

J O H A N N E S H A A S

PHYSIOLOGIE
DER
NERVENZELLE

DIE PHYSIOLOGIE DER NERVENZELLE

*von Dr. phil. Johannes Haas
Lehrgebiet Biologie und Anthropologie
der Technischen Universität Berlin*

25 TAFELN MIT 80 ABBILDUNGEN

1962

GEBRÜDER BORNTRAEGER
BERLIN-NIKOLASSE

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des auszugsweisen Nachdrucks
und der photomechanischen Wiedergabe vorbehalten

© 1962 by Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee

Gedruckt bei Color-Druck · Berlin 49

Printed in Germany

Dem Andenken meines Vaters gewidmet

V o r w o r t

Wie kein anderer Zelltyp hat das Neuron schon über ein Jahrhundert die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen. Mit den verschiedensten Methoden haben sie versucht, das Geheimnis seiner Funktion aufzuklären. Eine unübersehbar grosse Fülle von Einzelkenntnissen hat sich angesammelt, sodass die Funktion des Neurons gegenwärtig als die am besten bekannte Zell-tätigkeit gelten darf. Dieses Buch hat sich die Aufgabe gestellt, aus den zahlreichen bisher gewonnenen Forschungsergebnissen ein innerlich zusammenhängendes Bild von der Funktion der Nervenzelle zu zeichnen. Im Mittelpunkt der Darstellung steht naturgemäss Wesen, Erzeugung, Fortleitung und synaptische Übertragung der nervösen Erregung; daneben kommen aber auch jene Einrichtungen des Neurons zur Sprache, die seine Hauptfunktion ermöglichen und tragen, vor allem seine Organisation und sein biochemischer Haushalt. An der Nervenzelle lässt sich in hervorragender Weise zeigen, wie die grossartigen Erfolge der Elektronenmikroskopie berufen sind, der Zellphysiologie ein festes Fundament zu geben, denn Physiologie ist ja die Erforschung der Lebenstätigkeit in Abhängigkeit von der Organisation ihrer Träger.

Als Ziel schwebte vor, in einer lesbaren, aber gut dokumentierten Darstellung den inneren Zusammenhang der bekannt gewordenen Tatsachen über die Funktion der Nervenzelle sichtbar werden zu lassen. Es musste ein Mittelweg gefunden werden zwischen populärwissenschaftlicher Einführung und einer Vollständigkeit anstrebenden Monographie. Um die inneren Zusammenhänge deutlich werden zu lassen, konnte auf zahlreiche Einzelheiten nicht eingegangen werden. Jedoch wurde angestrebt, bei allen wichtigen Aussagen die Stelle namhaft zu machen, an der sie erstmalig veröffentlicht wurden. Es war aber nicht beabsichtigt, eine vollständige Geschichte der Neuronphysiologie mit allen Um- und Irrwegen zu schreiben. Für Leser, die an Einzelheiten interessiert sind, oder die dem einen oder anderen Problem weiter nachzugehen wünschen, wurden in fast allen Abschnitten zusammenfassende Berichte genannt, die ihnen die Wege zur Vertiefung des Gebotenen und zum Studium der Originalliteratur ebnen sollten.

INHALT

Einleitung	7
I. Abschnitt	
Die morphologische Organisation des Neurons	
<u>1. Kapitel. Das Pericaryon</u>	10
1. Gestalt und Grösse - 2. Der Kern - 3. Die Zellmembran - 4. Das Neuroplasma - 5. Die Mitochondrien - 6. Das endoplasmatische Retikulum (die Nissl-Substanz) - 7. Der Golgi-Komplex - 8. Die Neurofibrillen - 9. Andere Einschlüsse - 10. Die Dendriten	
<u>2. Kapitel. Das Axon</u>	26
I. Der Achsenzylinder	
27	
1. Das Axoplasma - 2. Das endoplasmatische Retikulum und die Mitochondrien - 3. Die Neurofibrillen - 4. Das Axolemma	
II. Die Markscheide	
32	
1. Die Feinstruktur - 2. Die Myelogenese - 3. Die "markfreien" Nervenfasern	
<u>3. Kapitel. Die Synapsen</u>	45
I. Die myoneuralen Synapsen	
46	
1. Die mikroskopische Struktur - 2. Die Feinstruktur	
II. Die interneuralen Synapsen	
53	
1. Die mikroskopische Struktur - 2. Die Feinstruktur	
II. Abschnitt	
Die Funktion des Axons	
<u>4. Kapitel. Die Erregbarkeit des Axons (das Ruhepotential)</u>	64
1. Die Höhe des Ruhepotentials - 2. Die Theorie der Diffusions- und Membranpotentiale - 3. Der Ionengehalt von Nervenfasern - 4. Die Membrantheorie des Ruhepotentials	
<u>5. Kapitel. Die Erregung des Axons (das Aktionspotential)</u>	85
1. Experimentelles - 2. Verlauf und Komponenten des Aktionspotentials - 3. Die Membrantheorie des Aktionspotentials - 4. Entstehung und Verlauf einer Erregung	
<u>6. Kapitel. Die Ausbreitung der Erregung</u>	103
1. Die Kabelleitung - 2. Die kontinuierliche Impulsleitung - 3. Die saltatorische Erregungsleitung	
III. Abschnitt	
Die Funktion der Synapsen	
<u>7. Kapitel. Die myoneuralen Synapsen</u>	121
I. Die Elektrophysiologie	
121	
1. Methodisches - 2. Die elektrischen Vorgänge an der normalen Endplatte - 3. Untersuchungen an der curarisierten Endplatte - 4. Die Deutung der elektrischen Erscheinungen an der normalen Endplatte - 5. Die elektrische Theorie des Endplattenpotentials	
II. Die Biochemie	
131	
1. Argumente zugunsten der humoralen Übertragung - 2. Die Freisetzung des Acetylcholin und die Miniaturpotentiale - 3. Der Weg des Acetylcholin im synaptischen Spalt - 4. Die biochemische Wirkung des Acetylcholin - 5. Das normale Endplattenpotential - 6. Die Inaktivierung des Überträgers	
<u>8. Kapitel. Die Elektrophysiologie der interneuralen Synapsen</u>	145
1. Methodisches - 2. Das Ruhepotential des motorischen Neurons - 3. Das erregende postsynaptische Potential - 4. Das Aktionspotential des motorischen Neurons - 5. Das Nachpotential - 6. Das hemmende postsynaptische Potential	

<u>9. Kapitel . Die Biochemie der interneuronalen Synapsen</u>	181
1. Acetylcholin - 2. Adrenalin und Noradrenalin - 3. Gamma-Amino-Buttersäure	
IV. Abschnitt	
Sensorische Neuronen	
<u>10. Kapitel. Das Pacinische Körperchen</u>	199
1. Die Organisation - 2. Verlauf und Eigenschaften des Generatorpotentials -	
3. Der Entstehungsmechanismus des Generatorpotentials	
<u>11. Kapitel. Der Dehnungsrezeptor der Crustaceen</u>	212
1. Organisation - 2. Die Erregung - 3. Die Hemmung - 4. Das Zusammenwirken von	
Erregung und Hemmung	
<u>12. Kapitel. Die Sehzellen der Wirbeltiere</u>	221
I. Die Organisation	221
1. Die funktionelle Organisation der Netzhaut - 2. Das Aussenglied - 3. Das	
Innenglied - 4. Die Faser - 5. Der synaptische Körper - 6. Die funktionelle	
Bedeutung	
II. Die Biochemie	231
1. Die Photopigmente - 2. Die Stereochemie des Retinen - 3. Die Chemie des Seh-	
vorganges - 4. Die Regeneration des Rhodopsin	
III. Die Elektrophysiologie	241
1. Die Netzhaut von Fischen - 2. Die Netzhaut von Säugern - 3. Die Sehzellen	
<u>13. Kapitel. Die Photorezeptoren des Limulus-Auges</u>	250
1. Die Organisation des Ommatidiums - 2. Experimentelles - 3. Die Potentiale	
des Ommatidiums - 4. Die Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Potentia-	
len - 5. Das Verhalten des Ommatidiums unter elektrischem Strom - 6. Der	
Einfluss von anorganischen Ionen - 7. Der Hemmungseffekt - 8. Die Photoche-	
mie des Ommatidiums - 9. Die Entstehung des Generatorpotentials	
V. Abschnitt	
Die biochemische Aktivität des Neurons	
<u>14. Kapitel. Die chemische Organisation des Neurons</u>	272
1. Makromolekulare Komponenten - 2. Stoffwechselsysteme	
<u>15. Kapitel. Der Energiehaushalt des Neurons</u>	282
1. Die Substrate - 2. Die Glykolyse - 3. Der Tricarbonsäure-Zyklus - 4. Die	
oxydative Phosphorylierung	
<u>16. Kapitel. Der Stoffwechsel der Übertragungssubstanzen</u>	291
1. Das Acetylcholin - 2. Das Adrenalin und Noradrenalin - 3. Die Gamma-Amino-	
Buttersäure	
<u>17. Kapitel. Der Proteinhaushalt des Neurons</u>	301
1. Während der Embryonalentwicklung - 2. Während der Funktion - 3. Während der	
Regeneration - 4. Einwände und Bestätigungen - 5. Die funktionelle Bedeutung	
<u>18. Kapitel. Der Ionenhaushalt des Neurons</u>	309
1. Kationenverschiebung und Stoffwechsel - 2. Der Mechanismus der Kationenver-	
schiebung - 3. Die Kopplung von Na- und K-Transport - 4. Der Gleichgewichtszu-	
stand	

DIE PHYSIOLOGIE DER NERVENZELLE

von Dr. phil. Johannes Haas
Lehrgebiet Biologie und Anthropologie
der Technischen Universität Berlin

25 TAFELN MIT 80 ABBILDUNGEN

1962

GEBRÜDER BORNTRAEGER
BERLIN-NIKOLASSE

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des auszugsweisen Nachdrucks
und der photomechanischen Wiedergabe vorbehalten

© 1962 by Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee

Gedruckt bei Color-Druck · Berlin 49

Printed in Germany

Dem Andenken meines Vaters gewidmet

INHALT

Einleitung	7
I. Abschnitt	
Die morphologische Organisation des Neurons	
<u>1. Kapitel. Das Pericaryon</u>	10
1. Gestalt und Grösse - 2. Der Kern - 3. Die Zellmembran - 4. Das Neuroplasma - 5. Die Mitochondrien - 6. Das endoplasmatische Retikulum (die Nissl-Substanz) - 7. Der Golgi-Komplex - 8. Die Neurofibrillen - 9. Andere Einschlüsse - 10. Die Dendriten	
<u>2. Kapitel. Das Axon</u>	26
<u>I. Der Achsenzylinder</u>	27
1. Das Axoplasma - 2. Das endoplasmatische Retikulum und die Mitochondrien - 3. Die Neurofibrillen - 4. Das Axolemma	
<u>II. Die Markscheide</u>	32
1. Die Feinstruktur - 2. Die Myelogenese - 3. Die "markfreien" Nervenfasern	
<u>3. Kapitel. Die Synapsen</u>	45
<u>I. Die myoneuralen Synapsen</u>	46
1. Die mikroskopische Struktur - 2. Die Feinstruktur	
<u>II. Die interneuralen Synapsen</u>	53
1. Die mikroskopische Struktur - 2. Die Feinstruktur	
II. Abschnitt	
Die Funktion des Axons	
<u>4. Kapitel. Die Erregbarkeit des Axons (das Ruhepotential)</u>	64
1. Die Höhe des Ruhepotentials - 2. Die Theorie der Diffusions- und Membranpotentiale - 3. Der Ionengehalt von Nervenfasern - 4. Die Membrantheorie des Ruhepotentials	
<u>5. Kapitel. Die Erregung des Axons (das Aktionspotential)</u>	85
1. Experimentelles - 2. Verlauf und Komponenten des Aktionspotentials - 3. Die Membrantheorie des Aktionspotentials - 4. Entstehung und Verlauf einer Erregung	
<u>6. Kapitel. Die Ausbreitung der Erregung</u>	103
1. Die Kabelleitung - 2. Die kontinuierliche Impulsleitung - 3. Die saltatorische Erregungsleitung	
III. Abschnitt	
Die Funktion der Synapsen	
<u>7. Kapitel. Die myoneuralen Synapsen</u>	121
<u>I. Die Elektrophysiologie</u>	121
1. Methodisches - 2. Die elektrischen Vorgänge an der normalen Endplatte - 3. Untersuchungen an der curarisierten Endplatte - 4. Die Deutung der elektrischen Erscheinungen an der normalen Endplatte - 5. Die elektrische Theorie des Endplattenpotentials	
<u>II. Die Biochemie</u>	131
1. Argumente zugunsten der humoralen Übertragung - 2. Die Freisetzung des Acetylcholin und die Miniaturpotentiale - 3. Der Weg des Acetylcholin im synaptischen Spalt - 4. Die biochemische Wirkung des Acetylcholin - 5. Das normale Endplattenpotential - 6. Die Inaktivierung des Überträgers	
<u>8. Kapitel. Die Elektrophysiologie der interneuralen Synapsen</u>	145
1. Methodisches - 2. Das Ruhepotential des motorischen Neurons - 3. Das erregende postsynaptische Potential - 4. Das Aktionspotential des motorischen Neurons - 5. Das Nachpotential - 6. Das hemmende postsynaptische Potential	

<u>9. Kapitel . Die Biochemie der interneuronalen Synapsen</u>	181
1. Acetylcholin - 2. Adrenalin und Noradrenalin - 3. Gamma-Amino-Buttersäure	
IV. Abschnitt	
Sensorische Neuronen	
<u>10. Kapitel. Das Pacinische Körperchen</u>	199
1. Die Organisation - 2. Verlauf und Eigenschaften des Generatorpotentials -	
3. Der Entstehungsmechanismus des Generatorpotentials	
<u>11. Kapitel. Der Dehnungsrezeptor der Crustaceen</u>	212
1. Organisation - 2. Die Erregung - 3. Die Hemmung - 4. Das Zusammenwirken von	
Erregung und Hemmung	
<u>12. Kapitel. Die Sehzellen der Wirbeltiere</u>	221
I. Die Organisation	221
1. Die funktionelle Organisation der Netzhaut - 2. Das Aussenglied - 3. Das	
Innenglied - 4. Die Faser - 5. Der synaptische Körper - 6. Die funktionelle	
Bedeutung	
II. Die Biochemie	231
1. Die Photopigmente - 2. Die Stereochemie des Retinen - 3. Die Chemie des Seh-	
vorganges - 4. Die Regeneration des Rhodopsin	
III. Die Elektrophysiologie	241
1. Die Netzhaut von Fischen - 2. Die Netzhaut von Säugern - 3. Die Sehzellen	
<u>13. Kapitel. Die Photorezeptoren des Limulus-Auges</u>	250
1. Die Organisation des Ommatidiums - 2. Experimentelles - 3. Die Potentiale	
des Ommatidiums - 4. Die Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Potentia-	
len - 5. Das Verhalten des Ommatidiums unter elektrischem Strom - 6. Der	
Einfluss von anorganischen Ionen - 7. Der Hemmungseffekt - 8. Die Photoche-	
mie des Ommatidiums - 9. Die Entstehung des Generatorpotentials	
V. Abschnitt	
Die biochemische Aktivität des Neurons	
<u>14. Kapitel. Die chemische Organisation des Neurons</u>	272
1. Makromolekulare Komponenten - 2. Stoffwechselsysteme	
<u>15. Kapitel. Der Energiehaushalt des Neurons</u>	282
1. Die Substrate - 2. Die Glykolyse - 3. Der Tricarbonsäure-Zyklus - 4. Die	
oxydative Phosphorylierung	
<u>16. Kapitel. Der Stoffwechsel der Übertragungssubstanzen</u>	291
1. Das Acetylcholin - 2. Das Adrenalin und Noradrenalin - 3. Die Gamma-Amino-	
Buttersäure	
<u>17. Kapitel. Der Proteinhaushalt des Neurons</u>	301
1. Während der Embryonalentwicklung - 2. Während der Funktion - 3. Während der	
Regeneration - 4. Einwände und Bestätigungen - 5. Die funktionelle Bedeutung	
<u>18. Kapitel. Der Ionenhaushalt des Neurons</u>	309
1. Kationenverschiebung und Stoffwechsel - 2. Der Mechanismus der Kationenver-	
schiebung - 3. Die Kopplung von Na- und K-Transport - 4. Der Gleichgewichtszu-	
stand	

V o r w o r t

Wie kein anderer Zelltyp hat das Neuron schon über ein Jahrhundert die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen. Mit den verschiedensten Methoden haben sie versucht, das Geheimnis seiner Funktion aufzuklären. Eine unübersehbar grosse Fülle von Einzelerkenntnissen hat sich angesammelt, so dass die Funktion des Neurons gegenwärtig als die am besten bekannte Zelltätigkeit gelten darf. Dieses Buch hat sich die Aufgabe gestellt, aus den zahlreichen bisher gewonnenen Forschungsergebnissen ein innerlich zusammenhängendes Bild von der Funktion der Nervenzelle zu zeichnen. Im Mittelpunkt der Darstellung steht naturgemäss Wesen, Erzeugung, Fortleitung und synaptische Übertragung der nervösen Erregung; daneben kommen aber auch jene Einrichtungen des Neurons zur Sprache, die seine Hauptfunktion ermöglichen und tragen, vor allem seine Organisation und sein biochemischer Haushalt. An der Nervenzelle lässt sich in hervorragender Weise zeigen, wie die grossartigen Erfolge der Elektronenmikroskopie berufen sind, der Zellphysiologie ein festes Fundament zu geben, denn Physiologie ist ja die Erforschung der Lebenstätigkeit in Abhängigkeit von der Organisation ihrer Träger.

Als Ziel schwebte vor, in einer lesbaren, aber gut dokumentierten Darstellung den inneren Zusammenhang der bekannt gewordenen Tatsachen über die Funktion der Nervenzelle sichtbar werden zu lassen. Es musste ein Mittelweg gefunden werden zwischen populärwissenschaftlicher Einführung und einer Vollständigkeit anstrebenden Monographie. Um die inneren Zusammenhänge deutlich werden zu lassen, konnte auf zahlreiche Einzelheiten nicht eingegangen werden. Jedoch wurde angestrebt, bei allen wichtigen Aussagen die Stelle namhaft zu machen, an der sie erstmalig veröffentlicht wurden. Es war aber nicht beabsichtigt, eine vollständige Geschichte der Neuronphysiologie mit allen Um- und Irrwegen zu schreiben. Für Leser, die an Einzelheiten interessiert sind, oder die dem einen oder anderen Problem weiter nachzugehen wünschen, wurden in fast allen Abschnitten zusammenfassende Berichte genannt, die ihnen die Wege zur Vertiefung des Gebotenen und zum Studium der Originalliteratur ebnen sollten.

E i n l e i t u n g

Tierisches Leben wird durch spontane Bewegung gekennzeichnet. Wir wollen hier davon absehen, ob echte Bewegungen auch im Pflanzenreich vorkommen; dem Leben des Tieres und des Menschen geben sie die charakteristische Note. Tierische Bewegungen richten sich nach den Bedingungen der Umwelt, wie Nahrung, Wege, Schutz, Geschlechtspartner und andere Umstände; sie beeinflussen das tierische Verhalten durch physikalische und chemische Agentien, die sogenannten Reize, die in den Sinnesorganen in nervöse Erregungen umgewandelt werden. Über die sensorischen Fasern des peripheren Systems gelangen die Erregungen in das nervöse Zentrum, wo sie in geeigneter Weise ausgewertet und dann auf die motorischen Fasern umgeschaltet werden. Auf ihnen gelangen sie als motorische Impulse schliesslich zu den Erfolgsorganen, den Muskeln. Daneben verfügen die meisten Tiere über Sinnesorgane, die durch innere Reize, das heisst Zustände des eigenen Körpers erregt werden und dann eine ähnliche Geschehensfolge in Gang setzen wie die äusseren Sinne.

Die Ausgestaltung der Sinnesorgane und des Nervensystems ist in den einzelnen Gruppen des Tierreiches sehr unterschiedlich und meist auch ausserordentlich komplex. Bei dieser grossen Mannigfaltigkeit lässt sich jedoch eine kleinere Anzahl von Bauelementen und Elementarfunktionen erkennen, die allen Gruppen des Tierreiches gemeinsam und leichter zu übersehen sind. Es sind das einige Typen von Nervenzellen, in denen die nervösen Erregungen entstehen und über deren Fasern sie weitergeleitet und schließlich auf die Erfolgsorgane umgeschaltet werden. Die Nervenzellen sind die morphologischen und funktionellen Einheiten des Nervensystems, das den ganzen Körper eines Tieres durchzieht und für die Koordination seiner Bewegungen sorgt. Das Nervensystem ist also kein grosses Syncytium ohne innere Zellgrenzen, wie manche Forscher früher geglaubt haben. In einem solchen müssten sich nämlich alle einmal entstandenen Impulse wahllos über den ganzen Körper des Tieres ausbreiten. Zahlreiche Beweise morphologischer, physiologischer und pathologischer Natur sprechen aber dafür, dass es aus einer sehr grossen Zahl von Einzelzellen aufgebaut wird, die als seine funktionelle und strukturelle Einheiten aufzufassen sind. Das Nervensystem besteht also ebenso wie die übrigen Organe eines Tierkörpers aus zellulären Einheiten, den Nervenzellen oder Neuronen.

Bei den meisten Tieren lässt sich ein zentrales und ein peripheres Nervensystem unterscheiden. Im zentralen System – bei den Wirbeltieren im Rückenmark und Gehirn – laufen alle von den äusseren und inneren Sinnen ausgelösten nervösen Impulse zusammen und werden zu Handlungseinheiten zusammengefasst. Das periphere System besteht aus den "Nerven", denen man in allen Teilen des Körpers, sowohl unmittelbar unter der Haut als auch tief in den Organen begegnet, sie verbinden die einzelnen Organe des Körpers mit dem Zentrum und untereinander. Die Nerven bestehen gewöhnlich aus einer grossen Anzahl von Einzelfasern, die letzten Elemente der Nervenleitung. Sie sind Ausläufer von Neuronen, die im Rückenmark oder in einem Spinalganglion liegen und bis zu den einzelnen Zellen des Körpers reichen. Auf ihrem langen Weg vom Zentrum zur Peripherie verlaufen die einzelnen Fasern in Bündeln zu vielen Hunderten, die peripheren Nerven zusammengefasst.

Neben den eigentlichen Ganglienzellen enthält das Nervensystem noch eine beträchtliche Anzahl von Zelltypen, die Gliazellen, die für seine morphologische und funktionelle Integrität, auch für seinen Stoffwechsel sorgen. Alle diese Zellarten, die Schwann-Zellen ausgenommen werden hier aber nicht behandelt. Die eigentümliche Leistung der Nervenzelle ist die Erzeugung, Verarbeitung und Weiterleitung von nervösen Impulsen. Sie wird ermöglicht und getragen durch ein auf die primäre Funktion eingestelltes Stoffwechselgeschehen. Es ist anzunehmen, dass alle diese Leistungen in der Organisation der Nervenzelle gründen, sie soll daher an erster Stelle zur Darstellung kommen.

I. Abschnitt

Die morphologische Organisation des Neurons

Das Neuron ist der grösste und am meisten komplexe und variable Zelltyp des tierischen Organismus. Seine Morphologie ist seit vielen Jahrzehnten der Gegenstand intensiver Forschungsarbeit, alle nur erdenklichen histologischen und cytologischen Methoden sind angewandt worden. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit stehen in jedem Lehrbuch der Histologie, vor allem aber findet man sie in der grossen Monographie von Hild (1959). In jüngster Zeit sind durch den Einsatz neuartiger Methoden weitere Einzelheiten, besonders auch quantitativer Natur bekannt geworden, über die Hydén (1960) zusammenfassend berichtet hat. – Die überwiegende Mehrzahl der morphologischen Befunde lässt sich gegenwärtig leider noch nicht mit der primären Leistung des Neurons, der Impulserzeugung und -verarbeitung, wohl aber mit seiner biochemischen Aktivität in Beziehung setzen.

Herkömmlich unterscheidet man bei den Neuronen das Pericaryon oder den Zellkörper von den Fortsätzen. Das Pericaryon enthält die gewöhnlichen Komponenten einer Zelle, Kern und Cytoplasma. Dieses besteht aus einer Grundsubstanz, dem Neuroplasma, in das die Zellorganellen, die Mitochondrien, das Golgi-Netz, das endoplasmatische Retikulum – hier Nissl-Substanz genannt – und die Neurofibrillen eingebettet liegen. Der Zellkörper geht kontinuierlich in die Fortsätze über, sodass zwischen beiden keine erkennbare Grenze besteht. – Die Ausläufer unterscheiden sich sowohl in ihrer Gestalt als auch in ihrer Funktion. Die meisten verzweigen sich sehr bald nach dem Verlassen des Zellkörpers in immer feiner werdende Äste und verlieren sich gewöhnlich in ein unentwirrbares, feines Netz, das Neuropilem. Das sind die Dendriten, die die Erregung von anderen Neuronen aufnehmen. Sehr oft lässt sich auf den Schnitten auf weitere Strecken hin ein anderer Ausläufer, die sogenannte Nervenfaser, auch Axon oder Neurit genannt, verfolgen. In den meisten Neuronen verlässt das Axon den Zellkörper an einer charakteristisch geformten Stelle, dem Achsenhügel; es gibt in seinem Verlauf nur sehr wenige Äste oder überhaupt keine ab. Es kann eine beträchtliche Länge, beim Menschen bis zu einem Meter und mehr erreichen. An seinem Ende spaltet das Axon in zahlreiche Zweige, das Telodendron auf. Die Funktion des Axons besteht in der Weiterleitung der in seiner Stammzelle entstandenen Erregungen. – Manche Ganglienzellen besitzen nur einen einzigen Fortsatz, sie heissen unipolar.

1. Kapitel

Das Pericaryon

1. Gestalt und Grösse. Die Gestalt eines Neurons wird weitgehend von der Anzahl und der Form seiner Fortsätze bestimmt. Der Zellkörper kann annähernd kugelförmig sein, aber auch die Gestalt eines abgeplatteten Sphäroids annehmen. Berücksichtigt man die Ursprungsstellen der Fortsätze mit, so haben die meisten Nervenzellen mit zahlreichen Ausläufern, die sogenannten multipolaren, einen sternförmigen Körper. Meist gehen von den einzelnen Stellen der Peripherie gleich viele und gleich starke Fortsätze aus. Sind sie aber unregelmäßig auf die Peripherie verteilt, so kommt es zu stark unterschiedlichen Zellformen. Bipolare Zellen, bei denen also nur zwei Fortsätze von entgegengesetzt liegenden Polen ausgehen, haben die Gestalt einer stark abgeplatteten Kugel, sie erscheinen im Längsschnitt elliptisch. Von Pyramidenzellen redet man, wenn der Schnitt den Zellkörper als ungefähr gleichseitiges Dreieck zeigt. Man darf annehmen, dass den Unterschieden in der Gestalt auch solche in der Funktion entsprechen, Einzelheiten sind hier noch keine bekannt.

Auch die Grösse des Zellkörpers, genauer gesagt sein Volumen, schwankt bei den Neuronen aus den einzelnen Teilen des Nervensystems beträchtlich. Die grössten Nervenzellen finden sich in der Rindenschicht der vorderen Zentralwindungen, es sind das die von Betz im Jahre 1874 erstmalig beschriebenen Pyramidenzellen. Grosse Ganglienzellen von sternförmiger Gestalt liegen auch in der vorderen Säule des Rückenmarkes. Die kleinsten Neuronen finden sich in der sogenannten Molekularschicht der Rinde von Gross- und Kleinhirn. Zwischen diesen Extremen gibt es alle Übergänge. - Für das Pericaryon der bipolaren Zellen der Netzhaut gibt Hydén (1960) ein durchschnittliches Volumen von $2\,500\,\mu^3$ (Schwankungsbreite $1\,000$ bis $5\,000\,\mu^3$) an, für die grösseren Zellen des Deiterschen Nukleus $90\,400\,\mu^3$, für die kleineren $42\,100\,\mu^3$. Das Gesamtvolumen eines grossen Motoneuron mit allen seinen Fortsätzen misst $0,001\,\text{mm}^3$ oder $10^6\,\mu^3$. Das Volumen einer lebenden Nervenzelle ist aber keine konstante, für das ganze Leben festliegende Grösse, es kann sich durch Aufnahme von Wasser und Produktion organischer Substanz, wie Nukleinsäuren, Proteinen oder Lipoiden stark verändern. Das ist besonders während der Regeneration eines Neurons der Fall.

Das Pericaryon einer Cortex-Zelle enthält nach Scholl (1956) nur etwa 10% der gesamten Oberfläche eines Neurons, die restlichen 90% entfallen auf die Ausläufer, besonders auf die Dendriten.