

Institut für Anatomie, Histologie und Embryologie der Universität in Pécs.

(Vorstand: J. Szentágothai)

DIE SOGENANTEN »PALISADEN-ENDIGUNGEN« DER AUGENMUSKELN

József Sas und Rezső Scháb

(Eingegangen am 18. Jan. 1952.)

I. Einleitung

Die Rezeptoren der quergestreiften Muskulatur sind sowohl hinsichtlich ihrer Struktur, wie besonders auch ihrer Funktion nach sehr eingehend untersucht worden. Insbesondere konnte die Rolle der Muskelspindeln als Rezeptoren der Eigenreflexe und ihr Zusammenhang mit den einfachsten, nur aus zwei Neuronen bestehenden Reflexbogen des Zentralnervensystems mittels physiologischer Untersuchungsmethoden klargelegt (Lloyd [5]) und auch experimentell-morphologisch bestätigt werden (Szentágothai [9]).

Es ist nun eine alte Streitfrage, ob es in Muskeln die an Organen angreifen, welche der Schwerkraft nicht so ausgesetzt sind um dadurch einen passiven Zug auf die Muskeln ausüben zu können, spezifische Rezeptoren gibt, die als Ursprung von Eigenreflexen dienen. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die Kontroverse in allen Einzelheiten zu verfolgen. Wir wollen nur ganz kurz ihre wesentlichsten Stadien andeuten. Sherrington [8] und verschiedene Mitarbeiter nahmen für die Augenmuskeln die Existenz von Eigenreflexen an, obwohl ihre Rezeptoren nicht identifiziert werden konnten. Woollard [11] verlegte die Ganglienzellen der sensorischen Neuronen teils in den Stamm der motorischen Augenmuskelnerven, teils in den mesencephalischen Trigemuskern, eine Auffassung, die seither stets wiederkehrt (Pearson [7]). Der Umstand, dass später die als Rezeptoren der Eigenreflexe erkannten Muskelspindeln in den Augenmuskeln nicht aufzufinden waren, wie auch, dass es zunächst nicht gelang bei passiver Dehnung der Augenmuskeln von ihren motorischen Nerven für die Eigenreflexe charakteristische Aktionspotentiale abzuleiten (Corbin und Harrison [3, 4], Mc Intyre [6]), schien später entschieden gegen die Existenz solcher Reflexe bei den Augenmuskeln zu sprechen. In neuester Zeit gelang es jedoch in den Augenmuskeln von Wiederkäuern den Muskelspindeln sehr ähnliche Rezeptoren nachzuweisen (Cooper und Daniel [1]). An diesen Tieren gelang es auch Cooper, Daniel und Whitteridge [2] bei passiver Dehnung der Augenmuskeln entsprechende Aktionsströme von den Nerven abzuleiten und die Existenz von Eigenreflexen wenigstens für diese Arten nachzuweisen.

Bei der histologischen Untersuchung der Innervation von Augenmuskeln der Katze fielen uns die zahlreichen früher schon mehrfach beschriebenen sogenannten »Palisadenendigungen« auf, die am vorderen Sehnenübergang der Muskelfasern liegen. In Anbetracht des allgemeinen Interesses, das die spezifischen Muskelrezeptoren besonders für die Neurophysiologie besitzen, erschien es uns als versprechend den Zusammenhängen dieser »Rezeptoren« mit experimentell-morphologischen Methoden nachzugehen.

II. Untersuchungsmaterial und Technik

Es wurde vor allem mittels der Methode der sekundären Degeneration festzustellen versucht, wo die Zellen der in den »Palisaden« endigenden Neuronen liegen. Zu diesem Zwecke wurden folgende Eingriffe an Katzen ausgeführt:

1. Durchtrennung des Nervus ophthalmicus bei seinem Austritt aus dem Ggl. Casseri.

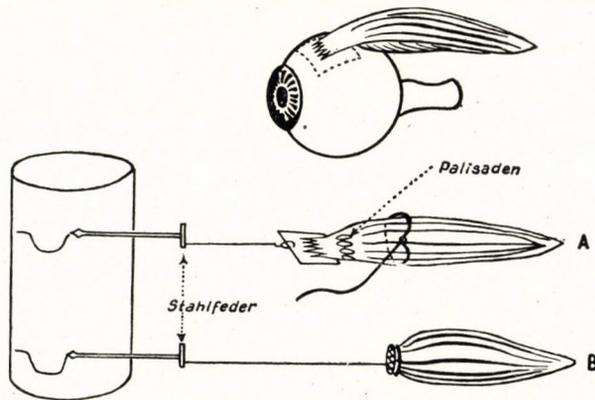


Abb. 1

Versuchsanordnung zur Aufzeichnung der Reflexe eines Augenmuskels mit A) intakten und B) entfernten Muskelpalisaden. Motorische Endplatten finden sich fast ausschliesslich in den hinteren 2/3 des Muskels.

2. Durchtrennung der Wurzeln der motorischen Augenmuskelnerven beim Austritt aus dem Gehirn.

3. Exstirpation des Ggl. cervicale superius des Grenzstranges.

4. Anlegen kleinerer Zerstörungsherde in:

a) Dem Gebiet der mesencephalen Trigeminuswurzel, und zwar sowohl in dessen rostralen, wie caudaleren Teilen.

b) Dem Gebiet der gesamten Substantia grisea centralis des Mittelhirnes.

c) In der Umgebung des Abducenskernes.

5. Anlegen kleinerer Zerstörungsherde in den motorischen Augenmuskelnerven.

Sämtliche Operationstypen wurden, — mit Ausnahme jener unter No. 3, — mittels eines stereotaktischen Apparates nach dem Prinzip von Horsley—Clarke vorgenommen, die den grossen Vorteil geringster Nebenverletzungen bieten. Die Lokalisation der Zerstörungsherde wurde zum Teil histologisch genauestens kontrolliert.

Die operierten Tiere wurden nach 4 Tagen getötet. Gehirn und Augenmuskeln samt allen zuführenden Nerven in neutralem Formol fixiert und an Gefrierschnitten nach Bielschowsky-Gros verarbeitet.

In einer zweiten Versuchsserie wurden die Muskelpalisaden und die mit ihnen zusammenhängenden Nervenfasern mittels physiologischer Methoden untersucht. Hierzu bedienten wir uns zweier Versuchsanordnungen:

A) Es wurde ein »Bogengangs-Augenmuskelpreparat« nach *Szentágothai* (10) hergestellt und die auf künstliche Endolymphströmungen entstehenden »typischen« (*Szentágothai*) Augenmuskelreflexe mittels eines einfachen »Torsionsfedermyographen« mit mechanischer Schreibung isometrisch registriert. Es wurde nun derselbe Augenmuskel im ersten Versuch nach Abb. 1/a. durch ein erhaltenes Stück der Sclera mit der Torsionfeder verbunden. Im zweiten unmittelbar nachfolgenden Versuch wurde derselbe Muskel an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel quer abgebunden (Abb. 1/b.) der vordere Teil entfernt, und der Faden dieser Ligatur mit dem Myographen verbunden. Der Unterschied der beiden Versuche lag also darin, dass im ersteren Fall die Muskelpalisaden ins Präparat einbezogen waren, im zweiten dagegen entfernt waren und nicht beim Verlaufe des Reflexes mitwirken konnten; im zweiten Versuche war derselbe Muskel teilweise (bezüglich der Palisaden) deafferentiert, da diese Endigungen ausschliesslich am vorderen Sehnenübergang liegen. — In beiden rasch nacheinander folgenden Versuchen wurde auf denselben Bogengang ein gleichstarker Reiz ausgeübt.

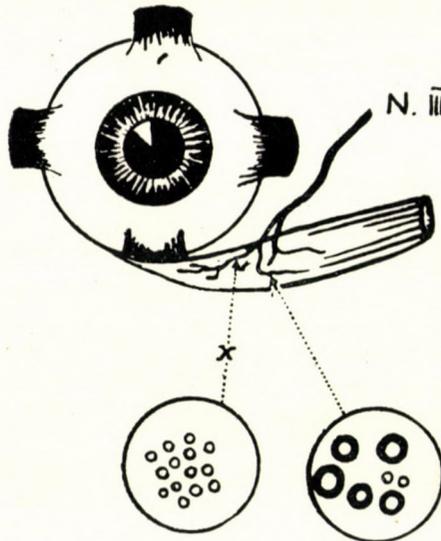


Abb. 2

Intramuskuläre Verzweigung der motorischen Nerven des M. obl. inf. x. vorderer Ast mit ausschliesslich dünnen Nervenfasern, die in Palisaden endigen.

B) Im M. obl. inf. gelang es am lebenden Tiere einen gleich nach Eintritt des Nerven in den Muskel abzweigenden konstanten Ast zu isolieren, der nur dünne Nervenfasern enthält und ausschliesslich in Palisaden endigt (Abb. 2.). Dieser Ast kann am lebenden Tiere unter dem Präpariermikroskop leicht freiprepariert und elektrischer Reizung zugänglich gemacht werden. Es wurde bei elektrischer Reizung dieses Nervenastes sowohl der Tonus desselben, als auch anderer Augenmuskeln registriert. Andererseits wurde der eventuelle Effekt der Reizung auf die Muskelfasern im vorderen Ende des Muskels unmittelbar unter dem Präpariermikroskop untersucht.

III. Experimentell-morphologische Befunde

Die Muskelpalisaden blieben nach Eingriffen No. 1, 3, 4, a, b, c, vollkommen unverändert. Nach dem Eingriff No. 2 waren sämtliche Muskelpalisaden im, durch den durchschnittenen Nerven versorgten Muskel degeneriert (Abb. 3).

Nach Eingriffen vom Typ No. 5. waren stets degenerierte Muskelpalisaden in demselben Muskel nachweisbar, in dem es auch zur Degeneration motorischer Endplatten kam. Am auffälligsten und in scharfem Gegensatz zu unseren bisherigen Vorstellungen ist der Umstand, dass auch ausgedehnte Zerstörungsherde der Substantia grisea centralis und des mesencephalen Trigemuskerns keine Degeneration der Palisaden hervorrufen. Dagegen treten deren Degenerationserscheinungen sogleich auf, wenn der Zerstörungsherd einen der Augenmuskelkerne ergreift.

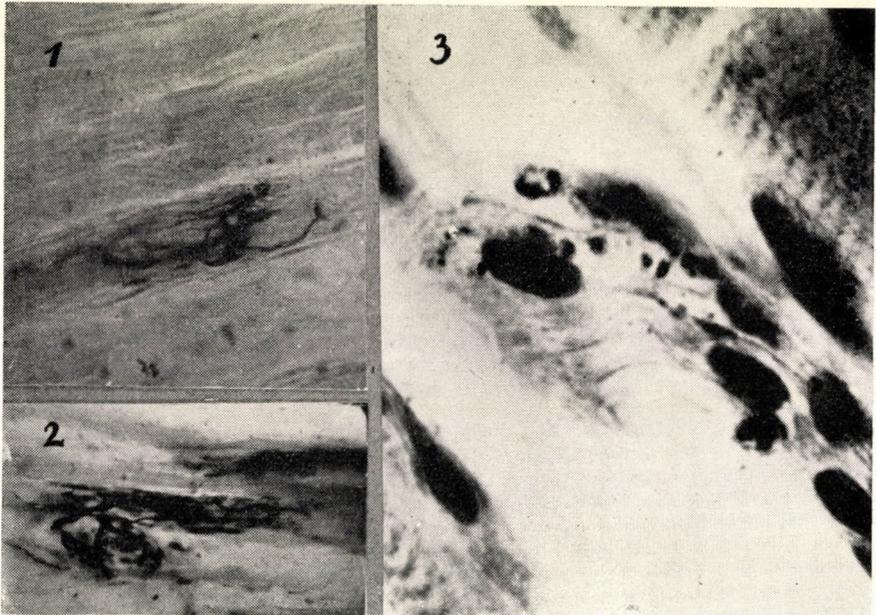


Abb. 3

Normale Muskelpalisaden (1—2) am Muskel-Sehnenübergang des M. rect. sup. 3. Degenerierte, körnig zerfallende zuführende Nervenfasern einer Palisade im M. rectus sup. 3 Tage nach Ansetzen einer kleineren herdförmigen Läsion im hinteren Ende des gegenseitigen Oculomotoriuskerns.

Wir müssen also zu dem Schlusse kommen, dass die Muskelpalisaden aus Nervenzellen entspringen, die in den motorischen Augenmuskelkernen selbst liegen, und zwar in denselben Kernen oder Kernteilen, die den gleichen Muskel motorisch versorgen.

Aus diesem Schlusse ergeben sich folgende Möglichkeiten :

1. In den motorischen Augenmuskelkernen liegen also proprioceptiv sensorische Nervenzellen (! ?). Bekanntlich wurden in diesen Kernen nie andere als typische motorische Nervenzellen beschrieben, auch wir konnten keine Zellen anderer Form histologisch nachweisen.

2. Die Muskelpalisaden sind gar keine Rezeptoren, sondern Endigungen motorischer Fasern, (z. B. eine Sorte physiologischer Neurome embryologischen Ursprunges??).

Beide Möglichkeiten sind befremdend und bedürfen einer weiteren Analyse.

IV. Physiologische Befunde

Abb. 4 zeigt einen von mehreren Versuchen, die am »Bogengang-Augenmuskelpreparat« von Szentágothai nach der Versuchsanordnung A. (Kap. II.) vorgenommen wurden. In allen Fällen war der Verlauf der Kontraktion vollkommen gleich, sei es dass im Präparate die Palisaden erhalten, sei es, dass

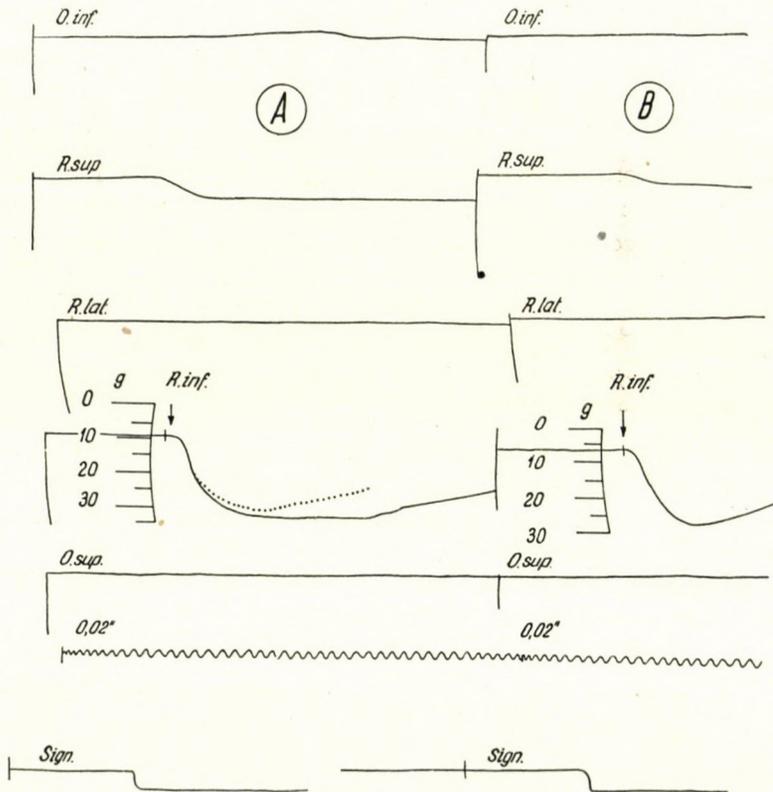


Abb. 4

Isometrische Kontraktionskurve des M. rect. inf. auf eine künstliche ampullofugale Endolymphströmung im gegenseitigen hinteren Bogengang. In A. Palisaden (vgl. Abb. 1. A) erhalten, in B. entfernt (vgl. Abb. 1. B.). Die punktierte Linie in A zeigt die zum Vergleich aus Versuch B. übertragene Kontraktionskurve, welche sich mit der von A fast vollkommen deckt. (Ein deafferentierter Muskel reagiert auf denselben reflektorischen Reiz gewöhnlich mit einer steiler ansteigenden Kontraktionskurve; hier ist eher das Gegenteil zu beobachten.)

sie durch die Querligatur ausgeschaltet waren. Die aufeinanderkopierten Kontraktionskurven von Abb. 4 decken sich fast vollkommen.

Auch die Versuche nach der Versuchsanordnung B. verliefen vollkommen negativ. Elektrische Reizung des Nervenastes im M. obl. inf., dessen Fasern sämtlich in Palisaden endigen, mittels eines rechteckige Stromschwankungen abgebenden Reizgerätes (Frequenz und Zeitdauer der Impulse innerhalb ausgedehnter Grenzen veränderlich), hatten weder am Muskel selbst einen unter dem Präpariermikroskop sichtbaren unmittelbaren (zentrifugalen) Effekt, noch konnten durch zentripetale Weiterleitung hervorgerufene Reflexerscheinungen desselben und anderer Augenmuskeln hervorgerufen werden. Ähnlich freipräparierte andere Äste desselben Muskelnerven (mit dicken Fasern) ergaben bei elektrischer Reizung stets gut registrierbare motorische Effekte, der negative Erfolg kann also nicht auf eine Störung der Blutversorgung des Nerven oder des Muskels beruhen.

V. Schlussfolgerungen

Unsere experimentell-morphologischen Befunde (Kap. III.) zwingen uns zu dem Schlusse, dass die Muskelpalisaden Endigungen von Neuronen sind, deren Zellen in den motorischen Augenmuskelnkernen liegen und sich von den motorischen Nervenzellen nicht unterscheiden. Dieser Schluss bietet uns zwei Erklärungsmöglichkeiten, die beide ungewöhnlich, ja befremdend wirken. Dass es in motorischen Kernen Neuronen gibt, die von den motorischen sich nur in der Lokalisation und Form ihrer Endapparate unterscheiden, steht vor allem mit der »*histodynamischen Polarität*« des Neurons in scharfem Widerspruch, ja sogar mit der »*morphologischen Spezifität*« der Neuronen. Die andere zu erwägende Möglichkeit ist die Annahme, dass die Palisaden motorische Endigungen sind. Wenn sie es auch sind, so funktionieren sie jedenfalls nicht, oder nicht so, wie man es von motorischen Endigungen erwarten kann. Schon auf Grund ihrer Lokalisation und Form ist daran auch nicht ernstlich zu denken. Es wäre jedoch durchaus annehmbar, dass die Palisaden während der Entwicklung zurückgedrängte motorische Innervationsteile sind. Man braucht nur anzunehmen, dass die frühere jedoch schon innervierte Muskelanlage der Augenmuskeln ursprünglich grösser ist und in ihrem vorderen Teil in die spätere Sehne umgebaut wird. Die in diesem Gebiet liegende motorische Innervation bleibt möglicherweise erhalten und bildet eine Art physiologischen Neuroms, dessen zuführende Nervenfasern dünner bleiben als die übrigen motorischen Nervenfasern. (Bekanntlich werden die an neuromatösen Regeneraten teilnehmenden Nervenfasern obwohl markhaltig, nie so dick, wie diejenige regenerierten Fasern, die adäquate Endapparate erreichen, was mit unserer Annahme gut übereinstimmt.) — Dieser Gedankengang ist wohl recht spekulativ, eine dritte Erklärungsmöglichkeit für unsere Befunde gibt es jedoch nicht. Die

Annahme, dass in den motorischen Augenmuskelnerven selbst die proprioceptiven Nervenzellen liegen, ist für die Palisaden laut Ergebnissen der Versuche No. 5. nicht anwendbar.

Leider führten uns die Ergebnisse unserer physiologischen Versuche nicht weiter. Ihr negativer Erfolg ist — in Anbetracht der Schwierigkeiten zentripetale Erregungswellen an motorischen Nerven bei Dehnung der Augenmuskeln auf Grund von Aktionspotentialen oder Reflexen nachzuweisen —, mit grosser Vorsicht zu beurteilen. Endgültiges wird sich nur auf Grund von Versuchen, die mittels der Technik von *Cooper, Daniel* und *Whitteridge* ausgeführt werden, aussagen lassen. — Auch Untersuchungen über die Entwicklung der Augenmuskeln müssen noch herangezogen werden.

Sollte sich die Richtigkeit unserer Annahme über die genetisch motorische Natur der Muskelpalisaden erweisen — und dies glauben wir mit Sicherheit annehmen zu dürfen —, so würde dies eine rezeptorische Funktion noch nicht ausschliessen. Ein Nachweis ihrer rezeptorischen Funktion würde allerdings ein grundlegend neues Element für unsere Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion im Nervensystem ergeben.

Zusammenfassung

Durch die Methode der sekundären Degeneration wurde die Lokalisation der Ursprungszellen der sogenannten »Palisadenendigungen« der Augenmuskeln von Katzen ermittelt. Die Nervenzellen liegen in den motorischen Augenmuskelnkernen und sind von den motorischen Nervenzellen morphologisch nicht zu unterscheiden. Physiologische Experimente über die Funktion der Palisaden führten bisher zu keinem positiven Ergebnis. — Die Palisadenendigungen werden mit grösster Wahrscheinlichkeit als genetisch motorische Elemente angesprochen. Ihre rezeptorische Funktion kann jedoch nicht ausgeschlossen werden.

LITERATUR

1. *Cooper, S. and Daniel, P. M.* : (1949) Muscle spindles in human extrinsic eye muscles. — *Brain*, 72, 1—24.
2. *Cooper, S., Daniel P. M. and Whitteridge, D.* (1949) Afferent discharge from extraocular muscles. — *J. Physiol.* 108, 41 P.
3. *Corbin, K. B. and Harrison F.* : (1940) Function of mesencephalic root of the fifth cranial nerve. — *J. Neurophysiol.* 3, 423—435.
4. *Corbin, K. B. and Harrison, F.* : (1942) Further attempts to trace origin of afferent nerves to extrinsic eye muscles. — *J. comp. Neurol.* 77, 187.
5. *Lloyd, D. P. C.* : (1943) Conduction and synaptic transmission of reflex response to stretch in spinal cats. — *J. Neurophysiol.* 6, 317—326.
6. *Mc Intyre, A. K.* : (1941) Physiology of the nerve endings in extrinsic ocular muscles. — *Tr. Ophthal. Soc. of Australia* 3, 99—106.
7. *Pearson, A. A.* : (1949) The development and connections of the mesencephalic root of the trigeminal nerve in man. — *J. comp. Neurol.* 90, 1, 1—46.
8. *Sherrington, C. S.* : (1918) Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic ocular muscles. *Brain*, 41, 332—343.
9. *Szentágothai, J.* : (1948) Anatomical considerations of monosynaptic reflex arcs. — *J. Neurophysiol.* 11, 445—454.

10. *Szentágothai, J.* : (1950) The elementary vestibulo-ocular reflex arc. — *J. Neurophysiol.* 13. 395—407.

11. *Wollard, H. H.* : (1931) The innervation of the ocular muscles. — *J. Anat, London*, 5. 215—223.

ТАК НАЗЫВАЕМЫЕ «ПАЛИСАДНЫЕ ОКОНЧАНИЯ» ГЛАЗНЫХ МЫШЦ

И. Шаш и Р. Шаб

Резюме

В глазных мышцах кошки, при переходе мышцы в жилу, уже давно известны так называемые «палисадные окончания», которые единогласно считаются проприоцептивными рецепторами. При помощи вторичной дегенерации авторами было исследовано локализация основных клеток нейронов этих окончаний. Нервные клетки расположены в двигательных ядрах глазных нервов и не отличаются от других двигательных нервных клеток. Физиологическое исследование деятельности палисадов не привело к положительным результатам.— По всей вероятности палисадные окончания в генетическом отношении являются двигательными элементами. Невзирая на это не исключается возможность их рецепторной деятельности.