

# Das Hüll- und Stützgewebe des Bauchmarks bei *Astacus fluviatilis*.

Von

**Berku Halpern.**

(Mit 12 Textillustrationen.)

## Einleitung.

Das Nervensystem keines Arthropoden ist Gegenstand so häufiger Untersuchung gewesen als das des Flusskrebses. Der Grund hierfür dürfte wohl in der leichten Beschaffung des Materials und darin zu suchen sein, dass der Flusskrebs für die Untersuchung der feinen Structurverhältnisse des Nervensystems ein sehr geeignetes Object abgibt. Aeltere und neuere Autoren geben Beschreibungen und Bilder über die topographischen und histologischen Verhältnisse der Ganglien, Commissuren und der Stammfortsätze. Wohl sind auch über das Hüllgewebe Angaben und in Verbindung mit den nervösen Elementen auch Abbildungen vorhanden; doch bedürfen dieselben einer systematischen Zusammenfassung, in vielen Fällen einer Nachprüfung und insbesondere einer Ergänzung.

Die vorhandenen Lücken möglichst auszufüllen ist der Zweck der folgenden Blätter. Bevor ich jedoch zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehe, halte ich es für angezeigt, vorher die Ergebnisse anderer Arbeiten über dieses Thema anzuführen und auch der von mir angewandten Methoden in kurzen Worten zu gedenken.

## Literatur.

Die Literatur über das Nervensystem des Flusskrebses ist sehr beträchtlich. Eine belehrende historische Zusammenstellung ist bei

vielen Arbeiten, die ich im Folgenden erwähnen werde, vorhanden. Zuletzt wurde eine solche in vortrefflicher Weise von RETZIUS geliefert. Ich unterlasse es deshalb, die einzelnen Autoren hier nochmals ausführlich zu citiren, und will mich auf eine kurze Uebersicht beschränken. Nur mit den Publicationen, die nach RETZIUS veröffentlicht wurden, werde ich mich eingehender befassen, wenn sie mit meinem Thema in enger Verbindung stehen.

HAECKEL war der Erste, der das Hüllgewebe einer genauen Untersuchung unterzog. Die Schnittmethode bei der Untersuchung wandte OWSJANNIKOW zuerst an, der in einem Zeitraum von vier Decennien mehrere Abhandlungen über das Nervensystem des Flusskrebses veröffentlichte und von dem auch eine der jüngsten Publicationen über denselben Gegenstand herrührt. Ihnen folgten DIETL, YUNG, KRIEGER. Letzterer gibt eine eingehend topographische Beschreibung des Bauchmarks und seiner einzelnen Theile. Er sah zuerst im „Perineurium“ eine elastische Haut, welche nach Behandlung in  $\frac{1}{3}\%$ iger Chromsäure sich kreuzende Bänder zeigt. Im Innern der Ganglien tritt das Bindegewebe in Form von Blättern und Fasern auf. Alle Ganglienzellen sind membranlos. Jede stärkere Nervenfasern ist von einem hellen, starren, elastischen Neurilemm umgeben, an dessen Innenseite sich längliche Kerne befinden.

Nach YUNG ist das Bauchmark von einem doppelten Neurilemm umgeben, das äussere ist fest und compact, das innere locker. Ebenso unterscheidet er zwei Arten von Nervenfasern, solche mit einfacher und mit doppelter Contour. Die Nervenzellen sind mit einer kernlosen, nicht doppelcontourirten Membran versehen, nach aussen von dieser Membran tragen sie eine dicke bindegewebige Scheide.

VIGNAL bildet auf Tafel 15 im Archiv d. zool. exp., T. I Axencylinder vom Flusskrebs ab mit deutlicher zarter Scheide, der längliche Kerne aufliegen. Die Ganglienzellen besitzen nach seinen Angaben eine Membran, die sich auf den abgehenden Axencylinder fortsetzt.

NANSEN theilt im Anatom. Anz. die Resultate seiner vergleichenden Nervenstudien an Intervertebraten mit. (Von Crustaceen wurden von ihm Homarus vulgaris, Nephros norvegicus und mehrere Amphipoden untersucht.) Die Nervenfasern bestehen aus einer äusseren, festen, von einer besonderen Substanz gebildeten Scheide. Die Ganglienzellen werden normal von einer Hülle oder Scheide umschlossen. Diese Scheide besteht aus derselben Substanz wie die

Scheide der Nervenfasern, es ist Neuroglia substanz und identisch mit der Neuroglia der Wirbelthiere.

FRIEDLÄNDER beschäftigt sich in seiner Abhandlung zum grossen Theile mit der Untersuchung der Neurochorden von *Mastobranchus* und zieht dann *Palaemon squilla*, *Squilla mantis* und *Astacus fluviatilis* zu cursorischen Vergleichen heran. Er behauptet, dass von den meisten Forschern, so von HAECKEL, YUNG, KRIEGER und von ihm selbst, der übereinstimmende Irrthum begangen wurde, die aus der Nervenwand hervorgehende Myelininformation auf den Inhalt der Nervenröhre zu beziehen und tropfenartige Gebilde als Zersetzungsformen des Inhalts der Nervenröhren zu beschreiben, der keine Neigung zur Tropfenbildung zeige. FRIEDLÄNDER kommt zu folgenden Schlüssen: Die Nervenröhren von *Palaemon*, *Squilla* und wahrscheinlich die der Crustaceen, vielleicht der Arthropoden überhaupt sind fundamental dieselben Gebilde. Dieselben sind nach dem Schema einer Röhre gebaut und lassen demnach Wand und Inhalt unterscheiden, erreicht erstere eine merkliche Dicke, so erscheint ihr optischer Schnitt als doppelte Contour. Die Wand dieser Röhre besteht in fast allen Fällen aus „myelino-genen“ oder nervenmarkähnlichen Substanzen. Der Inhalt dieser Röhren ist von fraglicher oder umstrittener Natur und eine directe Fortsetzung der Ganglienzelle.

Durch Anwendung der Methylenblau methode gelang es RETZIUS, die Anordnung der Ganglienzellen des Flusskrebsses, das Verhalten ihrer Stammfortsätze und deren Verlauf bis in die drei Nervenpaare nachzuweisen. Nach seinen Befunden ist die Nervenscheide absolut marklos im Gegensatz zu *Palaemon*, dessen abgehende Nerven RETZIUS untersucht hatte.

Nach RÖHDE sind Ganglienzelle und deren Axencylinder in ein dichtes Gefüge grober Neurogliafibrillen eingehüllt. Diese Fibrillen strahlen unter Bildung von Bäumchen in die Zelle und in den Achsencylinder hinein und sind dann in denselben als Wachstums herde zu betrachten, von denen eine besonders intensive Neubildung des Spongioplasma und secundär zwischen denselben des Hyaloplasma, des eigentlich Nervösen stattfindet. Die Ganglienzelle im ausgebildeten Thiere regenerirt ununterbrochen ihr Protoplasma auf Kosten der Neuroglia. Die sehr verschiedenen Structurverhältnisse, die oft bei Zellen einer Art auftreten, sind nur verschiedene Phasen dieser Regeneration.

PFLÜCKE fand bei seinen Untersuchungen der Nervenzellen des Flusskrebsses Hülle und Zelleib in Textur und Verhalten gegen

Farbstoffe, namentlich Methylenblau, so verschieden, dass es nicht schwer ist, die beiden von einander zu sondern. Er konnte weder an frischen noch an gefärbten Zellen eine Vereinigung von Plasmafibrillen mit Structurbestandtheilen der Membran feststellen, ebenso wenig sah er, wie sich Fasern von der Membran her in die Zellsubstanz verlieren.

Nach OWSJANNIKOW besteht die Haut, die den Nervenstrang umgibt, aus sehr festem Gewebe. An ihr sind mehrere Schichten wahrzunehmen, die aber in zwei Schichten zusammengefasst werden können, in eine dickere äussere und eine dünnere innere. Sie umschliessen das Nervengewebe in Form eines Rohres, und zwar so, dass dasselbe darin ziemlich lose gelagert ist. Nach innen von der äusseren Haut liegen wahre elastische Fasern. Die zweite innere Nervenmembran ist viel zarter. Es gehen von ihr Fasern, Endothelzellen, Gefässe untermischt mit den Elementen der Gliazellen in das Nervengewebe, bilden dort Maschen und Wände, welche die einzelnen Elemente theils mit einander verbinden, theils von einander trennen. Das Gewebe, in welchem die Nervenzellen gelagert sind, ist wesentlich von dem verschieden, aus welchem die Zellen bestehen. Es findet kein Uebergang der Fasern aus einem Gewebe in das andere statt. Die Nervenzellen besitzen eine Membran. Auf den meisten Tafeln von RETZIUS sind Gefässe als Nerven abgebildet, so Riesenfasern, Aeste der Riesenfasern, die sich kreuzen und breite Nervenfasern des dritten Nervenweiges.

HOLMGREN fixirte ein Bauchganglion des Flusskrebse im RABL'schen Gemisch und färbte die höchstens 5  $\mu$  dicken Schnitte mit Toluidin-Erythrosin. Er fand die Nervenzelle von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, die sich intensiv gefärbt hatte. Diese Kapsel ist kernführend, lamellirt aufgebaut, mitunter sehr dick, mitunter sehr dünn. Es treten in ihr mehr oder weniger zahlreiche Spalträume auf, die bald weit, bald sehr eng und weniger wahrnehmbar sind. Diese Spalträume, die HOLMGREN früher als Kanälchen aufgefasst hatte, sollen mit Saftlücken identisch sein. Ausser diesen Spalträumen beschreibt HOLMGREN eigenthümliche Fäden. Fixirt man das Bauchganglion in CARNOY's Gemisch und färbt mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, findet man in den Interstitien der Bauchganglien schwarzgefärbte gröbere und feinere Fäden verlaufen. An anderen Stellen kann man beobachten, dass sich ein weitmaschiges Netz ähnlicher Fäden an der Peripherie der Nervenzelle ausbreitet, und dass von diesem Netze Zweige in den Zell-

körper eindringen. Diese Fäden deutet HOLMGREN als Telodendrien anderer Neuriten.

### Untersuchungsmethoden.

Bei meinen Untersuchungen bediente ich mich nachfolgender Methoden: der Untersuchung in überlebendem Zustande in physiologischer Kochsalzlösung, der Untersuchung macerirter Theile unter Zusatz aufhellender Flüssigkeiten, der Methylenblaumethode und der Schnittmethode.

Zur Maceration benützte ich den sogenannten Drittelalkohol, Kaliumbichromat (in Lösung 1:500), dann die APATHY'sche Macerationsflüssigkeit.

Eine Methylenblauinjection, nach BETHE vorgenommen, ergab trotz mancher Wiederholung nur ungünstige Resultate. Ich wandte deshalb das von DOGIEL angegebene modificirte Verfahren an: Ich legte das dem noch lebenden Thiere entnommene Bauchmark in eine 1%ige Methylenblaulösung für die Dauer einer halben Stunde und setzte es dann in einem Uhrsälchen den Einwirkungen der Luft aus, hierauf fixirte ich dasselbe in concentrirtem Pikrinammonium. Als ich das so behandelte Object in Glycerin untersuchte, fand ich, dass das Bindegewebe sich in violetter Farbe deutlich von der blauen Nervensubstanz differenzirt hatte. Die Blutgefäße und deren Inhalt waren tief violett gefärbt. Auf diese Weise konnte ich sehr instructive Isolirpräparate gewinnen.

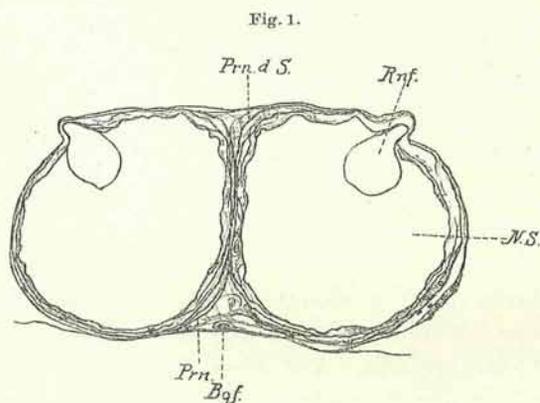
Die meisten Resultate meiner Arbeit verdanke ich der Schnittmethode, von der ich ausgiebigen Gebrauch machte.

Zum Fixiren benützte ich vielfach und mit besonders gutem Erfolge FLEMMING'sche Lösung, Sublimatalkohol und PERÉNYI's Flüssigkeit. Auch Kaliumbichromatessigsäure mit nachträglicher Alkoholhärtung bot manchen Vortheil; dagegen konnte ich mit Osmiumsäure bei *Astacus* keine befriedigenden Resultate erzielen, während es sich bei *Palaemon* vollauf bewährte.

Von Farbstoffen habe ich nur eine geringe Zahl angewendet. Vorzügliche Dienste leistete mir die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinlösung und das Hämatoxylin DELAFIELD. Sehr verdünnte Lösungen von letzterem benützte ich zum Durchfärben ganzer Stücke. Die überfärbten Schnitte wurden in salzsaurem Alkohol differenzirt. Wo Farbstoffe combinirt wurden, ist Specielles hierüber im nachfolgenden Text enthalten.

\* \* \*

Der Nervenstrang wird von einer glänzenden, gelblichweissen und zähen Haut eingehüllt, die sich im frischen Zustande nur mit grosser Vorsicht von der nervösen Substanz abheben lässt. Bei makroskopischer Betrachtung gewinnt man den Eindruck, als ob diese Hülle homogen wäre; doch lässt sich leicht nachweisen, dass dies nicht der Fall sei. Wird ein Stückchen des Bauchmarks, am besten zwei durch ein Connectiv verbundene Ganglien, macerirt und die sich nun leicht ablösende Hülle unter dem Mikroskop untersucht, so findet man, dass diese zunächst aus bandartigen Streifen besteht, die längsgerichtet sind und sich auch hie und da unter sehr spitzen Winkeln kreuzen. Die Bänder selbst zeigen eine



*Prn. d. S.* = Perineurium des Septum. *Rnf.* = Riesennervenfaser. *Bgf.* = Blutgefäss.

(Flemming, Hämatox. Delafield.)

streifige Structur und sind mit zarterem Bindegewebe untermischt, in welchem längliche Kerne eingebettet sind.

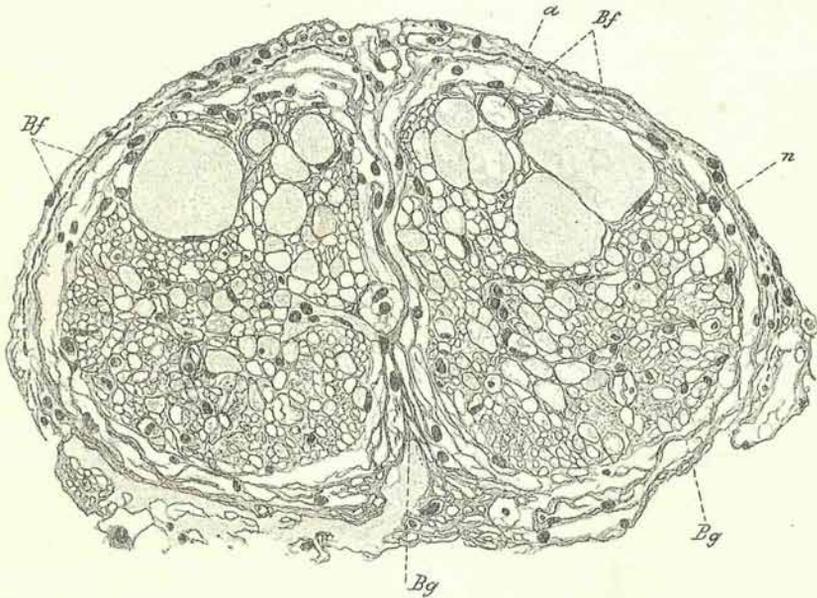
Nach innen zu von dieser Hülle liegen noch mehrere Bindegewebslagen, die die äussere Hülle noch verstärken und denen auch die Aufgabe zukommt, durch ein Septum das Connectiv in eine rechte und linke symmetrische Hälfte zu theilen (Fig. 1).

Die oben beschriebene Bänderschichte gibt der Hülle ihre feste Consistenz und ist in den sie umgebenden Bindegewebsschichten geradezu eingelagert; sie bildet in Gemeinschaft mit diesen die äussere Hülle des Nervensystems, das „Perineurium“.

Die feinem Structurverhältnisse des Perineuriums lassen sich am besten auf Schnitten nachweisen. Fig. 2 stellt den Querschnitt durch das Connectiv des zweiten und dritten Bauchganglion dar und dient als Uebersichtsbild. An der Peripherie dieses Schnittes, ins-

besondere an der ventralen Seite, sieht man den Bauchstrang in zartes, aufgelockertes Bindegewebe gehüllt. Dieses Bindegewebe ist nicht ein wesentlicher Bestandtheil des Perineuriums, wie KRIEGER behauptet, sondern ist noch als Hülle anderer innerer Organe des Flusskrebse zu finden, so bildet es in mehrfacher Auflagerung einen constanten Uebergang der an den Nervenstrang tretenden Gefäße. Unter diesem liegt im Bindegewebe eingelagert die Bänderschichte. Auf der Zeichnung erscheint sie als dicke schwarze Linie, die durch

Fig. 2.



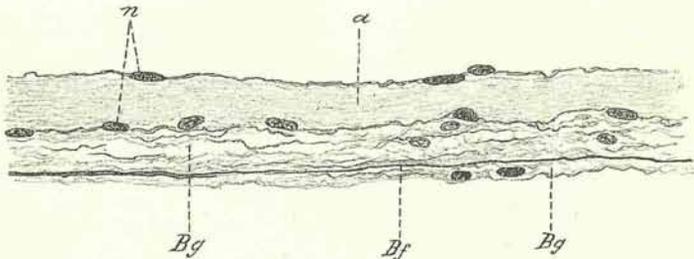
Querschnitt durch das Connectiv des 2. und 3. Bauchganglion.  
*Bf* = Elastische Bindegewebsfasern. *a* = Achsencylinder.  
*Bg* = Bindegewebe. *n* = Kern.  
 (Perényi'sche Flüssigkeit. „Delafield“ Hämatox. Stückfärbung.)

kleine Lücken in viele ungleich lange Theile zerlegt (*Bf*) wird: Die Bänder liegen nicht eng aneinander, sondern führen zwischen sich zartes Bindegewebe und auch Kerne, sie verlaufen auch nicht parallel, sondern kreuzen sich oft in der Verlängerung, demzufolge werden viele von ihnen auch unter verschiedenen Winkeln zu ihrer Längsachse getroffen. Auf diesen Umstand ist die ungleiche Länge der einzelnen Theile zurückzuführen, die also Querschnitte der Bänder sind, die sonst von fast gleicher Breite sind.

Fig. 3 und 4 zeigen uns diese Bänder im Längsschnitt. Das Material zu diesen Abbildungen wurde mit HEIDENHAIN'S Eisen-

hämatoxylin behandelt. Auf dem Objecte erscheinen diese Bänder ebenso wie auf der Zeichnung intensiv schwarz. In Fig. 4 ist der Schnitt schief geführt und trifft eine die Strukturverhältnisse dieser Bänder besonders charakterisirende Stelle. Ueber ihre Lageverhältnisse zu dem übrigen Bindegewebe und der nervösen Substanz gibt uns Fig. 3 Aufschluss. Auffallend ist hier das reiche Bindegewebe

Fig. 3.

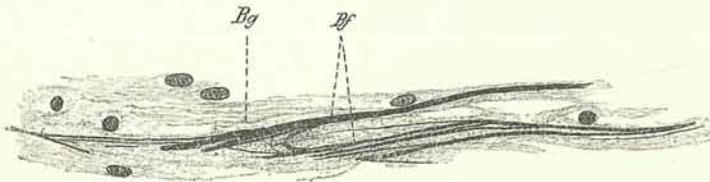


Längsschnitt durch das Perineurium und den Achsencylinder.  
*a* = Achsencylinder. *Bf* = Elastische Bindegewebefaser.  
*n* = Kern. *Bg* = Bindegewebe.

(Flemming, Eisenhämatoxylin.)

(*Bg*), das zwischen den Bändern (*Bf*) und der nervösen Substanz liegt. Wir werden weiter unten sehen, dass dieses Verhältnis nur beim Connectiv, wie hier, der Fall ist und dass beim Ganglion ein Zwischengewebe auftritt, das aus den bekannten LEYDIG'schen

Fig. 4.



Längsschnitt durch das Perineurium.  
*Bf* = Elastische Bindegewebefaser. *Bg* = Bindegewebe.

(Flemming, Eisenhämatoxylin.)

Zellen (Fig. 11, *Ldg. Z.*) besteht. Diese Zellen bilden namentlich an der ventralen Seite des Ganglions, dem Sitz der Ganglienzellen ein Lager, das ungefähr die Höhe des Ganglienzelllagers erreicht, sich nach den Seiten hin allmählich verjüngt, um endlich an der dorsalen Seite nur als schmaler Streifen den Ring um die Peripherie des Ganglions zu schliessen. An Stelle eines Theiles der

reichen Bindegewebslagen ist also das LEYDIG'sche Zellgewebe getreten, oder vielmehr: aus diesem Gewebe ist das entsprechende Bindegewebe des Connectivs hervorgegangen. An einem Längsschnitt, der das Ganglion und erhebliche Theile der sich anschließenden Connective getroffen hat, konnte ich diesen allmählichen Uebergang genau verfolgen.

Um nun die Verhältnisse des Perineuriums genau übersehen zu können, wollen wir eine Querschnittserie von der Mitte des Connectivs bis in das Ganglion hinein verfolgen; wir finden dann, von aussen nach innen, zunächst dünne Bindegewebslagen, auf welche die elastische Bänderschicht folgt. (Obwohl die WEIGERT'sche Elastinprobe ein absolut positives Resultat nicht ergeben hat, lässt doch der Umstand, dass diese Bänder aus Fasern zusammengesetzt, dass die Fasern einen gestreckten Verlauf zeigen, sich mehrfach theilen, um sich dann wieder zu Bändern zu vereinen, schliessen, dass wir es hier mit elastischem Gewebe zu thun haben. Die Erwägung, dass das Bauchmark den energischen und sehr kräftigen Bewegungen der mächtigen Abdominalmuskulatur folgen muss, dürfte diese Annahme unterstützen.) Unter dieser Schichte liegen wieder Bindegewebslagen von derselben Qualität wie auf derselben, doch in grösserer Zahl; auf diese folgen nun drei bis vier Schichten von Bindegewebe, die in der Mitte abbiegen und durch ein paariges Septum die nervöse Substanz des Connectivs in eine rechte und linke Hälfte theilen (Fig. 1). Auf manchen Schnitten der Serie ist ein trennendes Lumen fast in der ganzen Länge des Septums sichtbar, wodurch der paarige Charakter desselben deutlich ausgesprochen ist. Durch die fast kreisförmige Lagerung der das Septum bildenden Bindegewebschichten entstehen in der Mitte unter den die ganze Peripherie des Connectivs einhüllenden Schichten sowohl an der dorsalen als ventralen Seite Dreiecke, die mit einem zarten Bindegewebsnetz ausgefüllt sind (Fig. 1). Diese Dreiecke bilden gewöhnlich die Eintrittsstelle grösserer Gefässe. Namentlich an der ventralen Seite findet man auf den Schnitten Querschnitte von dickwandigen Gefässen (Fig. 1, *Bgf*).

Untersuchen wir nun das Perineurium auf den sich dem Ganglion nähernden Schnitten der Serie, so sehen wir, dass das Septum seinen paarigen Charakter allmählich einbüsst, immer dünner wird, dann nur noch an dorsaler und ventraler Seite vorhanden ist, um endlich im Bereiche des Ganglion ganz zu verschwinden. Hier wird nun das Perineurium, das durch den Verlust einiger unter der elastischen Bänderschichte liegenden Bindegewebslagen

reducirt wurde, durch das auftretende LEYDIG'sche Zellgewebe von der nervösen Substanz abgedrängt (Fig. 11).

Wohl tritt auch im Ganglion ein Septum auf, welches das Zellager in ein rechtes und linkes theilt, doch steht dies zu dem des Connectivs in keiner Beziehung. An mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin und VAN GIESON behandelten Objecten trat durch die Farbencombination eine sehr deutliche färberische Differenzierung dieser Gewebe hervor. Während das Perineurium (die äusseren Hüllen, Septum und LEYDIG'sches Zellgewebe) in blassrother Farbe reagirten, zeigte das die nervöse Substanz einhüllende und stützende Gewebe keine Veränderung.

Ueber die Histogenesis des Hüllgewebes des Crustaceennervensystems sind in der Literatur nur spärliche Angaben vorhanden.

Nach REICHENBACH ist das gesammte Hüll- und Stützgewebe des Nervensystems ein Derivat des Mesoderms und mit dem Hüllgewebe identisch, das die Abschnitte des Darmes, die grüne Drüse etc. einschliesst. Auf Taf. IV seiner hervorragenden Monographie ist das Bindegewebe in mehreren Abbildungen dargestellt, in Fig. 222 der Querschnitt durch ein Abdominalganglion, um das Eindringen des Bindegewebes und die Abschnürung einzelner Theile des Nervensystems zu veranschaulichen.

Nach den Ausführungen BERGH'S bezüglich der Entwicklung der Bauchkette von Mysis ist das Hüllgewebe, das die nervöse Substanz unmittelbar umgibt, gleichen Ursprungs wie das Nervensystem selbst.

In den überzeugenden Ausführungen BERGH'S, in dem tincoriellen Verhalten des die nervöse Substanz unmittelbar einhüllenden Gewebes, das ich als „Endoneurium“ bezeichnen will, und in seiner Function als Stützgewebe finde ich Stützpunkte für meine Ansicht, dass das Endoneurium ein Derivat des Ektoderms ist, während ich das Perineurium für ein mesodermales Gebilde halte.

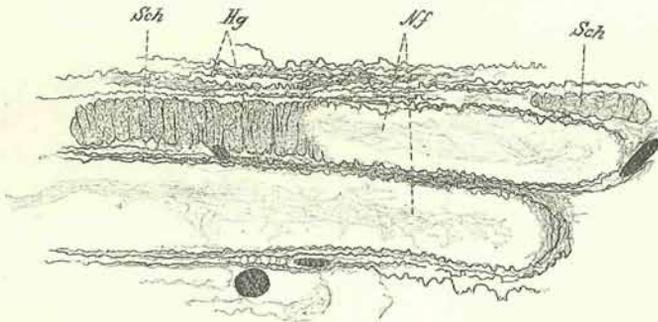
### Das Endoneurium.

Dem Endoneurium, sowohl in seiner Function als auch rück-sichtlich seiner histologischen Beschaffenheit vom Perineurium verschieden, fällt hauptsächlich die Aufgabe zu, die umhüllenden Röhren der mit eigenen Scheiden versehenen Nervenfortsätze zu bilden, mehrere solcher mit doppelter Scheide versehenen Nervenfortsätze durch weitere Lamellen zu Complexen zu vereinigen, Wände für die im Connectiv und im Bereiche der Ganglion-

anschwellung besonders zahlreich auftretenden Blutlacunen abzugeben und schliesslich die Hüllen der Ganglienzellen zu liefern.

Auf dem Querschnitt durch das Connectiv (Fig. 2) sehen wir, dass fast der ganze Inhalt aus Durchschnitten von Röhren besteht, die von verschiedenem Durchmesser sind, von den kolossalen Nervenröhren angefangen bis zu solchen, von denen es schwer zu sagen ist, ob wir es hier mit der Hülle eines Achsencylinders oder nur mit einer Masche jenes feinen Netzes zu thun haben, das zwischen den Nervenfortsätzen hie und da auftritt. Der Inhalt ist in den meisten Röhren noch gut erhalten, merkwürdiger Weise am besten in den grössten, in manchen nur zum Theil, in wenigen ist nur die Wandung zurückgeblieben. Fixirte Bauchmarkstücke mit gut

Fig. 5.



Längsschnitt durch mehrere Achsencylinder mit geschrumpftem Inhalt.  
*Sch* = Innenscheide. *Hg* = Hüllgewebe. *Nf* = Nervenfibrille.  
 (Kalium bichr. Essigs. Eisenhämatoxylin.)

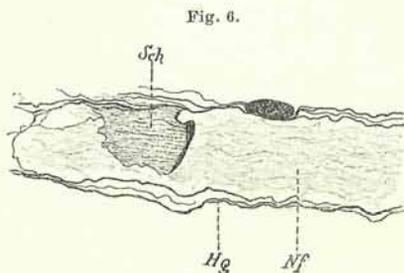
erhaltenem Inhalt zu erlangen ist überaus schwierig; in den meisten Fällen fand ich auf den Schnitten nichts als leere Röhren. Die schlechtesten Erfahrungen machte ich in dieser Hinsicht mit der Osmiumsäure. Offenbar hängt diese starke Schrumpfung des Inhaltes mit dem hohen Wassergehalt der nervösen Substanz der Crustaceen im allgemeinen und des Flusskrebse im besonderen zusammen.

Die Wandung dieser Röhren, namentlich der grösseren, lässt eine doppelte Contour erkennen, auch an kleinen ist eine solche, wenn auch nur vereinzelt und nicht längs der ganzen Peripherie, unschwer zu unterscheiden.

FRIEDLÄNDER behauptet nun, dass diese doppelte Contour nicht etwa der Ausdruck einer doppelten Wandung sei, sondern nur von der Dicke der Wand abhängt. Dass wir es hier mit dop-

pelten Wänden zu thun haben, werden die nachfolgenden Ausführungen zu beweisen suchen.

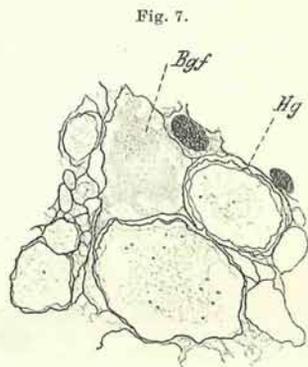
Schon der Querschnitt des mit *a* bezeichneten Achsencylinders auf Fig. 2 ist ein Beweis gegen die Ansicht FRIEDLÄNDER's, da er klar erkennen lässt, dass wir es hier nicht mit der doppelten Contour einer dicken Wandung — in diesem Falle müsste der Achsencylinder, wenn man das Verhältnis seines Querschnittes zur Wand in Betracht zieht, eine besonders dicke Wand besitzen, — sondern mit zwei concentrischen Wänden zu thun haben. Die beiden Wände haben sich infolge starker Schrumpfung des Inhaltes — im Lumen sind nur Spuren von Gerinsel sichtbar — von einander abgehoben. Uebrigens genügt schon der Hinweis auf die Lage des



Längsschnitt durch einen Achsencylinder. Ein Stück der Innenscheide (*Sch*) ist getroffen.

*Hg* = Hüllgewebe. *Nf* = Nervenfibrille.

(Sublimatalkohol, Eisenhämatoxylin.)



Querschnitt durch Achsencylinder und Blutgefäss.

*Bgf* = Blutgefäss. *Hg* = Hüllgewebe.

(Kalium bichr. Essigs. Eisenhämatox.)

Kernes zwischen den beiden Wänden, die ich in der Folge mit Innen- und Aussenscheide bezeichnen will, um die Existenz zweier constanten Hüllen des Nervenfortsatzes zu beweisen.

Mein Augenmerk war darauf gerichtet, an Längsschnitten solche Stellen zu finden, an denen nur die innere, die nervöse Substanz unmittelbar einhüllende Scheide getroffen wurde. In Fig. 6 ist eine solche Stelle abgebildet. Ein Theil der Innenscheide (*Sch*) ist erhalten. Der Inhalt des Achsencylinders ist in den längsverlaufenden, zarten Nervenfibrillen deutlich wahrnehmbar.

Die Scheide lässt deutlich eine längsstreifige Structur erkennen, die Streifen selbst in geringen Abständen Verdickungen. Ist der Nerveninhalt geschrumpft und mit ihm auch die Innenscheide, was sehr häufig der Fall zu sein scheint, dann bieten die Fasern der

geschrumpften Scheide das Bild eines sehr engmaschigen Gitters (Fig. 5). Der dann verkürzte Achsencylinder lässt einen Theil seiner Röhre leer und einen Raum zwischen sich und der Aussenhülle frei. Die Lage des Kernes zwischen Innen- und Aussenscheide tritt hier klar hervor.

Auch an Querschnitten lassen sich die Structurverhältnisse klar übersehen (Fig. 10, B). Der innere concentrische Kreis lässt an seiner Peripherie in kurzen Abständen schwarze Punkte erkennen, die Querschnitte der der Innenscheide eingelagerten Längsfibrillen. In A und C sind zu vergleichendem Zwecke die Querschnitte eines Neurochords und zweier Achsencylinder von *Palaemon squilla* dargestellt. Auch hier lassen sich zwei Scheiden feststellen. Ihr Vorhandensein wird durch die starken Osmiumniederschläge, die sich an ihnen gebildet haben, besonders hervorgehoben.

An Präparaten von *Astacus*, die ich auch mit Osmiumsäure behandelt habe, war die Reaction nicht so ausgesprochen; statt der tief-schwarzen Niederschläge bei *Palaemon* konnte ich nur blauschwarze schwache Ringe sehen. Trotz wiederholter Versuche konnte ich geeignete, in Osmiumsäure fixirte Präparate, die über die Frage, ob der Achsencylinder von *Astacus* markhaltig sei, befriedigenden Aufschluss geben konnten, nicht erhalten.

Nichtsdestoweniger kann ich der Behauptung von RETZIUS, der Achsencylinder des *Astacus* sei marklos, nicht zustimmen.

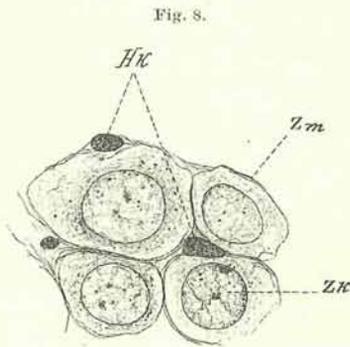
Von einem absoluten Mangel einer nervenmarkähnlichen Substanz kann meiner Ansicht nach kaum die Rede sein. Eine solche dürfte, wenn auch in anderer chemischer Constitution und in geringerer Menge als bei *Palaemon*, im Hüllgewebe suspendirt und diffus vertheilt sein.

An dem Fortsatze der in Fig. 11 abgebildeten Ganglienzelle ist am distalen Ende auch die Innenscheide getroffen. Die hier sehr groben Fäden der Scheide erwecken bei mir den bestimmten Eindruck, als ob sie mit einer fetthaltigen Substanz imprägnirt wären. Auch an anderen Stellen im Hüllgewebe desselben, in FLEMMING fixirten Schnittes treten diffuse schwarze Streifen und Flecken auf, die ich für Osmiumniederschläge halte.

Durchgeht man die bezügliche Literatur, so findet man, dass die Autoren über die Membran der Ganglienzelle sehr getheilte Meinung sind. So negirt KRIEGER das Vorhandensein einer Membran. Nach YUNG sind die Zellen mit einer kernlosen Membran, nach ALLEN ist eine kernhaltige Membran vorhanden, die sich auf

den Achsencylinder fortsetzt, derselben Ansicht ist auch VIGNAL. PFLÜCKE findet, dass die deutlich abgegrenzte Hülle der Zelle keine Vereinigung mit dem Plasmakörper zeigt, HOLMGREN jedoch, dass die bindegewebige Kapsel, die von wechselnder Dicke und oft lamelliert ist, mit zahlreichen Spalträumen versehen ist. Zahlreiche Fäden von eigenthümlicher Structur dringen in den Zellkörper ein.

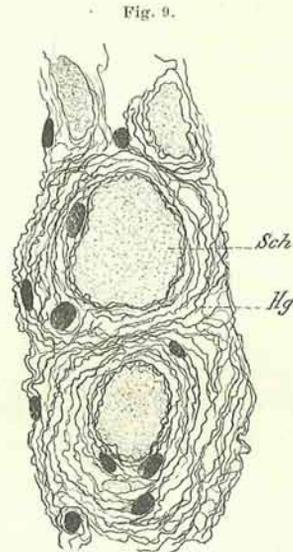
Der Grund dieser widersprechenden Angaben ist darin zu suchen, dass die Autoren nur die ihren Zwecken entsprechenden Zellen eingehender untersucht haben. Die meisten haben auch richtig



Kleine Ganglienzellen mit doppelcontourirter Membran.

Hg = Hüllgewebekern. Zk = Zellkern.  
Zm = Zellmembran.

(Flemming, Eisenhämatoxylin.)



Querschnitt durch ein Nervenästchen des 3. abgehenden Nerven.

Sch = Innenseide. Hg = Hüllgewebe.

(Pereny'sche Flüssigkeit, Delafield's Hämatoxylin.)

beobachtet, da die einen zu ihren Untersuchungen kleine Zellen als zweckentsprechend heranzogen, die andern wieder grössere oder sehr grosse; doch hat dies nur HOLMGREN erwähnt, der die intracellulären Kanälchen in den „allergrössten“, kolossalen Zellen deutlich ausgebildet fand. Auch RETZIUS erwähnt in seiner Abhandlung grosser Ganglienzellen, deren Fortsätze einen ganz andern Typus und Verlauf zeigen als die anderer Ganglienzellen.

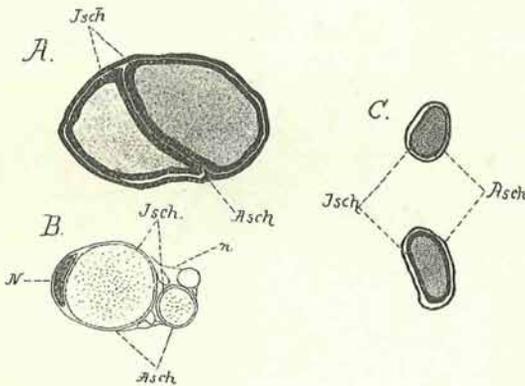
Nur OWSJANNIKOW hebt die Grössenunterschiede hervor und unterscheidet kleine und grosse Zellen, dazwischen Uebergangszellen, ohne denselben jedoch histologische Unterschiede zuzuschreiben, die,

wie ich weiter unten ausführen werde, vorhanden sind und vielleicht auch mit speciellen physiologischen Functionen derselben in Beziehung stehen.

Die kleinen Zellen liegen mehr central, in Gruppen beisammen, durch Hüllgewebe in Nestern zusammengehalten, sie besitzen eine deutliche, gegen den Inhalt scharf abgegrenzte zarte Membran, die normaler Weise durch eine zweite Hülle verstärkt wird (Fig. 7 und 8). Der Kern liegt zwischen diesen beiden Hüllen oder der äusseren Wand auf.

Die grösseren Uebergangszellen erhalten durch Hinzutreten neuer Hüllen eine lamellöse Kapsel um ihren Zelleib, so dass man

Fig. 10.



A = Querschnitt durch ein Neurochord (Osmium).

C = Querschnitt durch Achsenzylinder von *Palaemon* (Osmium).

B = Querschnitt durch Achsenzylinder von *Astacus* (Flemming).

Asch = Aussenscheide. Jsch = Innenscheide.

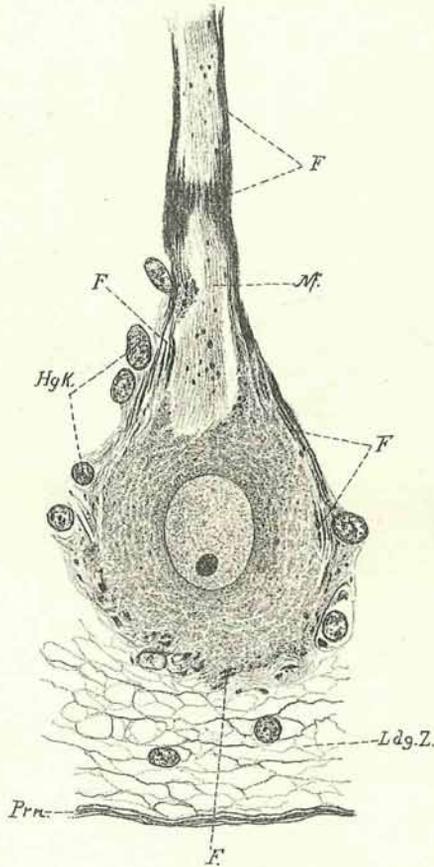
an ihnen ausser der zarten Membran noch drei bis vier concentrische Hüllen unterscheiden kann.

Eine ganz andere histologische Beschaffenheit zeigen die grossen Zellen, die ich ihres auffallenden Grössenunterschiedes wegen als „Kolossalzellen“ bezeichne. Sie kommen in den Ganglien nur vereinzelt vor und nehmen da gewöhnlich eine von den andern isolirte Lage an der ventralen Seite ein. Eine homogene Membran lässt sich an ihnen nicht nachweisen. An ihre Stelle tritt ein Fibrillennetz, das den Zelleib mit bald engeren, bald weiteren Maschen umspinnt. Oft dringen die Fibrillen in das Zellplasma ein, jedoch nur in geringe Tiefe, sie sind mit den der Innenscheide des Achsen-

cylinders eingelagerten Längsfibrillen identisch, welche auf den Zelleib übergehen (Fig. 11).

Besonders deutlich veranschaulicht Fig. 12, ein Querschnitt durch eine Kolossalzelle, das Verhalten der Fibrillen zum Zelleib.

Fig. 11.



Längsschnitt durch eine Kolossalzelle.

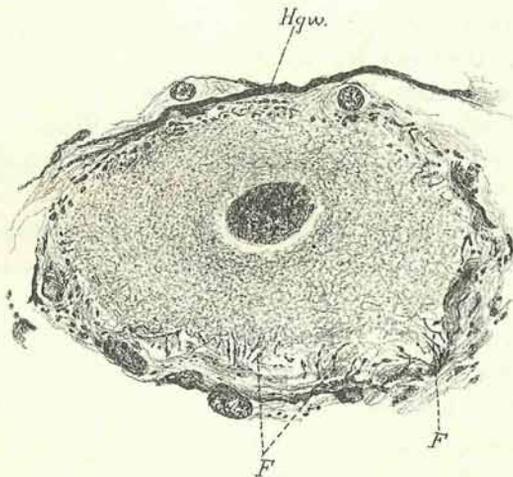
*F* = Fibrille der Innenseide. *Hgk* = Hüllgewebekern. *Ldg Z* = Leydig's Zellgewebe.  
(Flemming, Eisenhämatoxylin, van Gieson.)

Auf der Zeichnung sind nicht alle Fasern dargestellt. Unter dem Mikroskope treten auf dem betreffenden Präparate durch Heben und Senken des Tubus immer neue ins Gesichtsfeld.

Aus ihrem tinctoriellen Verhalten und Verlaufe schliessend, könnte man diese Fibrillen für gliomatös halten.

Es bleibt jedoch fraglich, ob diese Fibrillen mit den echten Gliafibrillen der Würmer verglichen werden können. So weit sich aus den Befunden an den Ganglien selbst schliessen lässt, wird die Schwärzbarkeit dieser Fibrillen durch Anlagerung der bereits erwähnten fettartigen Substanz bedingt. Man sieht oft Fäden, die nur streckenweise sich schwärzen und den Eindruck von Körnchenreihen machen. In anderen Fällen erscheinen die Fäden durch die schwärzbare Substanz untereinander membranartig verklebt. Zwischen den Ganglienzellen trifft man oft solche Stützzellen des Endoneuriums, die sich in toto schwärzen, in anderen Fällen sind sie

Fig. 12.



Querschnitt durch eine Kolossalzelle.

*F* = Fibrille der Innenscheide. *Hgw.* = Hüllgewebe.

(Flemming, Hämatoxylin Delafield.)

fast frei von dieser Substanz. Die Zugehörigkeit dieser Fibrillen zu den Scheiden selbst spricht auch gegen einen Vergleich mit Glia, umsomehr, als bei den Würmern auch Fibrillen der Innenscheiden neben den charakteristisch ausgeprägten Gliafibrillen vorkommen.

Ein abschliessendes Urtheil über die Natur dieser Fibrillen zu fällen ist schwer und dürfte sich erst dann ergeben, wenn sich durch eingehende Untersuchung vieler Crustaceen der absolute Mangel an Glia ergeben wird.

Das Hüllgewebe der aus dem Ganglion tretenden Nervenpaare erinnert an das des Connectivs. Insbesondere die zwei ersten Paare zeigen im Querschnitt knapp am Ganglion fast ähnliche Verhält-

nisse. Nur tritt hier das Hüllgewebe in reicherem Masse auf, und die Grössenunterschiede der Querschnitte der einzelnen Nervenfasern sind nicht so bedeutend wie im Connectiv. Das dritte Nervenpaar, das im merklichen Abstände hinter den beiden vordern entspringt, besteht nur aus wenigen, aber stärkern Nervenfasern, die durch reiches Gewebe von einander getrennt sind.

In Fig. 9 ist ein abgehender Nervenast des dritten Nervenpaares, das ich am Ganglion beliess und mit demselben einbettete. Auffallend ist die concentrische Auflagerung von zahlreichen Bindegewebslamellen um die einzelnen Nervenfäserchen.

Merkwürdiger Weise bestreitet OWSJANNIKOW die Existenz eines dritten Nervenpaares. Nach seinen Befunden treten durch das sogenannte dritte Nervenpaar fast ausschliesslich Blutgefässe in das Ganglion. Die von RETZIUS und andern beschriebenen und abgebildeten kolossalen Nervenfasern dieses Paares sind nichts anderes als Blutgefässe. Man kann in denselben Blutkörperchen ohne Schwierigkeit erkennen. Durch Injection mit Methylenblau werden sie besonders breit.

OWSJANNIKOW hat offenbar ein grosses Gefäss, das, von reichem Bindegewebe umgeben, einen Nerven vortäuschte, mit dem dritten Nervenpaar verwechselt. Ich habe bei meinen Untersuchungen in überlebendem Zustande denselben Irrthum begangen, wurde aber sofort durch die zahlreichen Parasiten, die die grossen Gefässe des inficirten Thieres geradezu überschwemmen, aufgeklärt.

Dieser Parasit wurde zuerst von HAECKEL im Jahre 1855 in den Geweben bei *Astacus* gefunden und von GROBBEN 1877 in den bindegewebigen Theilen des Hodens von *Astacus* wiedergefunden. HILGENDORF fand denselben später in der Umgebung der Thoracal-Ganglienreihe und bezeichnete den Parasiten als *Psorospermium Haeckeli*. Von ZACHARIAS und WIERZEJSKI wurde er im Zoolog. Anzeiger, Bd. XI, eingehender beschrieben.

### Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Das Bauchmark des Flusskrebse ist von zweierlei Hüllen eingeschlossen, dem „Perineurium“ und dem „Endoneurium“.

Das Perineurium besteht aus Bindegewebslagen und erhält durch Einlagerung einer Schichte elastischer Bänder seine derbe Consistenz. Es bildet das paarig angelegte und das Connectiv trennende Septum.

Das Endoneurium, rücksichtlich seiner histogenetischen und histologischen Beschaffenheit vom Perineurium verschieden, functionirt als unmittelbares Hüll- und Stützgewebe der nervösen Substanz.

Jeder Achsencylinder wird von zwei Scheiden eingeschlossen, der „Aussen-“ und „Innenscheide“. Die Innenscheide besteht aus einem zarten Häutchen, in welchem längsverlaufende Fibrillen eingelagert sind.

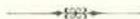
Nebst zahlreichen Uebergängen lassen sich zwei Zellformen im Ganglion scharf unterscheiden: die kleinen Zellen und die „Kolossalzellen“.

Die kleinen Zellen besitzen gewöhnlich eine doppelcontourirte Membran, die Uebergangszellen eine lamelläre Kapsel. Die Kolossalzellen entbehren einer homogenen Membran; an der Peripherie ihres Zelleibs tritt ein bald eng-, bald weitmaschiges Netz von Fibrillen auf.

Vorstehende Arbeit habe ich im II. Zoologischen Institute ausgeführt. Ich erlaube mir an dieser Stelle, dem verehrten Vorstande dieses Institutes, Herrn Professor HATSCHKEK, für die Freundlichkeit, mit der er mir einen Arbeitsplatz überliess, und Herrn Doc. Dr. K. C. SCHNEIDER, der mich bei meiner Arbeit förderte, meinen ergebensten Dank auszudrücken.

## Literaturverzeichnis.

- ALLEN E. J., Studies of the Nervous System of Crustacea Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVI, IV. Serie, 1894.
- BERGH R. S., Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. Zoolog. Jahrbücher, Bd. VI.
- BETHE, Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaureaction. Archiv für mikr. Anat., Bd. XLV.
- DIETL M. C., Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXVII.
- FREUD S., Ueber den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebse. Sitzungsber. d. kais. Ak. d. W. in Wien. LXXXV. Bd., 1882.
- FRIEDLÄNDER B., Ueber die markhaltigen Nervenfasern der Crustaceen und Anneliden. Mittheilungen der Zool. Stat. z. Neapel, Bd. IX, 1889—1891.
- HAECKEL, Ueber die Gewebe des Flusskrebse. MÜLLER's Archiv, 1857.
- HOLMGREN E., Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anatomische Hefte, I. Abth., XLVII. Heft, 1900.
- KRIEGER K. R., Ueber das Centralnervensystem des Flusskrebse. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIII, 1879—1880.
- NANSEN Fr., Die Nervelemente, ihre Structur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anzeiger, 1888.
- OWSJANNIKOW, Ueber die Nervelemente und das Nervensystem des Flusskrebse. Mém. de l'académie imp. de sc. de St. Pétersbourg. Vol. X, Nr. 2, 1900.
- PFLÜCKE M., Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LX, 1895.
- REICHENBACH H., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. SENCKENBERG'sche Nat. Gesellschaft, Frankfurt, Bd. XIV, 1886.
- RETZIUS, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge, I. Stockholm 1890.
- ROHDE E., Ganglienzelle, Axencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895.
- SCHNEIDER K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. 1902.
- VIGNAL, Recherches histolog. sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. Archiv. de zoolog. expér. II. Sér., Bd. I. 1883.
- YUNG E., Recherches sur la structure intime et le fonctions du système nerveux central chez le Crustacés décapodes. Archiv. de Zoolog. expér. Tom. VII, 1878.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Halpern Berku

Artikel/Article: [Das Hüll- und Stützgewebe des Bauchmarks bei \*Astacus fluviatilis\*. 423-442](#)