfour du Petit (1727)9), dem wir die ersten im ganzen durchaus richtigen Beobachtungen über den Einfluß der Sympathicusdurchschneidung auf das Auge verdanken, hat auch angegeben, daß nach dieser Operation die Cornea sich abflache. Einen Einfluß des Sympathicus auf die Gestalt der Linse fanden dann Morat und Doyon 10), die in dem Sympathicus den Antagonisten des Oculomotorius für die Accommodation sahen. Dagegen hat Heese 11) in einer sorgfältigen Arbeit jeden Einfluß des Sympathicus bei Kaninchen und Katze auf die Gestalt der Cornea und der Linse und auf die Accommodation bestritten. Auch Langley und Anderson 12) konnten keinen Einfluß auf die Linsengestalt feststellen, zu welchem Resultat übrigens 1868 schon Hensen und Völkers gekommen waren. Heß und Heine 13) und auf Veranlassung von Heß noch einmal Römer und Dufour¹⁴) haben, ohne Kenntnis der Heeseschen Arbeit, bei Hunden und Kaninchen ebenfalls einen Einfluß der Sympathicusreizung auf die Accommodation in Abrede gestellt. Im gleichen Jahre erschien dann eine Arbeit von Terrien und Camus 15), die keine Abnahme, sondern eine Zunahme der Refraktion des Auges um 1 bis 2,5 D auf Reizung des durchschnittenen Sympathicus fanden.

2. Vasomotorische Wirkungen. Wie zuerst Claude Bernard ¹⁶) fand, hat Reizung des Halssympathicus Kontraktion der Blutgefäße der Haut und Schleimhaut des Kopfes und der Speichel- und anderer Drüsen zur Folge. Diese Wirkung ist leicht demonstrabel am Ohr des Kaninchens; sehr deutlich ist sie auch an den Speicheldrüsen, nur schwach an der Zunge. Infolge der Gefäßverengerung und der dadurch verminderten Blutzufuhr sinkt die Temperatur der betreffenden Kopfseite; beim Kaninchen fühlt sich das Ohr

Leber, Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, in Gräfe-Sämisch, Handb. d. Augenheilk., II. Aufl., 1. Teil, II. Bd., XI. Kap., p. 198, 1903. —
 cf. Leber, l. c. p. 144. —
 Journ. of Physiol. 17, 438, 1895. —
 Ebenda 30, 290, 1904. —
 l. c. —
 Pflügers Arch. 56, 500, 1894; cf. Tümanziew, ebenda 69, 189, 1897. —
 Ebenda 62, 494, 1896 u. 75, 110, 1899. —
 Journ. of Physiol. 30, 15, 1904. —
 Hist. de l'Acad. Roy. des Sciences. —
 Arch. de Physiol. 3, 507, 1891. —
 Pflügers Arch. 52, 565, 1892. —
 Journ. of Physiol. 13, 554, 1892. —
 Gräfes Arch. 46, 243, 1898. —
 Ebenda 54, 491, 1902. —
 Arch. d'Ophthalmol. 1902, Juni, p. 385; Compt. rend. Soc. Biol. 1902, p. 579. —
 Compt. rend. Soc. Biol. 1851, p. 163.

deutlich kühler an. Dastre und Morat¹) fanden zuerst, daß beim Hunde Reizung des Halssympathicus mit mittelstarken und starken Strömen Gefäßerweiterung und dadurch lebhafte Rötung der Schleimhaut von Lippen, Zahnfleisch, Wangen, hartem Gaumen, Nase und benachbarten Hautteilen hervorruft; bei schwachen Strömen erfolgt zuerst Gefäßverengerung. Bei allen anderen bisher untersuchten Tieren tritt bei Strömen jeder Stärke primäre Verengerung auf.

Die Nerven für die Ohrgefäße des Kaninchens stammen nicht bloß vom Gangl. cervic. sup., sondern auch vom Gangl. stellatum, von wo sie mit dem N. vertebralis zum 3. Cervicalnerven ziehen. Reizung dieses Nerven oder seines Astes, des N. auricularis magnus, ruft, wie Schiff zuerst gefunden, Kontraktion der Gefäße an der Spitze des Ohres hervor. Neuerdings geben I. S. und Clara Meltzer²) an, daß in der Mehrzahl der Fälle (von 24 Kaninchen) der 3. Cervicalnerv die Vasomotoren für das ganze Ohr führt mit Ausnahme eines kleinen Bezirks um die unteren zwei Drittel der Zentralarterie, für den der Sympathicus die Vasomotoren enthält. Links sind die Reizwirkungen (wie die Durchschneidungswirkungen) stets ausgesprochener als rechts. Damit stimmt überein, daß beim Kaninchen der linke Sympathicus meistens stärker ist als der rechte. Ein Einfluß auf die Hirngefäße, verengernder oder erweiternder, wie er von Hürthle, François-Franck und anderen behauptet worden, ist von Hill und Macleod³), wie schon vorher von R. F. Fuchs, von Bayliss und Hill, bestritten, neuerdings von Jensen⁴) wieder aufrecht erhalten worden.

- 3. Sekretorische Wirkung auf die Speicheldrüsen (das Nähere s. dort), auf die Tränendrüsen, auf die Drüsen der Schleimhaut des Kopfes und, wo solche sich finden, auf die Schweißdrüsen.
- 4. Pilomotorische Wirkung. Bei der Katze werden nach Langley und Sherrington⁵) die Haare in einem Bezirk zwischen Auge und Ohr (face area), in der Occipitalgegend, bisweilen auch in der ganzen Rückengegend des Kopfes und in der vom 3. Cervicalnerv versorgten Nackengegend aufgerichtet; beim Affen an der Stirn, Kopfhaut und in der Schläfen- und Wangengegend. Beim Igel erfolgt Aufrichtung der Stacheln in der Kopf- und oberen Nackengegend.

Ferner ist eine Teilnahme des Halssympathicus an der motorischen Innervation des Kehlkopfes beim Hunde von Onodi⁶) und von Broeckaert⁷) behauptet. Nachprüfung durch P. Schultz⁸) aber hat ergeben, daß bei Affe, Hund, Katze, Kaninchen der Halssympathicus keine motorischen Fasern für den Kehlkopf enthält. Ein aus der menschlichen Pathologie neuerdings veröffentlichter Fall, der die Innervation des Kehlkopfes durch den Sympathicus beweisen soll, ist nicht eindeutig⁹).

Durchschneidet man den Sympathicus am Halse, so treten entsprechend den beschriebenen Reizwirkungen gewisse Ausfallserscheinungen auf. Daraus geht hervor, daß der Sympathicus vom Zentralnervensystem her dauernd einen Zustand mäßiger Erregung, einen Tonus, auf gewisse von ihm versorgte

¹⁾ Compt. rend. Acad. d. sc. 91, 393, 441, 1880; Rech. expérim. sur le système nerv. vaso-moteur, Paris 1884, p. 102; cf. auch Langley and Dickinson, Proc. Roy. Soc. London 47, 380, 1890. — 2) Americ. Journ. of Physiol. 9, 57, 1903. — 3) Journ. of Physiol. 26, 394, 1901. — 4) Pflügers Arch. 103, 196, 1904; cf. Biedl und Reiner, Pflügers Arch. 79, 158, 1900. — 5) Journ. of Physiol. 12, 278, 1891; cf. Langley, ebenda 15, 176, 1894; für den Igel, ebenda 14, 1893. — 6) Die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfnerven, Berlin 1902. — 7) Etude sur le nerf récurrent laryngé, Bruxelles 1903, p. 145 ff. — 6) Arch. f. Laryngol. 16 (1903). — 9) Krebs, Stimmstörung nach Verletzung des Halssympathicus; achte Versammlung d. Vereins südd. Laryngol. 1901 in Heidelberg, S. 32.

Gewebe unterhält; dieser wird normalerweise reflektorisch durch hemmende Wirkung vom Zentralnervensystem her unterbrochen. Solche Gebilde, die sich in einem Tonus befinden, sind zunächst der Dilatator pupillae und die längsgestreiften (glatten) Muskeln des Auges. Daher tritt nach Durchschneidung des Halssympathicus eine Verengerung der Pupille auf, indem der gleichzeitig vom Oculomotorius auf den Sphincter ausgeübte Tonus überwiegt; ferner erfolgt Vortreten der Membrana nictitans, Verengerung der Lidspalte (Ptosis sympathica) und Zurückziehen des Augapfels. In einem Tonus befinden sich ferner die Blutgefäße des Kopfes, so daß nach der Durchschneidung eine Erweiterung und wegen der dadurch bedingten stärkeren Blutzufuhr eine Erhöhung der Temperatur eintritt, beides besonders leicht wieder am Kaninchenohr zu demonstrieren. Weniger deutlich ist die Gefäßerweiterung an den Schleimhäuten, nur in der Conjunctiva ist sie noch ausgesprochen. Keine bestimmten paralytischen Effekte zeigen die Speicheldrüsen, was gegenüber der bekannten paralytischen Sekretion nach Chordadurchschneidung hervorgehoben werden muß. Unmittelbar nach der Durchschneidung des Halssympathicus tritt wohl eine Erweiterung der Drüsengefäße ein, die aber bald vorüber geht; eine Abnahme in der Größe der Drüse oder eine histologische Veränderung der sezernierenden Zellen konnte Langlev beim Kaninchen nicht nachweisen 1).

Diese paralytischen Effekte treten gewöhnlich innerhalb weniger Sekunden nach der Durchschneidung bis zur vollen Höhe ein, nur bei narkotisierten Tieren kann sich der Eintritt verzögern. Nach einiger Zeit erfolgt bis zu einem gewissen Grade Rückkehr zur Norm. Wie weit schließlich diese Rückkehr geht, darüber lauten die Angaben im einzelnen verschieden. Sie ist übrigens bei verschiedenen Tieren verschieden, beim Kaninchen im allgemeinen größer als bei Katze, Hund, Affe.

Die Verengerung der Pupille auf der durchschnittenen Seite bleibt bei Katze und Hund dauernd deutlich, wenn sie auch geringer ist als zu Anfang; beim Kaninchen ist die Differenz zwischen operierter und nicht operierter Seite schon nach ein bis zwei Wochen sehr gering. Die Lidspalte zeigt bei der Katze noch nach mehreren Monaten eine mehr oder minder deutliche Verengerung; die Membrana nict., die in den ersten Tagen die Cornea bis zur Hälfte bedeckt, zieht sich fast vollständig zurück, doch tritt sie dann bisweilen wieder weiter hervor. Sehr langsam geht bei Affe, Hund und Katze die Gefäßerweiterung zurück; ob dies überhaupt vollständig geschieht, scheint fraglich. Beim Kaninchen geht die Erweiterung der Ohrgefäße nach Durchschneidung des Halssympathicus oft schon nach vier bis fünf Tagen fast vollständig zurück; hier treten möglicherweise die im N. auricularis magnus verlaufenden Gefäßnerven ergänzend ein, die ja nach I. S. und Clara Meltzers Beobachtungen einen größeren Anteil an der Gefäßinnervation der Kaninchenohres haben. Damit hängt zusammen, daß nach diesen Autoren²) die nach Durchschneidung der Cervicalnerven eintretende Blutüberfüllung immer länger anhält als nach Sympathicusdurchschneidung. Doch werden auch nach Durchschneidung beider Nerven die Blutgefäße schließlich wieder enger. In diesem Falle bewahren sie auch, wie schon Schiff3) fand, ihre Erregbarkeit und Kontraktilität und zeigen die bekannten rhythmischen Volumschwankungen.

Mit der Hyperämie hat Saalfeld ') die von Schiff und dann von S. Mayer gemachte und von ihm bestätigte Beobachtung in Zusammenhang gebracht, daß bei Kaninchen nach voraufgegangener Resektion des Halssympathicus und des

Journ. of Physiol. 6, 71, 1885; cf. Bradford, ebenda 9, 304, 1888. — ²) l. c.
 Schiff, Arch. f. physiol. Heilk. 13, 525, 1854; cf. Leçons sur la physiol. de la digestion, Turin. 1867, p. 233. — ⁴) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901, S. 429.

Auricularis magnus und gleichzeitiger Enthaarung beider Ohren das Wachstum der Haare auf der operierten Stelle wesentlich energischer ist als auf der gesunden. Eine gleiche Beobachtung hat Levinsohn 1) am Affen gemacht. Auch Pye-Smith 2) sah ohne vorausgegangene Depilierung am Kaninchen nach Durchschneidung derselben Nerven die Haare länger und dichter als auf der normalen Seite wachsen.

Daß die Ausfallserscheinungen in gewissem Umfange auch noch nach langer Zeit bestehen können, dafür liegen Beobachtungen von Cl. Bernard, Budge, Schiff, Pye-Smith³) und Paneth⁴) vor. Pye-Smith fand bei einem Kaninchen nach Durchschneidung des Halssympathicus und des Auricularis magnus die paralytischen Effekte in nahezu maximaler Ausdehnung noch nach 5 Jahren 7 Monaten bestehen. Hier hatten sich auch die rhythmischen Pulsationen an den Ohrgefäßen nicht wiederhergestellt.

Auch das Eintreten trophischer Störungen nach Resektion des Halssympathicus ist behauptet worden, insbesondere sollten sie am Auge hervortreten, wenn man die Operation am neugeborenen Tiere vornimmt. Schon Purfour du Petit und später Cl. Bernard sahen bei Hunden, Vulpian beim Meerschweinchen nach Sympathicusdurchschneidung Verkleinerung des Bulbus. Angelucci⁵) beobachtete bei jungen Hunden nach Exstirpation des Gangl. cervic. sup. auf der betreffenden Kopfseite Alopecie im Gesicht, schwächere Entwickelung der Schädelknochen, Verminderung des Bulbusgewichts (um 1/6) und des Bulbusdurchmessers. Die Folgeerscheinungen am Auge konnten jedoch von Hertel, Roebroeck, Levinsohn 6) am Kaninchen nicht bestätigt werden. Auch am Affen fand Levinsohn keine gröberen Störungen, nur glaubte er eine Verkleinerung des vorderen Augenabschnittes und nach Ganglionexstirpation eine Verlängerung und Verschmälerung des Sphincter feststellen zu können. Keine wesentlichen Wachstumoder Ernährungsstörungen nach Sympathicusresektion fanden ferner Moussu und Charrin 7) bei jungen Hunden, Ziegen, Kaninchen. Auch über die Ausfallserscheinungen beim Menschen liegen hinreichende Erfahrungen vor, besonders aus neuerer Zeit, da man die Resektion des Sympathicus zur Heilung des Glaucoms, des Morbus Basedowii und sogar der Epilepsie empfohlen hat. Die beobachteten Folgen sind im wesentlichen von gleicher Art wie die bei den Tieren, und auch die Restitution vollzieht sich in ähnlichem Umfange. Dauernd bestehen bleibt, nur in vermindertem Grade, die Pupillenverengerung, die Ptosis und die Gefäßerweiterung am Ohr und im Gesicht. Eine charakteristische Erscheinung tritt noch hinzu. Beim Menschen finden sich im Gesicht Schweißdrüsen; infolgedessen tritt nach Sympathicusresektion auch Ausbleiben der Schweißsekretion in der entsprechenden Gesichtshälfte auf. Neuerdings haben Jonnesco und Floresco8) einen interessanten Bericht veröffentlicht. Noch 31/2 Jahre nach Sympathicusresektion zeigte der Patient Pupillenverengerung, Ptosis und Gefäßerweiterung; das sind bleibende Störungen (siehe oben den Bericht von Krebs). Vorübergehend sind Verminderung des Augendruckes, Ausbleiben des Schwitzens, Erschwerungen des Kauens und Schluckens. Weder am Auge noch am Gehirn konnten Funktionsstörungen nachgewiesen werden, ebensowenig trophische Störungen.

Was den Ursprung der präzellularen Fasern aus dem Rückenmark angeht, so sei daran erinnert, daß die von Waller und Budge gemachte Entdeckung des Austrittes der pupillenerweiternden Fasern aus dem Rückenmark durch den zweiten Thoracalnerven es war, welche zuerst den Anschauungen über den Zusammenhang zwischen dem sympathischen und dem zentralen Nervensystem eine bestimmte Grundlage gab. Durch zahlreiche spätere Unter-

Gräfes Arch. 45, 144, 1902. — ²) Journ. of Physiol. 8, 25, 1887. —
 I. c. — ⁴) Zentralbl. f. Physiol. 1887, S. 272. — ⁵) Arch. di Ottalm. 1 (1883). —
 Gräfes Arch. 55, 144, 1902; cf. auch Leber, I. c. S. 107. — ⁷) Compt. rend. Acad. d. scienc. 135, 1018, 1902. — ⁸) Arch. de Physiol. et Pathol. gén. 1902, p. 845.

suchungen ist dann der Ursprung der präzellularen Fasern für die verschiedenen Gewebe aufgeklärt worden, wobei besonders die Arbeiten der englischen Forscher genannt werden müssen. Die folgende nach Langley entworfene Tabelle gibt in übersichtlicher Weise die wesentlichen Ergebnisse für die Katze wieder. Durch die Zahlen soll annähernd die Stärke der Wirkungen ausgedrückt werden.

Brustnerven	Dilatator pu- pillae, Gefäße der Iris	Membrana nict., Muskeln der Orbita u. der Augenlider	Sekretion der Submaxillar- drüse	Blutgefäße des Ohres und des Kopfes	Haare des Gesichtes	Haare hinten am Kopf und am oberen Teil des Halses
I	6	5	2	2		
II	5	6	6	6		
III	2	4	4	6		
IV		2	3	4	4	2
V		1	1	2	6	5
VI					5	6
VII					3	3

Hinzuzufügen ist, daß verschiedene Tiere im einzelnen eine etwas verschiedene Anordnung zeigen. So entstammen die Sekretionsfasern für die Submaxillardrüse des Hundes dem 2. bis 5. Brustnerven, die stärkste Wirkung gibt der zweite. Die Pilomotoren für die Kopfgegend entspringen beim Affen nach Sherrington vom 2. bis 5. Brustnerven.

Alle diese Nerven, die im Halssympathicus aufwärts steigen, sind nach obigem Schema präzellulare Fasern. Sie haben keine Zellunterbrechung in den Ganglien, die sie durchlaufen (oberste Brustganglien, Gangl. stellatum, Gangl. cervic. inf.), sondern sie endigen erst im Gangl. cervic. sup. um die Zellen der hier beginnenden sympathischen Neuronen, von denen dann die postzellularen Fasern abtreten 1). Doch ist zu bemerken, daß bisweilen einige versprengte Zellen schon unterhalb des Ganglions im Halssympathicus selbst sich vorfinden, so daß also hier schon einige präzellulare Fasern endigen.

Über den Verlauf der postzellularen Fasern finden sich die ersten Angaben bei Waller und Budge²). Sie konnten nach Durchschneidung der zur Carotis int. gehenden Äste degenerierte Fasern zum R. ophthalmicus des Trigeminus verfolgen; Reizung dieses Astes brachte dann nicht mehr, wie vorher, Pupillenerweiterung hervor. In der Tat verlaufen, wie neuere Untersuchungen bestätigt haben, die Pupillenerweiterungsfasern und auch die Nerven zu den übrigen längsgestreiften (glatten) Muskeln des Auges mit jenem Trigeminusast und treten in die langen Ciliarnerven über. Überhaupt zieht die Mehrzahl der postzellularen Fasern zu den Ästen des Trigeminus und verbreitet sich mit seinen sensiblen Zweigen; außer den genannten gehen die Vasomotoren für Haut und Schleimhaut zum R. maxill. sup. und inf. Für den hinteren Teil der Zunge, für Pharynx und Larynx verlaufen

¹) Am Gangl. cervic. sup. fand Eve, daß Abkühlung und Erwärmung bis zu bestimmten Temperaturgraden die Fortleitung der Erregung im Ganglion aufhebt, Rückkehr zur Norm sie wieder herstellt. Journ. of Physiol. 26, 119, 1900. — ²) Compt. rend. Acad. d. scienc. 33, 418, 1851.

die postzellularen Fasern im Glossopharyngeus, in den Pharyngealzweigen und im Laryngeus sup. des Vagus; einige wenige Fasern für die Zunge finden sich auch im Hypoglossus. Was die vom Gangl. cervic. sup. für das Ohr abgehenden Vasomotoren anlangt, so läuft bei der Katze ein Teil derselben auf dem Wege der grauen Äste, die das Ganglion zu den ersten drei Cervicalnerven abgibt. Beim Kaninchen treten sie meist in das Bündel über, das vom Ganglion zur Carotis ext. geht. Doch enthalten bei Katze und Kaninchen auch die vorderen vom Ganglion abgehenden Bündel Vasomotoren für das Ohr; beim Hunde sind darin die Mehrzahl dieser Vasomotoren enthalten. Die Fasern für die großen Speicheldrüsen ziehen in den Ästen zur Carotis ext. Außerdem geht noch vom Ganglion je ein Bündel zur Carotis int., eins zum Oculomotorius und eins zum Abducens, deren Bedeutung noch nicht feststeht.

Brust-, Bauch- und Beckensympathicus (Grenzstrang).

Vertebrale Ganglien.

Die Kette der vertebralen Ganglien versorgt, wie erwähnt, die autonomen Gebilde der Haut des Stammes und der Extremitäten. Im einzelnen sind die Wirkungen folgende:

1. Vasomotorische Wirkung: Kontraktion der Arterien, an verschiedenen Stellen in verschiedener Stärke. So ist von Lewaschew 1) die schon von Grützner und Heidenhain 2) gefundene interessante Tatsache bestätigt, daß die vasoconstrictorische Wirkung auf die Zehen und auf die Pfote größer ist als auf den Unterschenkel und auf diesen wieder größer als auf den Oberschenkel, was Lewaschew mit der Wärmeregulation des Körpers in Zusammenhang bringt. Auf die Kapillaren sind bisher Reizwirkungen von Nerven nicht beobachtet worden, für die Venen ist constrictorische Wirkung bei Kaninchen und Katzen am Schenkel behauptet worden 3). Auch Dilatation der Arterien tritt unter gewissen Umständen ein und dadurch Rötung der Haut und Erhöhung ihrer Temperatur. Solche vasodilatatorische Wirkung war schon oben beim Halssympathicus erwähnt; sie wurde von Dastre und Morat beim Hunde gefunden. Die Existenz solcher Erweiterungsfasern für die Hautgefäße überhaupt wurde zuerst durch Goltz am N. ischiadicus sichergestellt 4).

Reizte er nämlich diesen Nerven mit tetanisierenden Strömen, nachdem er ihn einige Tage zuvor durchschnitten hatte, so erhielt er primäre Gefäßerweiterung im Bereich der von dem Nerven versorgten Hautbezirke. Diese Beobachtung stand im Gegensatz zu allen bisherigen Beobachtungen, wobei man immer nur bei Reizung des durchschnittenen Ischiadicus Gefäßverengerung erhalten hatte. Ostroumoff⁵) gelang es, diesen Widerspruch zu lösen, indem er zeigte, daß die Gefäßerweiterungsnerven im durchtrennten Nervenstamm länger ihre Erregbarkeit bewahren als die gefäßverengernden, so daß nach einigen Tagen nur die ersteren reizbar sind, nicht aber die letzteren. Daß man bei Reizung der frischen Nerven Gefäßverengerung bekommt, liegt daran, daß hier die Wirkung der Gefäßverengerer überwiegt. Noch eine weitere Verschiedenheit zwischen Vasoconstrictoren und

¹) Pflügers Arch. 28, 397, 1882. — ²) Ebenda 16, 1, 1877. — ³) Bancroft, Americ. Journ. of Physiol. 1, 477, 1898; s. a. Thompson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 102. — ⁴) Pflügers Arch. 9, 174, 1874. — ⁵) Ebenda 12, 288, 1876.

Vasodilatatoren konnte Ostroum off nachweisen. Am frisch durchschnittenen N. ischiadicus gelang es nämlich, eine primäre Gefäßerweiterung zu erzielen, wenn man ihn mit schwachen tetanisierenden Strömen reizt. Hier also verhalten sich die Dilatatoren gerade umgekehrt, wie die im Halssympathicus des Hundes, die nicht auf schwache, sondern gerade auf mittelstarke und starke Reize ansprechen. Ferner kann man primäre Gefäßerweiterung erhalten, wenn man mit einzelnen Induktionschlägen in großen Pausen (von 1 bis 5 Sekunden) reizt. Über die Art, wie die Gefäßerweiterung auf Reizung der Nerven zustande kommt, liegen zurzeit nur Hypothesen vor, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Nur das sei erwähnt, daß die Annahme von Dastre und Morat¹), daß die gefäßerweiternden Nerven auf die Zellen der Ganglien wirken, von denen die gefäßverengernden Nerven ausgehen, von Langley einfach dadurch widerlegt ist, daß, wo Gefäßerweiterung bewirkt wird, dieselbe auch von den postzellularen Fasern hervorgerufen wird 2).

- 2. Sekretorische Wirkung auf die Schweißdrüsen, wie sie sich bei Katze und Hund an den Ballen der Fußsohle vorfinden.
- 3. Pilomotorische Wirkung: bei Katze, Hund, Affe im Bereiche des Rückens nahe der Mittellinie, bei der Katze auch am ganzen Schwanz. Beim Igel werden dementsprechend die Stacheln aufgerichtet, beim Menschen kommt es zur Bildung der Cutis anserina.

Die präzellularen Fasern für diese Wirkungen treten, wie erwähnt, durch die weißen Rami corum. der Thoracal- und oberen Lumbalnerven aus dem Rückenmark in den Grenzstrang über. Da bei der Katze das Aufrichten der Haare sehr deutlich sich abhebt, und da Nikotin hier sich voll wirksam erweist, so hat Langley besonders dieses Tier und diese Wirkungen benutzt, um die zentralen Ursprünge und den peripherischen Verbreitungsbezirk der vertebralen Ganglien im Einzelnen aufzuklären 3). So gibt die

¹⁾ Recherches expérim. sur le syst. nerv. Paris 1884, p. 215, 326 ff. — 2) Langley, Journ. of Physiol. 11, 153, 1890; 15, 176, 1893; Langley and Dickinson, Proceed. Roy. Soc. 46, 424, 1889; 47, 388, 1890; Langley and Sherrington, Journ. of Physiol. 12, 278, 1891 u. a. — 3) Journ. of Physiol. 15, 176, 1893.

5.			(IV)				
	Τ	Ξ	Ξ				
4.	H	Π	Ξ				
.3	XIII	Τ	Π	Η			
ci.	XII	XIII	Ι	Π	Η		
1.	(XII)	(XIII)	Ξ	(II)	(III)		
5.	(XII)	(XIII)	Ι	П	H		
4.	_	Н	Н	н	Н	Η	
·.	IX	ХП	XIII	-	П		
5.	×	X	XII	XIII	Н		
1.	×	X	X	XIII			
13.	X	XI	XII				
12.	VIII	IX	X	XI			
	VII	VIII	IX	X	X		
10.	VII	VIII	IX	X			
6.	III	VIII	IX				
œ.							
7.							
. 9		6	X	X			
5.	M	VII	VIII	IX			
G. st.	IV	>	VI	М	VIII	(IX)	
G. c. s.	(I)	(H)	(III)	IV	Δ	VI	VII
	G. st. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 1. 2. 3. 4. 5. 1.	6. C. S. G. St. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 1. 2. 3. 4. 5. 1. 2	(I) IV VII VIII VIII VIII VIII VIII VIII	(I) IV VII VIII VIII VIII VIII VIII VIII	$ \begin{pmatrix} 3 & 6 & c.c.s. & 6.s.t. & 5. & 6. & 7. & 8. & 9. & 10. & 11. & 12. & 13. & 1. & 2. & 3. & 4. & 5. & 1. & 2. \\ (1) & 1V & VII & VIII & VII$	(1) IV VII VII VII VII VII VII VII VII VII	(i) IV VII VII VII VII VII VII VII VII VII

vorstehende Tabelle Langleys die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse über die Verbindungen der vertebralen Ganglien mit den einzelnen spinalen Nerven bei der Katze wieder. Man kann also hieraus für jedes vertebrale Ganglion die Herkunft der in ihm endenden präzellularen Fasern, d. h. seine Wurzeln aus dem Zentralnervensystem ablesen.

Die fetten Zahlen geben die mehr inkonstanten Verbindungen an, die eingeklammerten solche Verbindungen, die nicht durch pilomotorische Wirkungen ermittelt sind.

 $G.\ c.\ s. = Gangl.\ cervicale\ sup.;\ g.\ st. = Gangl.\ stellat.$, das zugleich die ersten drei Brustganglien umfaßt; das vierte hat wahrscheinlich dieselben Verbindungen wie das fünfte.

Für die Extremitäten fehlen die Pilomotoren; um hier die Verteilung der Nerven kennen zu lernen, beobachtet man die sekretorische Wirkung auf die Schweißdrüsen, die sich recht genau an den Fußsohlen der Katze 1 (und auch des Hundes) abgrenzen läßt. Die sekretorischen Fasern (für die vasomotorischen gilt im allgemeinen das gleiche) verlaufen für die Vorderpfote der Katze durch den 4. bis 9. Brustnerven und enden im Gangl. stellatum; von eben diesen Nerven (nur der 9. ist ausgenommen) erhält das Ganglion stellatum auch Pilomotoren. Die stärkste Wirkung gibt der 7. Brustnerv, eine geringere die anderen. Für die Hinterpfote treten bei der Katze die sekretorischen (und vasomotorischen) Fasern vom 12. Brustbis zum 3. Lumbalnerven inklusive aus und gehen zum 1. bis 4. Sacralganglion.

Was die peripherische Verbreitung der postzellularen Fasern angeht, so gibt jedes Ganglion pilomotorische und vasomotorische Fasern durch die grauen Rami zu dem zugehörigen Spinalnerven ab. Nur das Gangl. cervic. sup., stellat. und coccygeum, also Ganglien, wo die segmentale Gliederung verwischt ist (daher bisweilen auch die untersten Sacralganglien) geben Fasern zu mehreren Spinalnerven ab. Was den weiteren Verlauf angeht, so versorgen die Pilomotoren einen bandartigen Streifen nahe der Mittellinie, der dem sensiblen Verbreitungsbezirk des Ramus dorsalis der Spinalnerven entspricht.

Die ganze Anordnung wird unterbrochen da, wo die Nerven für die vordere und hintere Extremität abtreten, im Plexus brachialis und im Plexus lumbo-sacralis. Von den Nerven, welche die Plexus bilden, entsenden der mittelste oder zwei mittlere keinen dorsalen Hauptast für die Rückenhaut, diese führen auch keine Pilomotoren; vielmehr laufen die sympathischen Fasern, wie die Nerven selbst, mit ihnen direkt zur Extremität. Im Plexus brachialis gibt keine Pilomotoren ab der 8. Cervicalnerv, bisweilen dazu noch der 7. Cervicalnerv oder der 1. Brustnerv. Im Plexus lumbo-sacralis ist es der 1. Sacralnerv (bisweilen auch noch der 2. Sacralnerv oder der 5. Lumbalnerv). Es folgt also, wenn 1. und 2. Sacralnerv keine Pilomotoren abgeben, in der Hautversorgung auf den 5. Lumbalnerv unmittelbar der 3. Sacralnerv, und an das Band, in welchem die Haaraufrichtung von dem 5. Lumbalnerv versorgt wird, schließt sich unmittelbar an das Band, in welchem die Haaraufrichtung vom 3. Sacralnerven bewirkt wird. Beachtet man genauer die Größe der Bandstreifen, welche in der Rückenhaut die Pilomotoren der aufeinander folgenden Ganglien versorgen, so zeigt sich, daß sie nach oben und unten sehr wenig (1 bis 2 mm) in einander übergreifen, während hier die Versorgungsgebiete der sensiblen Hautäste, wie Sherrington gezeigt hat, sich bis zur Hälfte überlagern. Gerade umgekehrt ist es bei den Extremitäten. Hier findet, wie die sekretorischen Fasern lehren, eine beträchtliche Überlagerung der sympathischen Nerven statt 2).

¹) Langley, Journ. of Physiol. 12, 368, 1891; ebenda 13, 183, 1891; ebenda 17, 299, 1894; Bayliss and Bradford, Journ. of Physiol. 12, 375, 1891; ebenda 14, 10, 1894. — ²) Über die Pilomotoren des Ziesels s. Kahn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, S. 239.

4. Außer den genannten pilomotorischen, sekretorischen und vasomotorischen Wirkungen in der Haut des Rückens, der Extremitäten und des Schwanzes beherrscht der Beckenteil des Sympathicus bei Kaninchen, Katze, Hund auch noch die autonomen Gebilde in der Haut des Anus und der äußeren Geschlechtsorgane 1). Seine Reizung bewirkt Kontraktion der längsgestreiften (glatten) Muskeln und der Blutgefäße in der Haut der Anogenitalgegend und des Penis und der Vagina. Im einzelnen sind die verschiedenen Wirkungen bei verschiedenen Tieren dem Grade nach etwas verschieden; beim Weibchen sind die entsprechenden Wirkungen im allgemeinen etwas schwächer. Beim Hunde ist besonders stark entwickelt der Retractor penis, an dem Sympathicusreizung auch starke Kontraktion hervorbringt, ebenso, wie auch bei den anderen Tieren, an den Blutgefäßen, den längsgestreiften Muskeln des Körpers des Penis und des Praeputiums. Starke Kontraktion zeigt auch die Tunica dartos bei Katze und Hund, nicht aber die Blutgefäße des Scrotums. Sehr schwach ist die Scrotalkontraktion beim Kaninchen.

Den Ursprung aus dem Rückenmark als präzellulare Fasern nehmen die Nerven bei der Katze, wie für die Rückenhaut, ebenso auch für diese Gebilde durch den 13. Brust - und die ersten drei Lumbalnerven; dazu kommt aber noch der 4. Lumbalnery; die Fasern enden im 3., 4. und 5. Sacralganglion. Die stärkste Wirkung hat der 2. und 3. Lumbalnerv, die schwächste der 13. Brustnerv. Der 4. Lendennerv hat also zwar keine Wirkung auf die Haare des Schwanzes und die Schweißdrüsen und Blutgefäße des Fußes, wohl aber bewirkt er deutliche Kontraktion der genannten Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane. Diese Tatsache ist von Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage, ob die präzellularen Fasern eines Nerven mit allen Arten von Nervenzellen in einem Ganglion verbunden sind. Die vorstehende Tatsache beweist, daß dies offenbar nicht der Fall ist, vielmehr findet eine Auswahl in der Verbindung der präzellularen Fasern mit den Zellen verschiedener Gebiete statt. Es beschränken sich gewisse präzellulare Fasern auf die Zellen für ein bestimmtes Gebiet und ziehen an Zellen für andere Gebiete derselben, ohne Verbindung mit ihnen einzugehen, vorbei.

Von den Zellen der Ganglien gehen, wie bei den Hautästen, die grauen Fäden als postzellulare Fasern zu den Spinalnerven; in diesem Fälle sind es diejenigen, welche den Plexus pudendus bilden. Mit dessen Ästen ziehen sie zur Peripherie, und zwar sind es besonders die Endzweige des N. pudendus, der N. haemorrhoidalis inf. zur Haut der Analgegend, die Nn. perinaei mit den Scrotalnerven und der N. dorsalis penis (clitoridis). Bemerkenswert ist, daß diese Nerven zugleich quergestreifte Muskeln dieser Organe versorgen. Im allgemeinen gibt auch hier jedes Ganglion einen grauen Ast zu dem zugehörigen Spinalnerven ab, nur erleidet diese Regel hier ebenfalls eine Ausnahme, insofern gerade die letzten Sacralganglien nicht selten miteinander verschmelzen. Ferner sind, wie schon bemerkt, die Ganglien auch durch Querkommissuren miteinander verbunden; bei Reizung einer Hälfte erhält man also auch aus diesen Gebilden doppelseitige Wirkung. Einige Fasern für diese Gegend verlaufen übrigens nicht mit den Hautästen, sondern kommen vom Gangl.

 $^{^{1}}$) Langley and Anderson, Journ. of Physiol. 18, 67, 1895; ebenda 19, 72, 1895; ebenda 20, 85, 1895.

mesent. inf., also von einem prävertebralen Ganglion; ihr Ursprung aus dem Rückenmark ist aber der gleiche wie der von den vertebralen Ganglien kommenden Fasern.

Bemerkt sei schließlich noch, daß die äußeren Geschlechtsorgane und ihre Hautgebilde auch vom sacralen System durch den *N. erigens* innerviert werden, worauf wir noch zurückkommen.

Wie die sympathischen Fasern den Hautästen der Spinalnerven folgen, so kann man auch annehmen, daß sie die Muskeläste begleiten, um hier die Gefäße zu versorgen. In der Tat haben Vulpian 1) bei Reizung des N. ischiadicus, Grützner und Heidenhain²) auch bei Reizung des Bauchsympathicus Gefäßverengerung im M. gastrocnemius erhalten. Doch heben diese Forscher, wie auch Sadler3), Hafiz 4) und Gaskell 5) hervor, daß die Wirkung sehr viel schwächer ist als bei anderen Organen. Langley 6) glaubt aber, daß die bis jetzt vorliegenden Ergebnisse die Existenz von constrictorischen Nerven für die Muskelgefäße nicht hinreichend beweisen, seine direkten Beobachtungen sprechen dagegen. Bei mikroskopischer Beobachtung der Augenmuskeln oder der Muskeln des Kehlkopfes konnte er keine Verengerung der kleinen Blutgefäße bei Reizung des Halssympathicus bemerken. Auch die Frage nach der Existenz gefäßerweiternder Nerven im Muskel ist noch nicht geklärt. Zwar ist das Vorkommen solcher Nerven von Sadler, Hafiz, Gaskell, Heidenhain und Grützner behauptet worden. Sie beobachteten die aus den Muskelvenen ausfließende Blutmenge, Heidenhain die Temperatur, Gaskell auch direkt die Veränderung der Gefäßlumina unter dem Mikroskop. Langley?) hält auch diese Ergebnisse nicht für beweiskräftig, wenn er auch nicht die Möglichkeit des Vorkommens solcher Nerven in Abrede stellen will. Was insbesondere Gaskells Beobachtungen angeht, daß Reizung des Trigeminus beim Frosch primäre Erweiterung im M. mylohyoideus bewirkt, so kann man daraus deshalb keinen Schluß auf das allgemeine Verhalten der Muskeln ziehen, weil der M. mylohyoideus zur Zunge gehört, und für diese sind auch bei den Säugern dilatierende Fasern nachgewiesen.

Die prävertebralen Ganglien.

Das Ganglion stellatum ist das prävertebrale Ganglion für die Brusteingeweide. Von ihm gehen Fasern für das Herz ab, welche man gewöhnlich als Acceleratoren bezeichnet, die aber, da ihre Wirkung nicht bloß eine beschleunigende, sondern auch die Kontraktionskraft verstärkende und überhaupt eine die hemmenden oder inhibitorischen Vaguswirkungen verstärkende ist, besser als fördernde (Hoffmann) oder auch augmentatorische (Engelmann) Herznerven bezeichnet. Die präzellularen Fasern dieser Nerven enden im Gangl. stellatum; ihren Ursprung aus dem Rückenmark, wie den der anderen im Gangl. stellatum endenden Fasern gibt folgende Tabelle nach Langley an.

Ein Teil der Acceleratoren endet aber wahrscheinlich nicht in diesem Ganglion, sondern im Gangl. cervic. inf. Die postzellularen Fasern vom Gangl. stellatum bilden ein oder mehrere Fädehen, die eigentlichen sog. Acceleratoren, die zum Herzen ziehen; andere Fäden treten vom Gangl. cervic. inf. ab oder auch vom Verbindungszweige dieses Ganglions mit dem Vagus oder mit dem Gangl. stellatum (Ansa Vieusennii) ab. Es hat, wenn man die

Leçons sur l'appareil vaso-moteur 2, 170, Paris 1875. — ⁹) Pflügers Arch.
 16, 1; ebenda 16, 43, 1877. — ³) Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-phys.
 Kl., 1869, S. 195. — ⁴) Ebenda 1870, S. 224. — ⁵) Journ. of Physiol. 1, 276, 1878. — ⁶) Schäfers Textbook II, p. 639, 1900. — ⁷) l. c.

Brustnerv	Herz- beschleunigung	Lungengefäße	teren Hals und	Drüsen u. Ge- fäße der vorde- ren Extremität
I	3			
II	6			
III	6	6		
IV	4	6		2
V	. 3	6	3	4
VI		3 -	6	5
VII		3	5	6
VIII			3	5
IX			1	4

Die Zahlen geben wieder annähernd die Stärke der Reizwirkung an.

vorliegenden Angaben hierauf überblickt, allen Anschein, als ob sowohl zwischen den verschiedenen Tierklassen, als auch zwischen den einzelnen Individuen nicht unerhebliche Variationen vorkommen. Im übrigen ist der genauere Verlauf der prä- und postzellularen Fasern und die Verknüpfung mit den Ganglien noch nicht hinreichend erforscht 1).

Nach v. Bezold und Bever²) enthält auch der N. verlebralis beschleunigende Fasern. Auch im Vagus sind zuerst von Schiff³) und von Moleschott⁴) beschleunigende Herzfasern nachgewiesen. Ob sie regelmäßig bei den höheren Säugern vorkommen, ob sie, wie die hemmenden, aus dem Mittelhirn entspringen, oder ob sie als postzellulare Fasern aus dem Gangl. cervie. sup. hervorgehen und sich dem Vagus zumischen, oder wie sie sonst verlaufen, ist noch nicht aufgeklärt. Für den Halssympathicus hatte v. Bezold⁵) das Vorkommen accelerierender Fasern behauptet, doch ist das von anderer Seite nicht bestätigt worden, wenigstens nicht als regelmäßiger Befund. Möglicherweise sind dies Fasern, welche der Vagus von den in ihm enthaltenen Acceleratoren an den Sympathicus abgibt. Für den Menschen haben Wertheimer und Gaudier die Existenz accelerierender Fasern im Halssympathicus auf Grund eines Versuches bestritten⁶).

Für die Lunge soll der Brustsympathicus gefäßverengende Nerven führen. Sie entspringen nach Bradford und Dean 7), deren Angaben die obige Tabelle enthält, vom dritten bis siebenten Brustnerven inkl. Doch bezweifeln Tigerstedt 8) und Knoll 9) ihre Existenz. Schon Open chowski 10) hat darauf hingewiesen, daß bei einer Nervenreizung der Druck in der Lungenarterie schwanken kann, ohne daß dies auf einer Erregung etwaiger Vasomotoren zu beruhen braucht. Offenbar wird nämlich ein solcher Druckanstieg zu Stande kommen, wenn der Abfluß des linken Herzens erschwert ist, oder wenn eine größere Blutmenge in die untere Hohlvene von der Leber oder

 $^{^1)}$ Eine Darstellung des makroskopischen Verlaufs der Acceleratoren gibt Schuhmacher, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 111 (3), 1902. $-^2$) Unters. aus d. physiol. Labor. Würzburg 2, 235 (1867). $-^3$) Arch. f. physiol. Heilk. 8, 209, 1849; Unters. z. Naturlehre 10, 98, 1866; 11, 236, 1873. $-^4$) Moleschott, Unters. z. Naturlehre 7, 401, 1860; 8, 52, 1861; 8, 572, 601, 1862. $-^5$) Unters. über d. Innervation d. Herzens 1, 87, 1863. $-^6$) Compt. rend. Soc. de Biol. 1901, p. 137. $-^7$) Proceed. of Roy. Soc. 45, 369, 1889. $-^8$) Physiol. des Kreislaufs, Leipzig 1893, S. 491; vgl. auch: Der kleine Kreislauf, in Ergebnissen d. Physiol. 2 (2), 528, 1903. $-^9$) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, 99 (3), 11, 1890. $-^{10}$) Pflügers Arch. 27, 233, 1882.

den Darmgefäßen her fließt. Bradford und Dean glauben aber auch in neueren Versuchen 1) durch Reizung sympathischer Nerven, die direkt zur Lunge gehen, sichere vasomotorische Effekte erzielt zu haben, was François-Franck 2) bestätigt. Von anderer Seite [Cavazzani 3) für den Hund, Henriques 4) für Kaninchen, Hund] ist der Vagus als der Nerv angegeben, in dem gefäßverengernde und für die Katze (Henriques) gefäßerweiternde Nerven vorkommen. Allen diesen Angaben aber widerspricht die neueste Publikation: Brodie und Dixon 3) sahen weder auf Reizung des Vagus, noch des Sympathicus irgend eine Wirkung auf die Lungengefäße; alle Tatsachen sprechen nach ihnen dagegen, daß die Lungengefäße Vasomotoren besitzen. Auch für die Bronchialmuskeln enthält der Brustsympathicus keine Fasern. Solche, und zwar constrictorische, wie dilatatorische, enthält nach Dixon und Brodie 6) nur der Vagus.

Der Plexus coeliacus oder solaris umfaßt die prävertebralen Ganglien für die Baucheingeweide. Er vereinigt verschiedene paarige Ganglien zu einer mächtigen Gruppe (daher auch Cerebrum abdominale genannt), die bald mehr verschmolzen, bald deutlicher getrennt und besonders bezeichnet, durch Nervenzüge verbunden sind, und an die sich weiter peripheriewärts teils paarige, teils unpaarige Ganglien anschließen. Besonders tritt hervor, daß die einzelnen Knoten um die großen arteriellen Stämme angeordnet sind, wonach man sie als Gangl. coeliacum, mesent. sup., renale, mesent. inf. besonders bezeichnet hat. Die von diesen Ganglien ausgehenden postzellularen Fasern verlaufen hauptsächlich entlang den Arterien in die Peripherie und versorgen die zugehörigen Organe. Der Plexus solaris steht durch die Nn. splanchnici mit dem Grenzstrang und durch diesen mit dem Rückenmark in Verbindung; sie stellen also seine präzellularen Fasern dar. Man unterscheidet gewöhnlich jederseits einen N. splanchnicus major und minor, bisweilen kommt auch noch ein dritter Nerv vor. Die verschiedenen Bauchorgane sollen Fasern aus den beiderseitigen Nn. splanchnici empfangen, doch liegen noch keine eingehenden Untersuchungen darüber vor.

Vasomotorische Wirkung: Ludwig und Cyon zuerst und gleichzeitig v. Bezold und Bever hatten gezeigt, daß nach Durchschneidung der Splanchnici der Blutdruck erheblich (um 40 bis 60 mm Hg) sinkt, und daß Reizung des peripherischen Endes ihn zur alten Höhe und noch darüber hinaus ansteigen läßt. Damit war bewiesen, daß die Splanchnici vasoconstrictorische Fasern enthalten, und daß sie sich normalerweise in einem Tonus befinden. Dieser ist nach Asp?) beim Kaninchen größer als beim Hunde, da die Drucksenkung nach Durchschneidung der Splanchnici bei ersterem größer ist als bei letzterem. Die constrictorischen Fasern gehen zu den Gefäßen des Magens, des Darmes (doch sollen nach Arthaud und Butte §) die Magenund Darmgefäße verengernde Fasern auch vom Vagus empfangen), der Nieren, der Leber, der Milz, des Pankreas. Durch dieses große Verbreitungsgebiet sind die N. splanchnici die mächtigsten und für die Regulation der

 $^{^1)}$ Journ. of Physiol. **16**, 34, 1894. — $^2)$ Arch. d. physiol. 1895, p. 744, 816; ebenda 1896, p. 178, 193. — $^3)$ Arch. ital. de biol. **16**, 32, 1891. — $^4)$ Skand. Arch. f. Physiol. **4**, 229, 1892. — $^5)$ Journ. of Physiol. **30**, 476, 1904. — $^6)$ Journ. of Physiol. **29**, 97, 1903. — $^7)$ Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Klasse, 1867, S. 136, 148. — $^3)$ Du nerf pneumogastrique, Paris 1892, p. 55.

Blutverteilung und des Blutdruckes die wichtigsten Gefäßnerven. Über ein Drittel der gesamten Blutmenge soll nach Mall¹) bei ihrer Reizung aus der Bauchhöhle verdrängt werden können. Gefäßerweiternde Fasern in den Nn. splanchnici sind von Bradford²) und gleichzeitig von Johansson³) gefunden worden.

Sekretorische Wirkung auf das Pankreas; sie wird an anderer Stelle besprochen, ebenso die

Visceromotorische Wirkung auf den Verdauungstractus. Auch auf die Milz hat der Splanchnicus nach Bulgak⁴) einen motorischen Effekt, und zwar nur der rechte; Schäfer und Moore⁵) aber fanden beide Splanchnici wirksam.

Erwähnt sei noch, daß die Nn. splanchnici bzw. der Grenzstrang zentripetale Fasern enthalten, die beim Frosch sehr leicht Herzhemmung bewirken (Goltz, 1862), was nach Bernstein nach Durchschneidung der Vagi ausbleibt. Ferner enthält der Splanchnicus zentripetale Fasern zum Atmungzentrum, die insofern eine spezifische Wirkung haben, als ihre Reizung, gerade wie die des Laryng. sup., im Gegensatz zu allen übrigen sensiblen Nerven Inspirationshemmung macht.

Was den Ursprung der präzellularen vaso- und visceromotorischen Fasern aus dem Rückenmark angeht, so liegen darüber eine ganze Anzahl von Untersuchungen vor, doch stimmen die Ergebnisse in bezug auf die oberen und unteren Grenzen nicht ganz überein. Man kann sagen, daß sie entspringen vom 5. Brustnerv (möglicherweise auch vom 4., zweifelhaft, ob auch vom 3.) bis zum 3. Lumbalnerv bei der Katze und 2. Lumbalnerv beim Hunde. Fraglich ist, ob auch noch vom 3. und vom 4. Lumbalnerven beim Hunde Fasern für die Baucheingeweide abgehen; wenn sie vorhanden sind, können sie nach Langley nicht durch die Nn. splanchnici verlaufen 6). Die Fasern enden der Mehrzahl nach in den Ganglien des Plexus solaris, von wo dann die postzellularen beginnen und mit den Gefäßen sich in die Peripherie verbreiten 7).

Das Ganglion mesentericum inf. ist das prävertebrale Ganglion für die unteren Bauch- und die Beckeneingeweide; zu ihm treten als präzellulare Fasern besondere spinale Äste unterhalb der Splanchnici aus dem Grenzstrang. Wir treten hier in das Gebiet ein, das auch vom autonomen Sacralsystem versorgt wird. Das Ganglion, das jederseits aus einem oberen und einem unteren besteht, die alle durch Nervenfäden verbunden sind, umgibt die Wurzel der A. mesent. inf. und sendet als postzellulare Fasern aufsteigende Nerven ab teils zum Colon descendens, teils zum Plexus solaris, ferner die eigentlichen Nn. colonici zum Colon, die die A. mesent. begleiten, und schließlich nach abwärts jederseits einen, seltener zwei Nn. hypogastrici. Die motorische und inhibitorische Wirkung der Nerven auf das Colon wird an anderer Stelle besprochen. Hier sei angeführt, daß der Hypogastricus außerdem starke Blässe mit Kontraktion der Fallopischen Tuben und des Uterus (beim Männchen der entsprechenden Organe) hervorruft, ferner schwache Kontraktion der Blase, besonders im unteren (Cervical-) Teil in der Gegend der Einmündungstelle der Ureteren und des Sphincter vesicae int., sehr schwache oder keine Kon-

Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 409. — ²) Journ. of Physiol. 10, 390, 1889. — ³) Bihang till k. sv. vet.-akad. handl. 16, Afd. 4, Nr. 4, p. 37, 1890; cf. auch Laffont, Compt. rend. acad. scienc. 90, 705, 1880. — ⁴) Virchows Arch. 69, 181, 1877. — ⁵) Journ. of Physiol. 20, 1, 1896. — ⁶) Langley, ebenda 17, 120, 1894. — ⁷) cf. Langley, ebenda 20, 223, 1896.

traktion der Blutgefäße der Blase, schwache Kontraktion und Blässe des Sphinct. ani int. und seiner Schleimhaut und der äußeren Geschlechtsorgane 1).

Die präzellularen Fasern zum Gangl. mesent. inf. entspringen vom Rückenmark bei der Katze vom 1. bis 4. bzw. 5. Lumbalnerv, gelegentlich kommen einige Fasern auch von den unteren Brustnerven her. Beim Hunde sind die Ursprünge ein wenig höher, bei der Katze ein wenig tiefer. Von jedem einzelnen der Spinalnerven, die Fasern zum Ganglion schicken, können im allgemeinen sämtliche Wirkungen hervorgerufen werden, deren das Ganglion fähig ist. Die Wirkung der Spinalnerven einer Seite ist an der Blase ausgesprochen doppelseitig, ebenso an den äußeren Geschlechtsorganen, doch ist der gleichseitige Effekt stärker. Gering ist die gekreuzte Wirkung auf den Uterus.

Wie in den Ganglien des Plexus solaris, so endigen auch im Gangl. mesent, inf. die präzellularen Fasern der Mehrzahl nach. Doch können hier wie dort Abweichungen nach zwei Richtungen hin vorkommen. Es findet die Zellunterbrechung nicht in diesen Ganglien, sondern erst weiter peripherisch statt, erst in den am oder im Organ selbst liegenden Ganglien. So erklärt Langley, daß nach Durchschneidung der Lumbalnervenwurzeln doch degenerierte Fasern im Hypogastricus gefunden werden; es sind das eben noch präzellulare Fasern. Dasselbe kommt beim Plexus coeliacus vor; auch hier durchsetzen einige präzellulare Fasern das Ganglion und endigen erst weiter peripherisch, z. B. in Ganglienzellen des Pankreas. Zweitens kann die Zellunterbrechung schon vorher, schon im Grenzstrang selbst erfolgen. Daraus erklärt Langley, daß man trotz Nikotinvergiftung bei Reizung der Splanchnici eine schwache Blutdruckerhöhung (um 1 bis 2 mm) erhält. Es sind dann eben postzellulare Fasern gereizt worden. Jedenfalls können diese Abweichungen nur wenige Fasern betreffen. Die bisweilen nicht unbeträchtliche Anzahl markloser Fasern in den Splanchnici sind nach Langley der großen Mehrzahl nach präzellulare Fasern, die ihr Mark verloren haben.

Durchschneidungs- und Exstirpationsversuche im Bereiche der prävertebralen Ganglien.

Onuf und Collins²) sahen als Folgen der Entfernung des Gangl. stellatum (übrigens auch der unteren Teile des Brustsympathicus) einer Seite Anfälle von Niesen, Husten und Singultus, ferner nach Entfernung des Gangl. stellatum schleimig-eitrige Sekretion von der Nasen- und Bronchialschleimhaut auftreten. Daß hier Versuchsfehler vorliegen müssen, geht daraus hervor, daß Friedenthal³) beim Hunde nach beiderseitiger Entfernung des Gangl. stellatum und Gangl. cervic. inf. keinerlei derartige Störungen auftreten sah, und jüngst hat Anderson⁴) die Entfernung des Gangl. stellatum beiderseitig bei Kätzchen und Katzen beschrieben, wobei er ausdrücklich bemerkt, daß kein Zeichen von Atrophie oder Dystrophie in den Lungen oder in den von den Zweigen des Ganglions versorgten Hautgebieten vorhanden war. Die Tiere lebten mehrere Monate und verhielten sich ganz munter. Ebensowenig ist von diesem Forscher die andere Beobachtung von Onuf und Collins⁵) bestätigt worden, daß Entfernung des Gangl. stellatum Haarausfall am

¹⁾ cf. Langley and Anderson, Journ. of Physiol. 18, 67, 1895 (unterer Abschnitt des Darmes); ebenda 19, 71, 1895 (Blase), 86 (äußere Geschlechtsorgane), 122 (innere Geschlechtsorgane). — 2) l. c. p. 79. — 3) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 135. — 4) Journ. of Physiol 31, p. XXI. 1904. — 5) l. c. p. 96.

Kopfe bewirkt. Daß nach Exstirpation des Gangl. cervic. sup. im Gegenteil ein besseres Wachstum der Haare auf der betreffenden Kopfhälfte festgestellt worden ist, war schon erwähnt. Anderson sah an den operierten Katzen nur einmal einen deutlichen Abfall der Herzfrequenz, in verschiedenen Fällen keine Anderung und nur bei einem Kätzchen den Herzschlag schneller und kräftiger werden. Bei diesem Tiere erwies sich später das Herz absolut und relativ schwerer als bei den Kontrolltieren; die Vorderpfote war im allgemeinen wärmer als die Hinterpfote; eine paralytische Schweißsekretion fand nicht statt, vielmehr blieb die Vorderpfote auch dann, wenn das Tier erwärmt wurde, trocken. Auch auf den Darmkanal sollte nach Onuf und Collins1) die Exstirpation des Ganglion stellatum (oder des untersten Teiles des Bruststranges) einen schädigenden Einfluß haben; doch erübrigt es sich darauf einzugehen, da weder Friedenthal noch Anderson etwas Ähnliches in ihren Versuchen sahen.

Da die Splanchnici eine so mächtige Rolle für die Blutverteilung spielen, so glaubte man - und Versuche schienen es zu bestätigen -, daß ihre doppelseitige Durchschneidung eine tödliche Wirkung habe, indem die Tiere sich gleichsam in die erweiterten Gefäße der Bauchhöhle verbluteten. Zweifellos ist dieser Eingriff zunächst ein schwerer, aber, wie wir sehen werden, tödlich ist er nicht. Ferner waren als Folgeerscheinungen der Durchschneidung der Splanchnici angegeben Hyperämie der Därme, Flüssigkeitsansammlung in ihrem Lumen und Auftreten von profusen Diarrhöen, Auftreten von Glycosurie, eine Angabe, die zwar von Eckhard widerlegt war, die aber immer wieder in der Literatur sich findet. Allen diesen Angaben stehen jetzt die Versuche von Vogt²) gegenüber, der an drei Kaninchen und drei Katzen die Splanchnici doppelseitig durchschnitt und keine Störungen von seiten des Darmes oder der Nieren auftreten sah. Über ähnliche Versuche mit gleichem Erfolge berichtet Popielski³). Ein Hund, dem beiderseits ein 2 cm langes Stück des Splanchnicus entfernt war, und zwei andere Hunde, denen der Grenzstrang in der Bauchhöhle vom Zwerchfell bis zum Kreuzbein exstirpiert war, zeigten keinerlei Störungen von seiten des Verdauungstractus und lebten monatelang bei vollem Wohlbefinden. In diesen Versuchen Vogts und Popielskis sind in bezug auf die Baucheingeweide die präzellularen Fasern durchschnitten, das heißt, die Verbindung des Rückenmarkes mit den prävertebralen Ganglien, von denen dann erst die postzellularen Fasern für die Eingeweide abgehen. Dasselbe Ziel war schon in umfangreicher Weise durch Goltz bei seinen Hunden mit verkürztem Rückenmark erreicht worden. Es hatte sich gezeigt, daß die vegetativen Funktionen sich allmählich wieder herstellten. Die Verdauung, die Nierenfunktion, die Harn- und Kotentleerung, beim weiblichen Tiere die Trächtigkeit, der Geburtsakt und das Säugegeschäft zeigten keine Störung.

Es fragt sich nun weiter, was denn die Durchschneidung der postzellularen Fasern oder, was denselben Erfolg hat, die Exstirpation des Plexus coeliacus für die Baucheingeweide für Folgen hat. Auch hierüber liegt aus neuester Zeit eine ausgedehnte Versuchsreihe vor. Popielski⁴) hat mit allen Hilfsmitteln der modernen Chirurgie an 22 Hunden die totale Exstirpation des Plexus solaris vorgenommen, so daß hier die Gefahr der Peritonitis, akuter sowohl wie chronischer, welche früher vielfach das Bild trübte, ausgeschlossen war. Die Tiere, die von einem Tage bis zu einem Jahre lebten, zeigten keine Depression des Allgemeinzustandes, die von anderen Autoren als Folgeerscheinung angegeben ist; sie waren während der ganzen Zeit ihrens Lebens wohl und munter, spielten, fraßen gut und erschienen sonst völlig normal. Doch trat bei aufmerksamer Beobachtung eine Reihe von Störungen von seiten des Darmtractus auf. Die Störungen waren: 1. flüssige Fäces, anfangs von blutiger und später von weißlicher oder grauweißlicher Farbe; 2. Fäces mit großen Fetzen desquamierten Darmepithels; 3. schon stinkende Fäces; 4. periodische Abwechslung von flüssigen und konsistenten Ausleerungen. Diese Schädigungen lassen sich zurückführen auf eine dauernde maximale Erweiterung der Gefäße, auf eine Störung der Funktion des Sphincter des Ductus choledochus und auf eine ge-

¹⁾ l. c. p. 65. — 2) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 399, dort auch Literatur über Durchschneidung der Splanchnici. — 3) Ebenda 1903, S. 338. — 4) l. c., dort auch Literatur über frühere derartige Versuche.

steigerte (d. h. Aufhebung der Hemmung der) Darmperistaltik. Da diese Ausfallserscheinungen nach Splanchnicusdurchschneidung nicht auftreten, so muß man, wenn die Beobachtungen Popielskis richtig sind, auch dem von ihm gezogenen Schluß beistimmen, daß der *Plexus coeliacus* den Sitz eines selbständigen vasomotorischen Zentrums und eines selbständigen Darmhemmungzentrums darstellt.

Was das Ganglion mesent. inf. angeht, so haben Versuche von Lewandowsky und P. Schultz¹) gezeigt, daß weder Durchschneidung der prävertebralen Fasern, noch Exstirpartion des Ganglions oder Resektion der Hypogastrici, wenn hiermit nicht andere Eingriffe am Erigens (s. dort) kombiniert werden, dauernde Störungen für Blase und Mastdarm zur Folge hat, was neuerdings von Wlasow²) bestätigt ist.

Das autonome Mittelhirnsystem.

Die autonomen Fasern entspringen aus dem Mittelhirn im Gebiete der vorderen Vierhügel, treten im N. oculomotorius aus und endigen im Gangl. ciliare, das besonders bei der Katze nicht selten aus einem Haupt- und einem oder zwei accessorischen Ganglien besteht. Von hier beginnt der autonome Neuron, dessen markhaltiger Neurit in den kurzen Ciliarnerven zum Sphincter der Iris und zum Ciliarmuskel geht. Auch hier sollten mit den constrictorischen Nerven hemmende für den Gegenmuskel, den Dilatator, verbunden sein, was aber nicht bestätigt worden ist 3).

Das autonome bulbäre System.

Als zweifellos sympathische Ganglien des Kopfes sind (außer dem Gangl. ciliare) ihrer Entwickelung und ihrem Bau nach zu betrachten: das Gangl. spheno-palatinum, oticum, submaxillare und sublinguale. Sie liegen auf der Bahn der Äste des Trigeminus, verbreiten sich mit den sensiblen Zweigen desselben und versorgen die ganze Schleimhaut und die Drüsen der Nase und des Mundes mit sekretorischen und vasodilatatorischen Fasern, wenn letztere auch nicht zu allen Teilen der Schleimhäute gehen, zu denen Trigeminusfasern ziehen. Genauer unterrichtet sind wir, dank besonders den Arbeiten Langleys, nur über die Verhältnisse beim Ganglion submaxillare und sublinguale 4). bilden, besonders das letztere, Gruppen von Ganglien, die sich, bis zu Komplexen von einzelnen Ganglienzellen herab, weit in das Drüsengewebe hinein erstrecken. Die präzellularen Fasern stammen aus dem Facialis und treten in der Chorda tympani vereinigt von ihm zum Lingualisast des Trigeminus hinüber und von diesem zu den Ganglienzellen an und in der Drüse, von denen dann die postzellularen sekretorischen Fasern abgehen. sekretorischen Fasern enthält die Chorda auch vasodilatatorische für die beiden Speicheldrüsen und den vorderen Teil der Zunge und den Boden der Mundhöhle. Die anderen beiden Ganglien liegen ebenfalls auf der Bahn von Trigeminusästen. Das Gangl. oticum steht mit dem R. supramaxillaris, das Gangl. spheno-palatinum mit dem R. inframaxillaris in Verbindung, doch sind wir hier über die Anordnung und Verknüpfung der Nervenfasern noch vielfach auf Vermutungen angewiesen. Höchst wahrscheinlich ist, daß der N. facialis präzellulare Fasern hauptsächlich zum Gangl. spheno-palatinum

Zentralbl. f. Physiol. 1903, Nr. 16. — ²) Nach dem Referat im Zentralbl. f. Physiol. 1904, Nr. 24, S. 776. — ³) cf. Langley and Anderson, Journ. of Physiol. 13, 460, 1892; ebenda 17, 184, 1894. Anderson, ebenda 30, 15, 1904; ebenda p. 290. — ⁴) Ebenda 11, 123, 1890.

(N. petrosus superfic. major) und der Glossopharyngeus präzellulare Fasern hauptsächlich zum Gangl. otiçum (N. petrosus superfic. minor) sendet. Die postzellularen Fasern des Gangl. spheno-palatinum sind sekretorische und vasodilatatorische; nach dem Verbreitungsbezirk der entsprechenden Trigeminusäste sollte man schließen, daß sie versorgen die Schleimhaut der Nase, des weichen Gaumens, der Tonsillen, der Uvula, des Daches der Mundhöhle, der Oberlippe, des Zahnfleisches und der oberen Teile des Pharynx. Das Ganglion oticum sendet höchst wihrscheinlich postzellulare sekretorische und vasodilatatorische Fasern zur Schleimhaut der Unterlippe, der Wangen, des Gaumens, zur Parotis (diese Fasern gehen mit dem N. auriculo-temporalis zur Drüse) und zu den Orbitaldrüsen. Für das hintere Drittel der Zunge, das sensible Fasern nicht vom Trigeminus, sondern vom Glossopharyngeus erhält, soll nach Vulpian 1) der letztere auch gefäßerweiternde Fasern abgeben, ferner auch für die vorderen Gaumenbögen und die Tonsillen. Sie sollen direkt im Stamm dieses Nerven zu den peripherischen Gebilden verlaufen.

Die oben genannten autonomen Fasern, die von den Ganglien abtreten, benutzen nur die Bahn des Trigeminus, um zu den Organen zu gelangen. Ob dem Trigeminus selbst autonome Fasern zukommen, ist zweifelhaft. Daß er sekretorische Fasern enthalte, wird nicht mehr angenommen, ebenso ist die Ansicht verlassen, daß er constrictorische Fasern für die Iris enthält, wenigstens nicht bei Hund und Katze. Nach Jolyet und Laffont ²) enthält er eigene gefäßerweiternde Nerven, derselben Ansicht ist Vulpian ³), denn er erhielt Gefäßerweiterung bei Reizung des Trigeminus zentral vom Gangl. Gasseri. Dies bedarf noch der Aufklärung.

Erinnert sei noch daran, daß der Halssympathicus vom Gangl. cervic. supr. mit der Carotis ext. vasoconstrictorische und sekretorische Fasern in diese Gebiete schickt.

Aus der Medulla oblongata treten ferner autonome Fasern, die in der Bahn des Vagus zu den Eingeweiden verlaufen. Das sind hemmende (und vielleicht auch beschleunigende) für das Herz, verengernde und erweiternde für die Bronchialmuskeln, motorische für den Ösophagus, motorische (und hemmende) für den Magen und Darm und sekretorische für Magen und Pankreas (das Nähere siehe in den Kapiteln über die betreffenden Organe). Diese Fasern im Vagus sind präzellulare; denn Injektion von Nikotin bei Kaninchen und Katze hebt die Reizwirkung des Vagus am Halse und in der Nähe der Organe auf; den gleichen Erfolg hat Durchschneidung und Degeneration der Vaguswurzeln. Für das Herz enden die Fasern nach Langley4) um die hier befindlichen Ganglienzellen, die er als autonome ansieht, und deren Neurite als postzellulare Hemmungsfasern zu den Muskelfasern ziehen; ebenso finden sich auf der Bahn der Bronchialmuskelfasern in den Lungen Ganglienzellen. Unsicher ist, wo und wie die Vagusfasern für den Verdauungstractus endigen. Zwar finden sich in der äußeren Wand des Ösophagus und des Magens kleine Gruppen von Ganglienzellen, aber ob mit ihnen die Vagusfasern in Verbindung treten, ist nicht bekannt. In der Wand des ganzen Darmtractus breiten sich die Geflechte des Auerbachschen und des Meißnerschen Plexus aus. Diese hält Langley für ein eigenes Nervensystem (Enteric System 5), das sich von

 $^{^{1})}$ Compt. rend. Acad. d. sciences 80, 330, 1875; 101, 853, 1883. — $^{2})$ Ebenda 89, 1038, 1879. — $^{3})$ Ebenda 101, 982, 1885. — $^{4})$ Langley und Dickinson, Journ. of Physiol. 11, 265, 509, 1890; Langley, ebenda 11, 123; derselbe und Anderson, ebenda 13 usw. — $^{5})$ Ebenda 19, 73, 1895; ebenda 17, 314, 1894.

Nagel, Physiologie des Menschen. IV.

den anderen autonomen Systemen unterscheidet. Sollten etwa mit ihnen die Darm-Vagusfasern in Verbindung treten, so können sie aus bestimmten Gründen nicht präzellulare Fasern im Langleyschen Sinne sein; sie müßten dann wieder als eine eigene Klasse von Nerven angesehen werden.

Daß die doppelseitige Vagusdurchschneidung auch für erwachsene Hunde leicht tödlich ist, und wie diese Gefahr nach Pawlow vermieden werden kann, wird an anderer Stelle besprochen werden. Friedenthal¹) hat jüngst die Durchschneidung beider Vagi unterhalb des Zwerchfelles kombiniert mit der Durchschneidung beider Splanchnici. Daran schloß sich später noch die Exstirpation des Rückenmarkes vom fünften Brustwirbel an, um sicher jede Verbindung der Baucheingeweide mit dem Zentralnervensystem aufzuheben, ohne das sympathische System in der Bauchhöhle zu schädigen. Es waren also bei diesem Hunde sämtliche präzellularen Fasern der Baucheingeweide ausgeschaltet, nur die sympathischen Neuronen waren erhalten. Der Hund zeigte keine besonderen Störungen, er war lebhaft und munter, selbst nach Herausnahme des Rückenmarkes; Stoffwechsel, Verdauung und andere Funktionen zeigten keine größeren Abweichungen von der Norm.

Das autonome sacrale System²).

Dieses System entspringt aus dem Sacralteil des Rückenmarkes; die Fasern treten bei der Katze im allgemeinen durch den 2. und 3. Sacralnerven aus, sehr wenige durch den 1., beim Kaninchen durch den 3. und 4. Sacralnerv, beim Menschen 3) durch den 3. hauptsächlich, gewöhnlich auch durch den 2. und 3.; die Fasern verlaufen dann im N. erigens. Die hier vorliegenden Verhältnisse sind eingehend durch Langley und Anderson erforscht. Reizung des N. erigens bewirkt: starke Kontraktion der Blase, aber nicht merklich ihrer Gefäße, Kontraktion der längsgestreiften Muskeln des Colon descendens, des Rectum und Anus; Erweiterung der Gefäße in der Schleimhaut des Rectum, des Anus und der äußeren Geschlechtsorgane, Hemmung der längsgestreiften Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane; besonders des Retractor penis beim Hunde, beim Kaninchen deutliche Hemmung des Sphincter ani int. und einiger längsgestreifter Muskeln in der Haut der Anogenitalgegend. Keine motorischen Fasern gibt das sacrale System ab nach Langley und Anderson zu den inneren Geschlechtsorganen, insbesondere nicht, wie von anderer Seite behauptet worden ist, für den Uterus. Die präzellularen, meist schmalen markhaltigen Fasern des Erigens lösen sich im Plexus hypogastricus in ein dichtes Geflecht auf, in das zahlreiche Ganglien eingestreut sind. Sie sind in Gruppen in der Nähe der Organe angeordnet, für welche sie postzellulare Fasern abgeben. Nikotininjektion hebt die Reizwirkung des Erigens auf, während bei Reizung der postzellularen Fasern die gewöhnlichen Wirkungen wieder auftreten.

Nach v. Zeiss1⁴) sollte der Erigens motorische Fasern für den Detrusor und Hemmungsfasern für den Sphincter enthalten und umgekehrt der Hypogastricus

¹) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, S. 579. — ²) Langley und Anderson, Journ. of Physiol. 18, 67, 1895; ebenda 19, 72, 122, 1895; ebenda 20, 372, 1896. Stewart, Americ. Journ. of Physiol. 2, 182; 3, 1, 1899. — ³) Harman, Journ. of Anat. and Physiol. 23, 386, 1899. — ⁴) Pflügers Arch. 53, 560, 1893. cf. Hanč, ebenda 73, 453, 1899.

motorische Fasern für den Sphincter und hemmende Fasern für den Detrusor. Es sollte sich damit auch hier das Gesetz der gekreuzten Innervation bewähren, in das von Basch die ähnlichen Beobachtungen Fellners am Rectum zusammengefaßt hat.

Wie aber dies Gesetz für den Darm sich nicht bestätigt hat, so auch nicht für die Blase. Stewart¹) sah den Hypogastricus und ebenso den Erigens auf beide Muskelschichten der Blase wirken, der Hypogastricus sollte hemmende Fasern enthalten. Rehfisch²) hat in eingehenden Versuchen unter Leitung von P. Schultz eine hemmende Wirkung für keinen der beiden Nerven auf einen Teil der Blasenmuskulatur feststellen können. Fagge³) hat durch Reizversuche nachgewiesen, was übrigens schon aus der von Kalischer⁴) angegebenen Anordnung der Blasenmuskulatur folgt, daß der Hypogastricus nicht nur den Sphincter, sondern zum Teil auch den Detrusor, und der Erigens nicht nur den Detrusor, sondern zum Teil auch den Sphincter motorisch innerviert. Auch Wlassow⁵) konnte weder vom Erigens noch vom Hypogastricus eine hemmende Wirkung erhalten.

Durchschneidung der Blasennerven, wonach die Tiere längere Zeit am Leben blieben, haben Lewandowsky und P. Schultz 6) vorgenommen. Es ergab sich, daß die Innervation durch den Erigens ausreicht, um normalen oder nahezu normalen Blasenschluß zu erhalten. Durchschneidung eines Nervenpaares hat keine merkbaren schädlichen Folgen. Durchschneidung aller vier Nerven ruft beim männlichen Hunde schwere Störungen von seiten der Blase und des Mastdarmes hervor. Letztere bestehen in einer Lähmung des Mastdarmes und in einem Kotdrang allerhöchsten Grades; erst nach einigen Wochen gehen diese Erscheinungen zurück, und es stellt sich normale Kotentleerung her. Die Störungen von seiten der Blase bestehen in einer echten Inkontinenz, in einem tropfenweisen Abträufeln des Harns. Alle diese Erscheinungen treten ein, gleichgültig, ob man die präzellularen Fasern (Nerven zum Gangl. mesent. inf. und Nn. erigentes) oder die postzellularen (Nn. hypogastrici und die vom Plexus hypogastricus abtretenden Fäden) durchschnitten hat. Die Verff. glauben danach den sympathischen Ganglien vorläufig eine Bedeutung für die Regelung der Blasenfunktion nicht zumessen zu können. Zu etwas abweichenden Resultaten, soweit sich das aus einem Referat entnehmen läßt, scheint neuerdings Wlassow gekommen zu sein.

Kritischer Rückblick.

Überblickt man die vorliegenden Ergebnisse, so muß man zugeben, daß in der Innervation der autonomen Gewebe eine große Übereinstimmung in der Anordnung der Ganglienzellen und Nervenfasern hervortritt, und daß es gerechtfertigt ist, die verschiedenen Systeme unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen und einem einheitlichen Schema einzuordnen. Langley hat ferner darauf aufmerksam gemacht, daß die Wirkung des cranialen und des sacralen Systems eine mehr regionäre ist. Das bulbäre, kann man im allgemeinen sagen, versorgt den vorderen Teil des Verdauungstractus vom Mund bis zum Colon descendens mit den zugehörigen Organen und Hohlräumen; dabei nimmt die Stärke der Innervation immer mehr gegen das hintere Ende ab. Das sacrale System versorgt den hinteren Teil des Verdauungstractus vom Anus bis zum Colon descendens, dazu Blase und äußere Geschlechtsorgane; dabei nimmt die Stärke der Innervation gegen das vordere Ende immer mehr ab. Das sympathische System greift hingegen auch in diese Gebiete über und versorgt also den ganzen Körper. Dies bezieht sich besonders auf die Gebilde

 $^{^1)}$ l. c. 2, 182. — $^2)$ Virchows Arch. 161, 529, 1900. — $^3)$ Journ. of. Physiol. 28, 304, 1902. — $^4)$ Die Urogenitalmuskulatur des Dammes. Berlin 1900. — $^5)$ Referat im Zentralbl. f. Physiol. 1904, Nr. 24, S. 776. — $^6)$ l. c.

der Haut, die anderen Systeme versorgen die Haut nur, soweit sie den versorgten Schleimhautöffnungen benachbart ist.

Weiter aber zeigt sich, daß, so sehr das eingangs aufgestellte Schema im allgemeinen Gültigkeit hat, seine Bündigkeit im einzelnen doch sehr ungleich ist. Am besten durchgeführt ist es für das sympathische System, am wenigsten für das bulbäre. Die Verhältnisse in letzterem bereiten sogar einige nicht unbedenkliche Schwierigkeiten. Die Ganglien des Herzens sind nach obigem Schema autonome, die auf der Bahn der Hemmungsfasern des Vagus liegen. Doch ist dies durchaus nicht allgemein angenommen; nicht wenige Forscher halten sie für excitomotorische, einige für sensible Ganglien; gerade hierüber herrscht noch gegenwärtig lebhafter Streit. Völlig ungewiß ist bis jetzt die Endigungsweise der Vagusfasern für den Darm, völlig ungewiß die Verbindung des Auerbachschen und Meißnerschen Plexus mit dem Zentralnervensystem. Es gibt Tatsachen, welche dagegen sprechen, daß diese beiden Plexus, wenn man obiges Schema zugrunde legt, zum sympathischen und zum sacralen System gehören, weswegen sie auch Langley, wie erwähnt, für ein besonderes System anspricht.

Es war gesagt worden, daß alle zentrifugalen Eingeweidenerven vom Rückenmark durch die vorderen Wurzeln treten. Steinach und Wiener 1) aber haben beim Frosch bei Reizung der hinteren Wurzeln motorische Wirkung auf den Darm gesehen, und Steinach 2) hat diesen Befund auch gegen Horton Smith 3) aufrecht erhalten. Ferner kann jetzt dank den Arbeiten von Bayliss 4) die zuerst von Stricker 5) gemachte Entdeckung als gesichert gelten, daß beim Hunde bei Reizung der hinteren Wurzeln gewisser Spinalnerven Gefäßerweiterung an der Hinterpfote eintritt. Bayliss hat auch nachgewiesen, daß es zentripetale (sensible) Fasern sein müssen, die diese Leistung übernehmen, und er nimmt an, daß in diesem Falle ein rückläufiger (antidromic) Impuls diese Fasern entlang zu den Geweben läuft. Diese Erscheinungen sind nicht auf die Hinterpfote des Hundes beschränkt, sie finden sich an der Vorderpfote, ferner bei der Katze und ebenso für die Erweiterung der Gefäße des Darmes. Bayliss ist daher geneigt, die rückläufige Erregung zu einem Gewebe als eine allgemeine Fähigkeit den zentripetalen Fasern zuzuschreiben.

Über die funktionelle Bedeutung der Ganglien s. u.

Kommissurenfasern.

Die Ganglien des Grenzstranges sind nicht, wie man früher wohl annahm, durch Kommissurenfasern miteinander verbunden, die Erregung kann nicht von einem Ganglion auf das andere übertragen werden. Das hat Langley für viele Ganglien direkt nachgewiesen 6). Reizt man nämlich bei der Katze das zentrale Ende des durchschnittenen Halssympathicus, so erhält man keine der Wirkungen auf die Vorderpfote und auf die Haut des Nackens, welche vom Gangl. stellatum aus erzielt werden. Das Gangl. cervic. inf. ist durch die Ansa Vieusennii mit dem Gangl. stellatum verbunden. Reizt man das

 $^{^{-1}}$) Pflügers Arch. 60, 593, 1895. — 2) Ebenda 71, 533, 1898. — 3) Journ. of Physiol. 21, 101, 1897. — 4) Ebenda 24, XIII, 1899; ebenda 26, 173, 1901; ebenda 28, 276, 1902. — 5) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. 74, III, 1876; Med. Jahrb., Wien, 1878, S. 409. — 6) Journ. of Physiol. 25, 468, 1900.

zentrale Ende der durchschnittenen Ansa, so erhält man keine Wirkungen auf die Vorderpfote und auf den Nacken. Also gehen weder vom Gangl. cervic. sup. noch inf. Kommissurenfasern zum Gangl. stellatum. Ebensowenig bringt Reizung des Brustteiles des Grenzstranges Wirkung auf den Lendenteil hervor und umgekehrt; auch zwischen den vertebralen und prävertebralen Ganglien lassen sich keine Kommissurenfasern nachweisen. Weiter aber hat Langley 1) auch den Nachweis geführt, daß zwischen den Nervenzellen derselben Funktion in demselben Ganglion keine Kommissurenfasern bestehen. Gewisse präzellulare Fasern erregen in einem Ganglion nur einige Zellen einer bestimmten Funktion, während sie an anderen Zellen derselben Funktion vorbeiziehen; keine Verstärkung des Reizes der präzellularen Fasern kann auch diese Zellen mit erregen, so daß keine Irradiation von den ursprünglich erregten Zellen ausgeht. Dennoch schienen für die Zellen der pupillenerweiternden Fasern im Gangl. cervic. sup. solche Kommissurenfasern zu bestehen. Denn, worauf Hoffmann 2) hinwies, selbst schwache Reizung einiger Wurzelfäden des ersten oder zweiten Brustnerven bewirkt schon eine allgemeine Pupillenerweiterung. Aber Langley zeigte, daß man einerseits solche allgemeine Pupillenerweiterung auch dann erhält, wenn man eine geringe Anzahl postzellularer Fasern dicht hinter dem Ganglion reizt, und andererseits erhält man bisweilen bei hinreichend schwacher Reizung einiger Wurzelfäden im Rückenmark nur eine starke lokale Erweiterung. Langley nimmt an, daß die allgemeine Erweiterung bei Reizung von Wurzelfäden oder von postzellularen Fasern darauf beruht, daß die postzellularen Fasern bald nach dem Austritt aus dem Ganglion "präterminale Plexus" bilden, deren Aufgabe es ist, die Impulse selbst weniger präzellularer Fasern vom Ganglion aus auf einen weiten Bezirk des Gewebes zu verbreiten. Solche Plexus sollen sich auch an den anderen sympathischen und autonomen Ganglien finden.

Degeneration und Regeneration.

Die Degenerationsvorgänge an markhaltigen sympathischen Fasern verlaufen, soweit bekannt, in derselben gesetzmäßigen Weise wie an anderen markhaltigen Fasern. Im allgemeinen ist bei Hund, Katze, Kaninchen die Reizbarkeit am 4. bis 5. Tage erloschen; doch sind einige auffallende Beispiele von spätem Verlust der Erregbarkeit berichtet: Schiff³) fand die Acceleratoren im Vagus noch am 5., 7. und sogar 11. Tage erregbar; Arloing⁴) beim Hunde dieselben Fasern noch am 5. Tage; derselbe Forscher sah beim Esel die Reizung der Acceleratoren im Vagus noch am 8. Tage und die der motorischen Fasern für den Ösophagus noch am 13. Tage wirksam; nach Dziedziul⁵) büßte der Erigens erst am 9. Tage nach der Durchschneidung seine Erregbarkeit ein. In bezug auf die Degeneration postzellularer Fasern sei erwähnt, daß Tuckett⁶) zwei Tage nach Durchschneidung der vorderen Bündel des Gangl. cervic. sup. die Erregbarkeit erloschen fand.

¹⁾ Journ of Physiol. 31, 244, 1904. — 2) Schmidts Jahrb. d. ges. Med. 281, 113, 1904. — 3) Pflügers Arch. 7, 19, 1886. — 4) Arch. de physiol. norm. et pathol. 1896, p. 75. — 5) Referat in Hermann-Schwalbes Jahresber. 2, 70, 1880. — 6) Journ. of Physiol. 19, 294 ff., 1896.

Die Regeneration durchschnittener präzellularer Fasern scheint unter Umständen sehr schnell vor sich gehen zu können. So sah Langley¹) bei der Katze Rückkehr aller Funktionen des Halssympathicus, wenn auch nicht in vollem Umfange, schon 24 Tage nach der Durchschneidung eintreten. In diesem Falle waren die regenerierten Fasern marklos, so daß also die Wiederherstellung der Funktion der Markbildung vorhergeht. Am Vagus des Kaninchens fand Tuckett²) drei Jahre nach der Durchschneidung die Hemmungswirkung auf das Herz und die motorische Wirkung auf den unteren Ösophagus und den Magen wieder hergestellt, aber die Wirkungen waren schwächer als normal.

Die Versuche über die Regeneration des Halssympathicus haben einige sehr interessante Tatsachen ergeben. Wie oben gezeigt, innervieren die ersten sieben Thoracalnerven gruppenweise verschiedene Gebilde des Kopfes, so daß die oberen zu ganz anderen Gebilden gehen als die unteren. In der Mehrzahl der Fälle findet man nach der Regeneration jeden Nerven dieselben Wirkungen ausüben wie vorher; Nikotin hebt diese Wirkung auf. Es müssen also die Nerven mit den ähnlichen oder sogar mit denselben Zellen sich verbunden haben wie vorher. Dasselbe tritt ein, wenn man einen regenerierten Nerv zum zweiten Male durchschneidet. Es kommt aber auch vor, daß die Verbindung nicht in normaler Weise eintritt, daß man z. B. von dem 4. und 5. Brustnerven Pupillenerweiterung erhält und von dem 1. und 2. Erektion der Haare 3).

Über die Regeneration postzellularer Fasern liegen nur wenige Versuche vor. Tuckett⁴) fand beim Kaninchen die vorderen Bündel des Gangl. cervic. sup. 259 Tage nach der Durchschneidung, Langley⁵) bei der Katze dieselben Fasern nach 19 Wochen regeneriert. In dem letzteren Versuche ergab auf der operierten Seite Reizung der 6, statt der 3 obersten Brustnerven Pupillenerweiterung. Das weist darauf hin, daß zwischen den verschiedenen Nervenfasern (vasomotorischen, pilomotorischen, pupillodilatatorischen) kein Unterschied besteht, sondern daß es darauf ankommt, mit welchen Geweben in der Peripherie die postzellularen Fasern verbunden sind.

Es wurden dann Versuche angestellt, um präzellulare Fasern verschiedener Art miteinander zu vereinigen. So vernähte Langley 6) das zentrale Vagusende mit dem peripherischen Halssympathicus. Nach 38 bis 123 Tagen ergab Reizung des Vagus die gewöhnlichen Wirkungen des Halssympathicus, Nikotin hob sie auf; es hatten sich also die Vagusfasern mit den Zellen des Gangl. cervic. sup. verbunden. Durch Reizung des Laryngeus sup. konnten sogar Reflexe auf den Halssympathicus ausgelöst werden. Auch waren Anzeichen vorhanden, daß der Vagus den zentralen Tonus des Halssympathicus übernommen hatte. Ferner glückte die Vereinigung des zentralen Lingualis mit dem peripherischen Halssympathicus, wonach die gefäßerweiternden Fasern der Chorda gefäßverengernde Wirkung ausübten. Auch der umgekehrte Versuch ist Langley und Anderson 7) gelungen, Vernähung des zentralen Sympathicus mit dem peripherischen Ende der Chorda, wonach die vasoconstrictorischen Fasern des Sympathicus vasodilatatorische Funktion auf die Submaxillaris ausübten.

 $^{^1)}$ Journal of Physiol. 22, 228, 1897. — $^2)$ Ebenda 25, 303, 1900. — $^3)$ Langley, Journ. of Physiol. 18, 280, 1895. — $^4)$ Ebenda 19, 297, 1896. — $^5)$ Ebenda 22, 215, 1897. — $^6)$ Ebenda 23, 240, 1898. — $^7)$ Proc. Roy. Soc. 73, 489, 99, 1904.

Eine zweite Gruppe von Versuchen betrifft die Vereinigung des zentralen Halssympathicus mit peripherischen Nerven, die zu quergestreiften Muskeln gehen. So gelang Mislawski¹) die Vereinigung mit dem peripherischen Recurrens in 82 Tagen. Reizung des Halssympathicus ergab Bewegung des gleichseitigen Stimmbandes, die auch reflektorisch erfolgte. Langley²) hat diese Versuche bestätigt; ihm gelang ferner die Vereinigung mit dem peripherischen Phrenicus und dem peripherischen Accessorius, so daß Reizung des Halssympathicus Kontraktion des Zwerchfells, im anderen Falle des Sternocleidomastoideus ergab.

Ein anderer Versuch betraf die Vereinigung des zentralen Endes des fünften Cervicalnerven, der quergestreifte Muskeln versorgt, mit dem peripherischen Halssympathicus. Nach 180 Tagen fanden Langley und Anderson³) auf Reizung der Cervicalnerven die gewöhnlichen Sympathicuseffekte (nur die Pupillenerweiterung war minimal); Nikotin hob die Wirkung auf.

Für die Möglichkeit der Vereinigung verschiedener postzellularer Fasern scheint ein Versuch von Langley und Anderson⁴) zu sprechen. Der Halssympathicus wurde peripherisch vom Gangl. cervic. sup. durchschnitten und das Ganglion mit dem peripherischen Teile des dicht am Schädel durchschnittenen Hypoglossus vereinigt. Bei Reizung des Halssympathicus ergab sich keine Wirkung auf die Zungenmuskeln, wohl aber Gefäßwirkung, Erblassen des hinteren Zungenabschnittes.

Schließlich ist die Frage geprüft worden, ob präzellulare Fasern sich mit postzellularen vereinigen und direkt mit den Geweben in Verbindung treten können. Langendorff⁵) sah bei zwei Katzen etwa $3^{1/2}$ Monate nach Exstirpation des obersten Halsganglions Wiederherstellung der typischen Sympathicuswirkungen auf das Auge. J. Munk und Lewandowsky⁶) konnten in ähnlichen (im einzelnen unveröffentlicht gebliebenen) Versuchen eine Wiederherstellung nicht konstatieren; ebensowenig gelang dies Langley⁷). Auch in weiteren von Langley mit Anderson⁸) unternommenen Experimenten am Gangl. cervic. sup., am Gangl. ciliare und Gangl. stellatum war das Ergebnis negativ.

Schließlich wurden Versuche angestellt, ob zentripetale Nerven sich mit präzellularen Fasern vereinigen können. Langley und Anderson durchschnitten den Vagus oberhalb des Gangl. trunci, das ein aberrierendes Spinalganglion darstellt, und vernähten dieses Stück mit dem Gangl. cervic. sup. vom Sympathicus. 138 Tage später zeigte die Reizung des Vagus keine der Wirkungen des Sympathicus. Gleichfalls negativ fiel auch die Vereinigung des unteren Endes des N. auricularis magnus mit dem peripherischen Halssympathicus aus.

Auf Grund aller dieser Ergebnisse teilen Langley und Anderson⁹) die Nerven in bezug auf die Regeneration in drei Klassen: 1. zentrifugale Fasern vom Zentralnervensystem (zu den quergestreiften Muskeln und autonome präzellulare); 2. zentrifugale Fasern von autonomen Ganglien (postzellulare); 3. zentripetale Fasern. Zwischen diesen drei Klassen ist eine funktionelle Vereinigung unmöglich, innerhalb einer jeden kann sie erzielt werden.

Compt. rend. Soc. de biol. 54, 841, 1903. — ²) Journ. of Physiol. 31, 365, 1904. — ³) Ebenda 30, 439, 1904. — ⁴) Ebenda 31, 365, 1904. — ⁵) Zentralbl. f.* Physiol. 1901, S. 483. — ⁶) Ebenda 1903, S. 433. — ⁷) Journ. of Physiol. 25, 417, 1900. — ⁸) Ebenda 31, 365, 1904. — ⁹) l. c.

Die funktionelle Bedeutung der autonomen Ganglien. Reflexe.

Hier muß zunächst bemerkt werden, daß die Ganglien, wenn die präzellularen Fasern durchschnitten, also alle Verbindungen mit dem Zentralnervensystem gelöst sind, doch noch lange Zeit, sogar jahrelang ihre Funktion bewahren.

Interessant ist die Beobachtung Andersons¹), daß bei jungen Tieren die Durchschneidung des Halssympathicus die Entwickelung des Gangl. cervic. sup. nicht hindert, wohl aber die des zentralen Endes der durchschnittenen Nerven; die Durchschneidung der postzellularen Fasern hemmt aber nicht bloß die Entwickelung des Ganglions, sondern auch die des Halssympathicus. Bei erwachsenen Tieren glaubt Levinsohn nach Durchschneidung des Halssympathicus Veränderungen in den Zellen der unteren Abschnitte des Gangl. cervic. sup. beobachtet zu haben.

Es fragt sich nun, ob die Ganglien auch selbständig Impulse abgeben, einen tonischen Einfluß auf die zugehörigen Gewebe ausüben können. Ein solcher Einfluß wurde behauptet, da nach Exstirpation des Gangl. cervic. sup., an dem die frühesten und zahlreichsten Versuche über diese Frage angestellt sind, die Pupillenverengerung größer ist als nach bloßer Durchschneidung des Halssympathicus [Budge²), Braunstein³), Langendorff⁴)]; von anderer Seite wurde aber bezweifelt, daß das immer der Fall ist. Ebenso wurde von François-Franck und von Jegorow³) behauptet, daß nach Durchschneidung der kurzen Ciliarnerven bzw. nach Exstirpation des Gangl. ciliare die Pupillenerweiterung größer ist als nach Durchschneidung des Oculomotorius. Zu entgegengesetztem Resultat kam P. Schultz⁶); bei reizloser Ausschaltung der Nerven konnte er weder am Gangl. ciliare, noch am Gangl. cervic. sup. einen Tonus feststellen.

Wenn bei demselben Tiere die Pupille auf der Seite, auf der das Gangl. cervic. sup. entfernt ist, in der Norm enger ist als auf der anderen Seite, auf der der Halssympathicus durchschnitten ist, so dreht sich dies Verhältnis in der Narkose, in der Dyspnoe und nach dem Tode um, "paradoxe Pupillenerweiterung". Über die Ursache dieser von Langendorff so genannten Erscheinung hat sich in neuester Zeit eine lebhafte Diskussion erhoben, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Auch für die Membrana nictitans, für den Retraktor des Auges und für die Muskeln der Augenlider sind paradoxe Wirkungen beschrieben worden 7).

Auch für andere autonome Ganglien ist eine tonische Wirkung behauptet worden, läßt sich aber noch weniger aufrecht erhalten. Das schließt natürlich nicht aus, daß die Ganglien unter besonderen Verhältnissen durch lokale Einflüsse gereizt werden und Impulse zu den Geweben abgeben. So erklärt Langley die paralytische Speichelsekretion nach Durchschneidung der Chorda durch eine dauernde Erregung des Submaxillarganglions. Auch die oben beschriebenen

¹) Journal of Physiol. 28, 499, 1902; über Zellveränderungen im Gangl. cervic. sup. cf. auch Bruckner, Compt. rend. Soc. d. Biol. 1901, p. 982; Levinsohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, S. 438. — ²) Die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855. — ³) Lehre d. Inn. d. Pupillenbew. Wiesbaden 1893. — ⁴) Klin. Monatsschr. f. Augenheilk. 38, 129, 1900. — ⁵) Arch. slaves d. Biol. 3, 322, 1887. — °) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 124. Verf. vertritt hier die Ansicht, daß die Ganglien die Bedeutung von Relais haben, in denen eine Verstärkung der aus den präzellularen Fasern anlangenden Impulse stattfindet. — ²) Anderson, Journ. of Physiol. 30, 290, 1904, hier auch Literatur. cf. Levinsohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, S. 475.

Reflexe. 425

Unterschiede in den Erfolgen nach Durchschneidung der *Nn. splanchnici* und nach Exstirpation des *Plexus solaris* lassen sich nicht anders erklären, als daß das Ganglion einen Tonus auf die peripherischen Gewebe ausübt. Doch scheint dies nicht immer in ähnlichen Fällen einzutreten, wenigstens betonen Lewandowsky und P. Schultz in ihren oben erwähnten Versuchen, daß es keinen Unterschied macht, ob das *Gangl. mesent. inf.* und der *Plexus hypogastricus* erhalten bleibt oder nicht.

Eine andere Funktion, die man den autonomen Ganglien zugeschrieben hat, ist die, ein lokales Reflexzentrum zu sein. Die älteste hierher gehörige Beobachtung ist die von Cl. Bernard für das Gangl. submaxillare. Eine Reflexwirkung konstatierte ferner Sokownin für das Gangl. mesent. inf. Durchtrennt man die Verbindungen des Gangl. mesent. inf. mit dem Rückenmark und reizt dann das zentrale Ende eines durchschnittenen Hypogastricus. so erhält man Kontraktion der Blase auf der entgegengesetzten Seite. Diesen Versuch haben Langley und Anderson 1) bestätigt; neben der Blasenkontraktion sahen sie aber noch andere Wirkungen auftreten, wie sie vom Gangl. mesent. inf. ausgelöst werden; sie erhielten ferner ähnliche Reflexe an den Pilomotoren des Lendensympathicus. Langley hat dann weiter auch Gefäßreflexe gefunden; pilomotorische und vasomotorische Reflexe sah er ferner in der Thoracal- und in der Sacralregion. Langlev zeigte nun, daß für diese Reflexe zwei Tatsachen charakteristisch sind: 1. daß sie durch Nikotin aufgehoben werden, während Reizung des peripherischen Endes volle Wirkung zeigt; 2. daß sie aufgehoben werden, wenn die präzellularen Fasern durchschnitten und degeneriert sind. Hieraus geht hervor, daß die Übertragung im Ganglion stattfinden und durch präzellulare Fasern geschehen muß. Präzellulare Fasern, welche nicht in diesem Ganglion enden, sondern in einem mehr peripherischen, geben Collaterale an das Ganglion ab, indem sie es durchlaufen. Die Erregung bei der Reizung durchläuft nun die präzellularen Fasern rückläufig nach oben, geht durch die Collateralen auf die Zellen des Ganglions über und läuft in deren Neuriten wieder herab zu den Geweben. Diese Reflexe sind also wesentlich von den gewöhnlichen Reflexen verschieden. Langley hat sie deswegen "Pseudoreflexe" genannt oder auch "präzellulare Axonreflexe", und er ist der Meinung, daß alle sogenannten Reflexe der autonomen Ganglien sich auf solche Axonreflexe zurückführen lassen, und daß hierbei nicht wie bei den gewöhnlichen Reflexen zentripetale Fasern im Spiel sind. Beiläufig sei bemerkt, daß diese Axonreflexe dazu dienen können und von Langley2) auch dazu benutzt worden sind, festzustellen, mit wie vielen Ganglien die präzellularen Fasern in Verbindung stehen.

Möglich wären übrigens auch nach Langley postzellulare Axonreflexe, indem eine Erregung von einem Zweige der Endausstrahlung der postzellularen Faser im Gewebe auf einen anderen Zweig übergeht. Doch betont Langley selbst, daß für ihr Vorkommen kein Beweis vorliegt.

Faßt man alles über die autonomen Ganglien Vorliegende zusammen, so muß man sagen, daß noch weitere Versuche nötig sind, um Aufklärung zu

¹) Journ. of Physiol. 16, 410, 1894. cf. ferner Langley, British Assoc. Add. Sci. Reports, 1899. Linquentenaire de la Soc. de Biol. 1899, p. 220; Ricesche di Fisiol. e Scien. aff. ded. al Prof. Luciani 1900. — ²) Journ. of Physiol. 25, 364, 1900.

verschaffen über ihre Bedeutung und besonders über die Frage, ob und unter welchen Umständen sie selbständig einen Tonus auszuüben vermögen.

Die zentripetalen (sensiblen) Fasern.

Es ist eine seit langem verbreitete Annahme, daß die Eingeweide unter gewöhnlichen Umständen sehr wenig schmerzempfindlich sind, wenigstens mechanischen Reizen gegenüber (Druck, Stechen, Schneiden), daß sie aber unter pathologischen Bedingungen der Sitz heftiger Schmerzen werden können. Dabei ist charakteristisch, daß der Schmerz in gewissen Fällen irradiiert, indem er auf bestimmte Hautpartien Die Berechtigung jener Annahme und die Erklärung letzterer Erscheinung ist an anderer Stelle dieses Handbuches erörtert worden 1). Hier ist nur zu prüfen, welche physiologische Grundlage dafür gegeben werden kann. Sicher ist, daß die Nerven des bulbären und des sacralen Systems, ebenso wie die des eigentlichen Sympathicus zentripetale Fasern enthalten, doch ist ihre Zahl sehr ungleich. Diese kann man feststellen, wenn man die vordere Wurzel eines Nervenstammes durchschneidet und, nachdem Degeneration eingetreten ist, die erhaltenen markhaltigen Fasern in dem gemischten Nerven zählt. So haben Langley und Anderson²) gefunden, daß im Hypogastricus nur etwa ein Zehntel der markhaltigen Fasern sensibel sind, und ähnlich ist wahrscheinlich das Verhältnis in den Nn. splanchnici; im Erigens ist die Zahl beträchtlich größer 3). Der Halssympathicus enthält keine sensiblen Fasern, wovon man sich leicht überzeugen kann, indem Reizung des thoracalen Teiles des durchschnittenen Halssympathicus keine Reflexbewegung und keine Blutdrucksteigerung gibt. Für den Grenzstrang sind die weißen Rami communicantes die Bahnen, auf denen, wie die motorischen Fasern vom Rückenmark zum Sympathicus heraustreten, so auch die sensiblen vom Sympathicus in das Rückenmark eintreten. Jeder weiße Ramus enthält sensible Fasern, denn Reizung des zentralen Endes des durchschnittenen Astes gibt Reflexbewegung und Blutdrucksteigerung. Ob auch auf dem Wege der grauen Rami sensible Fasern eintreten, ist fraglich. Zwar enthalten die grauen Rami, wie die Degenerationsmethode lehrt, wohl ein oder zwei zentripetale Fasern, aber man erhält bei Reizung keine Reflexwirkungen. Die sensiblen Fasern, die in den weißen Rami verlaufen, haben ihre Verbreitung in den Eingeweiden der Brust- und Bauchhöhle. Hier greifen sie in das Gebiet der bulbären Nerven ein, aber ihre Beteiligung ist allem Anscheine nach stärker als die der bulbären Nerven. Die meisten Fasern, die auf elektrische Reizung Schmerzäußerung geben, laufen durch die sympathischen Nervenbündel und nicht durch den Vagus. Damit stimmt überein, daß Reizung des Vagus unterhalb des Diaphragma bei Tieren wenig oder gar keinen Schmerz verursacht. Bei der Katze enthält der Sympathicus zentripetale Fasern, die man zu den Paccinischen Körperchen des Mesenteriums verfolgen kann. Keine sensiblen Fasern schickt der Sympathicus zur Haut und, da der Halssympathicus keine enthält, zum Kopf; die sensiblen Fasern hierfür sind in den Cerebrospinalnerven enthalten.

^{1) 3, 699. — 2)} Journ. of Physiol. 17, 185, 1894. — 3) Ebenda 19, 377, 1895.