

Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*.

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems
einzudringen.

Zweiter Teil.

Von

Dr. Richard Goldschmidt,

Privatdozent an der Universität München.

Mit 21 Figuren im Text und 3 Texttafeln.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	306
I. Wahl des Objekts	308
II. Das Verfahren der Rekonstruktion und wie die Texttafeln 1—3 zu lesen sind.	311
III. Allgemeine Charakteristik des Nervenringes.	317
IV. Einzelbetrachtung des Faserverlaufes.	321
a. Die Art der Verbindungen zwischen einzelnen Komponenten des Nervenringes	322
b. Bestimmung der Zelltypen	328
c. Weitere Tatsachen in ihrer Beziehung zu den Problemen	339
1. Das Kontinuitätsproblem	340
2. Das Neuronenproblem.	345
3. Der Reflexbogen	351
V. Vergleichend Morphologisches	353
Literaturverzeichnis	356

Im ersten Teil vorliegender Untersuchung (GOLDSCHMIDT 1908) wurden die sämtlichen Komponenten des Centralnervensystems von *Ascaris*, Ganglienzellen und Nervenfasern, soweit sie außerhalb der Centralcommissur, des Schlundringes, lagen, einzeln beschrieben und abgebildet. Um das Bild der mikroskopischen Anatomie des Organs

zu vollenden, fehlte nur die Darstellung des Inhaltes dieses centralen Theiles des Nervensystems, in den alle Ganglienzellen ihre Fortsätze senden, in den alle sensiblen Nervenfasern eintreten und aus dem die motorischen austreten. Wie bei dem Nervensystem von Tieren mit geschlossenen Ganglien, wie Gliederwürmer und Arthropoden, der Schlüssel zum Verständnis des Organs in der centralen Fasermasse verborgen liegt, so hier im Nervenring, der funktionell jenem Ganglienteil einschließlich den Hauptcommissuren, wie Schlundring und Connective, anderer Wirbellosen entspricht. Dort besteht die Schwierigkeit vor allem darin, in dem dichten Filzwerk feiner und feinsten Fäserchen die zusammengehörigen Systeme von den andern zu isolieren. Sie wird in bewundernswerter Weise durch die bekannten Eigenschaften der Methylenblaumethoden überwunden. Hier bei *Ascaris*, wo im Verhältnis zur centralen Fasermasse eines Blutegels etwa die Verästelung einer Nervenfaser im Ring eine relativ geringe ist, erwachsen die Schwierigkeiten von anderer Seite. Einmal ist es ziemlich schwer, den Inhalt des Nervenringes in einwandfreier Weise zu konservieren, da, wie schon zum Schluß des ersten Theiles ausgeführt wurde, eine den Ring umgebende Scheide den Zutritt der Fixierungsflüssigkeit erschwert. Ein zweiter Punkt ist das ungünstige Verhalten der Nematoden gegenüber der Methylenblaumethode. Einem Neurologen wie RETZIUS war es nicht gelungen, Erfolge bei dieser Wurmgruppe zu erzielen, und mir ging es nicht besser. Glücklicher war neuerdings DEINEKA (1908), dem es durch mühsame Versuche gelang, auch bei *Ascaris* eine Methylenblautinktion zu erzielen, die sich aber so wenig auf das Nervensystem beschränkte, daß der Autor, wie ich im Nachtrag zum ersten Teil dieser Arbeit hervorhob, in zahllose schwerwiegende Irrtümer verfiel¹. Am Inhalt des Nervenringes scheinen seine Tinktionen aber auch gescheitert zu sein, da davon weder eine Beschreibung noch Abbildungen gegeben wurden. Aber auch wenn besonderen Bemühungen und technischem Geschick dies gelingen sollte, so wäre, glaube ich, doch nicht viel erreicht. Denn die Art der Anordnung der Nerven im Ring läßt es meiner Ansicht nach aussichtslos erscheinen, im Totalpräparat ihre Beziehungen aufzuklären. Sämtliche Fasern haben nämlich einen annähernd parallelen

¹ Anm. bei der Korrekt. In der Zwischenzeit hat Prof. DOGIEL für seinen Schüler DEINEKA auf meine Kritik geantwortet (diese Zeitschr. Bd. XCI). Ich brauche darauf nicht weiter einzugehen, da seine Gegenargumente bloß in Schimpfen bestehen. Ich werde aber in nicht zu ferner Zeit öffentlich zeigen, daß meine Kritik der DEINEKASchen Untersuchungsergebnisse noch viel zu mild war.

Verlauf und sind so dicht miteinander zu einem Bündel verpackt, daß ein Verfolg mehrerer gleichzeitig imprägnierter Äste kaum denkbar erscheint.

Diesen Schwierigkeiten steht nun ein Vorzug gegenüber: die relativ geringe Zahl der Elemente, ihr bedeutendes Volumen und ihre Eigenheit, daß zahlreiche Verbindungen durch starke Nervenstämme bewirkt werden und nicht, wie sonst, durch feinste Endfäserchen. Dies, zusammengenommen mit dem vorwiegend parallelen Verlauf der Fasern, weist auf die Methode hin, die ein Eindringen in den Gegenstand erlaubt, die mühsame Methode der Rekonstruktion. Damit ist allerdings ein wenig Verzicht auf Erreichung meines ursprünglichen Zieles gegeben: das Nervensystem in seinen sämtlichen Komponenten zu erforschen. Denn um auf diese Weise sämtliche Verbindungen festzulegen, bedürfte es bereits bei diesem einfachsten Nervensystem mehr als der Arbeit eines Lebens. Daß aber auch das Erreichte, ohne den Anspruch auf absolute Vollständigkeit machen zu können, genügt, um einen weitgehenden Einblick in die Geheimnisse der letzten Zusammenhänge der Nervelemente zu geben, soll das Folgende lehren.

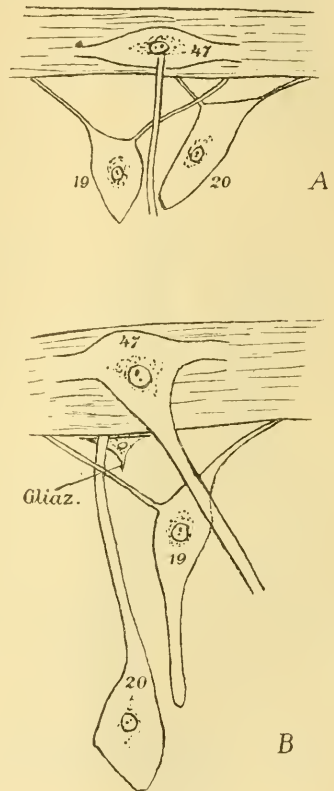
I. Wahl des Objekts.

Im ersten Teil dieser Arbeit lehnte sich die Schilderung hauptsächlich an die Verhältnisse bei *Ascaris lumbricoides* an. Es wäre deshalb wünschenswert, wenn auch dieser zweite Teil sich vorwiegend auf das gleiche Objekt bezöge. Die Versuche, dies durchzuführen, tragen vor allem Schuld daran, daß die Veröffentlichung des zweiten Teiles so lange erst nach dem ersten folgt. Denn trotz aller Bemühungen gelang es mir nicht, bei *Ascaris lumbricoides* so einwandfreie Fixierungen des Inhaltes des Nervenringes zu erzielen, daß eine Rekonstruktion mit Aussicht auf Erfolg begonnen werden konnte. Denn sie ist nur mit Sicherheit auszuführen, wenn der Inhalt des Ringes so wenig geschrumpft ist, daß zwischen den einzelnen Nervenfasern sich kein Schrumpfraum befindet und der Querschnitt ein ganz regelmäßiges Mosaikbild zeigt. Viel leichter läßt sich das bei *Ascaris megalocephala* erzielen, die noch obendrein den Vorzug der viel größeren Elemente besitzt, und so benutzte ich mit Erfolg die Köpfe möglichst großer Exemplare dieser Art.

Es lehnt sich somit die Schilderung dieses zweiten Teiles an eine andre Art an als die des ersten, und das bedarf noch einer kurzen Rechtfertigung. Schon im ersten Teil wies ich darauf hin, daß irgend ein

wesentlicher Unterschied im feineren Bau des Nervensystems beider Arten nicht bestehe. Da ich hier die eine Art für die andre substituieren, möchte ich es noch ein wenig belegen. Es gibt in der Tat im Centralnervensystem von *Ascaris megalocephala* keine Zelle mehr oder weniger als in dem der kleineren Art: jede Zelle der einen Art findet sich genau in der gleichen Lage und relativen Größe auch bei der andern Art vor. Wenn Unterschiede bestehen, so sind sie höchstens darin zu finden, daß die Form der Zellen nicht ganz genau übereinstimmt, besonders derart, daß zierlich geformte Zellen von *lumbricoides* bei *megalocephala* plumper erscheinen. Für unsre Zwecke ist das natürlich gleichgültig.

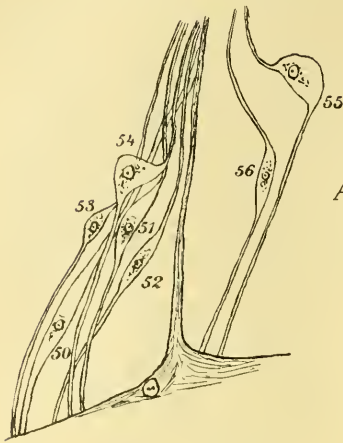
Zur Illustration mögen zwei beliebig gewählte Beispiele dienen. In Textfig. 1 ist das Ganglion cephalicum dorsale mit seinen drei Zellen 19, 20, 47 von den beiden Arten abgebildet, und zwar *A* von *Ascaris lumbricoides* und *B* von *Ascaris megalocephala*. Der einzige wahrnehmbare Unterschied ist der, daß Zelle 20 bei *lumbricoides* zwei Fortsätze hat, ebenso wie 19 (amphoroider Typus), bei *megalocephala* dagegen nur einen. Hier spaltet er sich, wie wir sehen werden, eben erst etwas später innerhalb des Ringes. Auch ein Formunterschied ist wahrzunehmen, indem Zelle 19 nach hinten in einen langen Zipfel ausgezogen erscheint, so daß ein oberflächlicher Untersucher leicht glauben könnte, sie schicke einen Nervenfortsatz nach hinten. Ein solcher Zipfel kommt aber auch gelegentlich bei *lumbricoides* vor, wenn auch nicht ganz so stark ausgebildet. Die völlige Identität der drei Zellen des Ganglions unter-



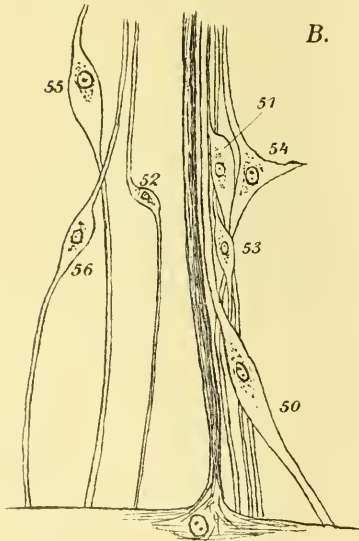
Textfig. 1.

liegt keinem Zweifel. Und das Entsprechende gilt für das andre in Textfig. 2 abgebildete Beispiel des Ganglion nervi papillaris subventralis, wie ohne weiteres ein Blick auf die Figur lehrt. *A* bezieht sich wieder auf *lumbricoides*, *B* auf *megalocephala*. Es sind zwei spiegel-

bildlich gleiche Ganglien abgebildet; ein Unterschied besteht nur darin,



A.



B.

Textfig. 2.



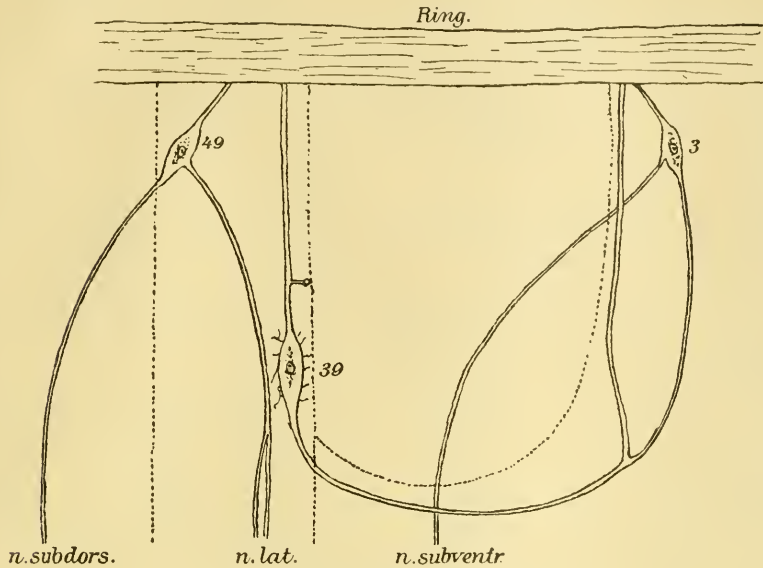
Textfig. 3.

daß Zelle 52 bei *megalocephala* mehr nach 56 hin verschoben ist; man beachte, daß bei *megalocephala* der Kern der Zelle 55 genau die gleiche exzentrische Lage hat wie bei *lumbrioides*. Eine wirkliche, wenn auch unwesentliche Differenz im Verhalten der beiden Arten konnte ich nur an zwei Punkten feststellen. Die eine ist die eben erwähnte Unipolarität der Zelle 20; die andre bezieht sich auf die Commissura ventrodorsalis I. Bei *Ascaris lumbricoides* wird sie, wie im ersten Teil S. 124 beschrieben, von einer einzigen dicken Faser gebildet (Teil 1, Taf. IV rot), die auf diese Weise vom Bauch zum Rückenerv gelangt und im Vorbeiziehen einen Seitenast in den Nervenring gibt (Teil 1, S. 125, Textfig. Q). Diese dort einheitliche Faser besteht bei *megalocephala* aus drei einzelnen, aber dicht zusammengepreßten Fasern, wie ihr Querschnitt, Textfig. 3, zeigt, von denen dann auch nur eine den Ast zum Ring liefert.

An dieser Stelle sei gleich ein Fehler richtig gestellt, der mir bei Abfassung des ersten Teiles unterlief. Es wurden dort die Zellen 3 des Ganglion ventrale und die beiden Zellen 49 im Ursprung der Nervi subdorsales als bipolare Ganglienzellen beschrieben.

Es hat sich inzwischen durch die genaue Rekonstruktion der betreffenden Region herausgestellt, daß diese vier Zellen einander homolog sind und eine jede tripolar. Zelle 3 besitzt außer den beiden beschriebenen Fortsätzen einen dritten,

der nach hinten sich in die eine der vier Fasern des N. subventralis fortsetzt. Es hat somit dieser Nerv ebenso wie sein dorsaler Partner eine Faser, die aus einer Ganglienzelle kommt, und es kommen nicht, wie irrtümlich angegeben wurde, hier alle vier Fasern



Textfig. 4.

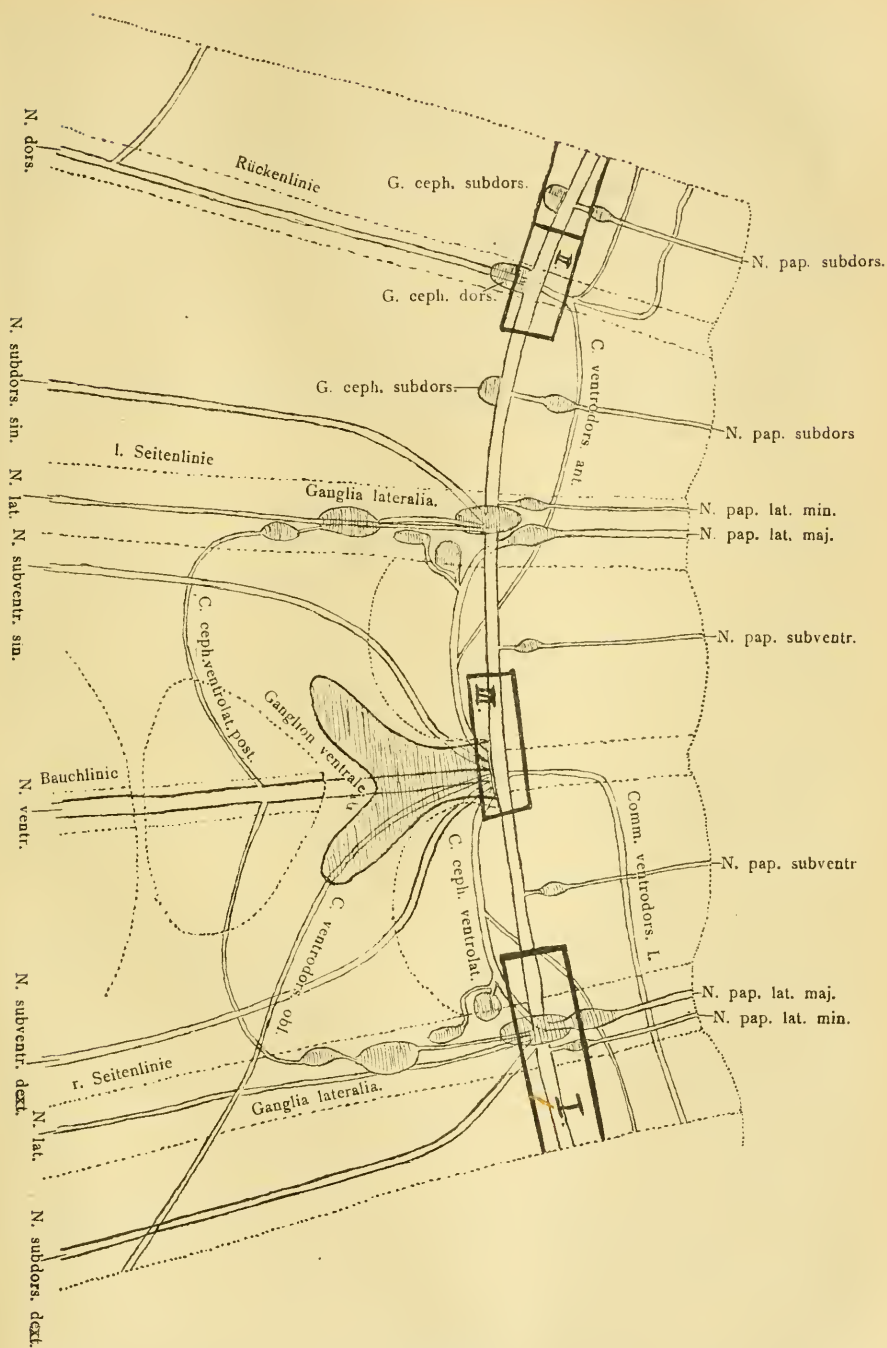
direkt aus dem Ring. Umgekehrt hat die lateral liegende Zelle 49, deren peripherischer Fortsatz, wie richtig beschrieben wurde, in den N. subdorsalis tritt, noch einen dritten nach hinten verlaufenden Fortsatz, der nichts andres ist als die eine Nervenfasern des N. lateralis, von der fälschlich angegeben wurde, daß sie direkt aus dem Nervenring entspringe. Die Skizze Textfig. 4 erläutert dies hiermit richtiggestellte Verhalten.

II. Das Verfahren der Rekonstruktion und wie die Texttafeln 1—3 zu lesen sind.

Wie sich aus dem vorwiegend parallelen Verlauf der Nervenfasern im Ring ergibt, ist eine Rekonstruktion nur möglich aus Querschnittserien. Es boten sich dazu zwei Wege. Der bessere wäre der gewesen, den ganzen Ring an einer Stelle aufzuschneiden, zu einem Band auszubreiten und dann in eine Serie zu zerlegen. Wiewohl dies technisch

ausführbar ist, habe ich den in bezug auf die Erreichung von Vollständigkeit nachteiligeren Weg gewählt, das ganze Vorderende des Wurmes zu schneiden. Abgesehen davon, daß durch Vermeidung jedes Eingriffes die Intaktheit des Objektes möglichst gewahrt bleibt, bietet dieser Weg den Vorzug, eine geeignete Orientierung eher zu ermöglichen. Die in den Nervenring eintretenden und aus ihm austretenden Fasern verlaufen ja vorwiegend von vorn nach hinten. Schneidet man den Ring nun genau quer, so werden alle diese Fasern längs getroffen. An Stellen aber, an denen mehrere gleichzeitig eintreten, ist es dann gänzlich unmöglich, die einzelnen zu sondern und im Ring zu verfolgen. Außerdem ist es dann entsprechend schwierig, festzustellen, zu welcher Ganglienzelle die einzelnen Fasern gehören. Um diesen beiden Schwierigkeiten zu begegnen, ist es notwendig, ein ganz klein wenig schräg zu schneiden, so daß die ein- und austretenden Fasern auch schräg durchschnitten und dadurch leichter verfolgbar sind.

Das Verwenden von Serien durch ganze Köpfe zur Rekonstruktion hat nun einen nicht zu kompensierenden Nachteil, nämlich, daß nur die annähernd durch die Medianebene geführten Schnitte den Ring genügend quer treffen, somit aus einer Serie nur ein Stück des Ringes rekonstruiert werden kann. Selbst wenn man dann durch entsprechende Orientierung nacheinander sämtliche Abschnitte des Ringes rekonstruiert, ist es unmöglich, die Stücke richtig aneinander zu setzen, da ja nur einige durch ihre Struktur ausgezeichnete Fasern dann mit Sicherheit aufeinander bezogen werden können, die große Mehrzahl aber nicht. Ich habe deshalb von Anfang an auf diese unendlich mühsame Arbeit verzichtet und nur so viel vom Ring rekonstruiert, daß alle wichtigen Stellen einmal vorhanden sind. Also wurde von den in bezug auf Zellen und Nervenabgang genau symmetrischen rechten und linken Lateralteilen des Ringes nur der rechte rekonstruiert, ebenso von den symmetrischen subdorsalen Teilen nur der rechte, ferner der in der Medianebene liegende dorsale und ventrale Teil. Es war für diese Auswahl auch maßgebend, daß, nachdem einmal aus den oben dargelegten Gründen auf die absolute Vollständigkeit verzichtet wurde, das Prinzipielle auch bereits aus diesen Teilen vollständig hervorgehen müsse. Aus Textfig. 5 ist die Lage der in Texttafeln 1—3 reproduzierten, verschieden umfangreichen Rekonstruktionen zu ersehen. Die Figur stellt den subdorsal aufgeschnittenen und ausgebreiteten Hautmuskelschlauch dar, entsprechend der Fig. 13, Taf. III des ersten Teiles. Die Lage der Ganglien ist schematisch eingetragen (schraffiert) und die



Textfig. 5.

rekonstruierten Teile des Nervenringes eingerahmt und bezeichnet. Man ersieht daraus, daß Rekonstruktion I (Texttafel 1) ventral rechts vom Eintritt der Nervenfasern aus dem Gangl. n. papill. subventr. beginnt, die ganze Region der Seitenlinie umfaßt und dorsal noch die Region des Gangl. n. papill. subdors. dext. und Gangl. cephal. subdors. dext. einschließt und somit den Eintritt des N. papill. lat. minor, N. subdors. dext. und N. papill. subdors. dext. Die Rekonstruktion II (Texttafel 2) schließt hier direkt an, so daß wir viele Nervenfasern von I aus werden verfolgen können, und umgreift die Region des Gangl. cephal. dorsale. Rekonstruktion III (Texttafel 3) endlich enthält die Region des Gangl. cephal. ventrale mit dem Eintritt des Bauchnerven, der großen ventrolateralen Kopffommissur und der Subventralnerven.

Für die Ausführung der Rekonstruktion gab es keine andre Möglichkeit als die der graphischen Rekonstruktion. Denn da ja alle Fasern dicht verpackt liegen, wäre an einem körperlichen Modell gar nichts zu sehen. Es mußte deshalb so vorgegangen werden, daß alle Nervenfasern auseinander gelegt und in einer Ebene ausgebreitet vorgestellt wurden. Das Verfahren war also folgendes. Sämtliche Schnitte wurden mit dem Zeichenapparat bei ZEISS 2 mm Imm., Komp.-Oc. 6 mit einer 1030fachen Vergrößerung gezeichnet, die einzelnen Nervenfasern bezeichnet und durch sorgfältigen Vergleich der aufeinander folgenden Schnitte jeweils identifiziert. Bei der gewählten Vergrößerung und einer Schnittdicke von 5μ ergibt sich also, daß in der Rekonstruktion für jede Nervenfaser pro Schnitt 5,15 mm, rund $1\frac{1}{2}$ cm, eingetragen werden mußten. Da dies aber zu wenig gewesen wäre, um eine Verwirrung zu vermeiden, so wurde es verdoppelt und 1 cm genommen. Es wurde also für jede Nervenfaser, die im ersten Schnitt vorhanden war, auf Millimeterpapier 1 cm auf der Abszisse abgetragen in Form eines Bandes, dessen Breite dem ungefähren Durchmesser der betreffenden Faser gleich kam. Da es gänzlich ausgeschlossen ist, die gegenseitigen dreidimensionalen Lagebeziehungen der Fasern in zwei Dimensionen zum Ausdruck zu bringen, so wurden sie in beliebiger Reihenfolge eingetragen und einfach, wenn sie im Ring weiterliefen pro Schnitt 1 cm parallel weiter geführt. Traten dann in einem Schnitt Verbindungen zwischen zwei Fasern ein, so wurden sie in der zu dem betreffenden Schnitt gehörigen Ordinate eingetragen, selbstverständlich ohne Rücksicht auf ihre wirklichen Längenmaße. Ebenso werden aus- oder eintretende Fasern in der betreffenden Ordinate bis dahin geführt, wo sie Verbindungen eingehen, unabhängig davon, ob sie in Wirklichkeit

auch quer den Ring durchsetzen oder nicht. Von vornherein wurde zum Prinzip genommen, nur das einzutragen, was mit Sicherheit festzustellen ist. Konnte ich eine Faser im folgenden Schnitt nicht mehr zuverlässig identifizieren, so wurde sie abgebrochen. Fasern, deren Querschnitt unter ein gewisses Maß ging, wurden gar nicht berücksichtigt, da ein sicheres Verfolgen ausgeschlossen schien. Wie das Verhältnis der verfolgten zu den nicht verfolgten Fasern sich in den einzelnen Rekonstruktionen gestaltet, zeigen die Textfig. 6—9, in denen nur die rekonstruierten Fasern eine Nummer tragen.

Aus diesem Vorgehen folgt ferner, daß es ganz irrelevant ist, ob in der Rekonstruktion eine Faser über oder unter der andern verläuft. Da die wirklichen Lagebeziehungen im Flächenbild nicht wiederzugeben sind, so wurde in diesem Punkt nur auf die größere Klarheit des Bildes Rücksicht genommen.

Was den Umfang der einzelnen Fasern betrifft, so mußte da ein wenig schematisiert werden. Die einzelne Faser zeigt in Wirklichkeit stets die Eigentümlichkeit, daß sie bald anschwillt, bald im Durchmesser abnimmt, bald ovalen, bandförmigen, polygonalen oder kreisrunden Querschnitt hat. Dies alles wiederzugeben, war schlechterdings unmöglich, und so wurden nur bedeutende und auffallende Volumveränderungen im Bild berücksichtigt. Schließlich wurde auf die höchst interessanten Verschiedenheiten in der feineren Struktur der Fasern, die vielfach auch mit dem Volumwechsel in Zusammenhang stehen, keinerlei Rücksicht genommen. Ihre Beschreibung gehört in den dritten Teil unsrer Arbeit.

Das auf den ersten Blick wohl etwas verblüffende Aussehen der Rekonstruktionsbilder, das so sehr von dem gewohnten Bild einer direkt gezeichneten Nervenverästelung abweicht, wird also durch folgende Faktoren bedingt: Einmal ist es die Projektion eines im Raum angeordneten Faserbündels auf die Fläche, die alles in der Richtung der Ordinate mehr oder minder verzerrt. Sodann ist es die durch die Methode gebotene Beschränkung auf die Betrachtung der Hauptäste, die das für Nervenverlaufs bilder charakteristische, reich verästelte Aussehen in Wegfall bringt. Und schließlich sind es auch die Besonderheiten des Objekts mit seinen, wie wir später sehen werden, besonders ausgeprägten Verbindungen der einzelnen Neurone durch große Äste und dem bedeutenden Zurücktreten der feinen Verzweigungen, wie dem parallelen Verlauf und der Nervenbündelanordnung des Ganzen, die das ungewohnte Aussehen der Bilder bedingen.

Wenn im folgenden eine kurze Analyse unsrer drei Rekonstruk-

tionen gegeben werden soll — in der Hauptsache müssen ja die Bilder selbst für sich sprechen —, so muß bei der Notwendigkeit, dabei stets die Bilder vor Augen zu haben, noch kurz ihre Benutzung erklärt werden. Die in den oben angeführten Dimensionen ausgeführten Rekonstruktionen sind hier auf etwa $1\frac{1}{2}$ verkleinert wiedergegeben. Die auf der Abszisse eingetragenen geraden Zahlen entsprechen den Schnitten, also 24 dem 24. Schnitt der Rekonstruktion. Die ungeraden Schnittzahlen mußten wegen der starken Verkleinerung auf $1\frac{1}{2}$ cm pro Schnitt wegfallen.

Um bequem jeden Punkt auffinden zu können, sind in gleicher Distanz in der Ordinate ungerade Zahlen angebracht, so daß jeder innerhalb eines cm² gelegene Punkt durch eine gerade und eine ungerade Zahl bezeichnet werden kann, ähnlich wie bei einem Stadtplan oder Schachbrett¹. Um weitere Anhaltspunkte der Bezeichnung zu gewinnen, sind sämtliche Fasern links wie rechts im Bild von oben nach unten durchnummeriert. Linke und rechte Zahlen entsprechen sich dabei gar nicht, sondern die Numerierung ist jeweils eine einfach fortlaufende. Die Grenzen des Nervenringes sind durch eine Kontur eingerahmt, alle sie überschreitenden Fasern sind also aus- oder eintretende. Diese sind je nach ihrem Schicksal bezeichnet. Alle zu einer Ganglienzelle tretenden Fasern, auch eingezeichnete Ganglienzellen selbst, sind mit *Z* und der Nummer der Zelle versehen, also *Z* 12 bedeutet, daß dies der Fortsatz der unipolaren Ganglienzelle 12 des Bauchganglions ist, dessen Verhalten bis zum Eintritt in den Ring im ersten Teil der Arbeit beschrieben und abgebildet wurde. Die in periphere Nerven eintretenden Fasern sind nach ihnen bezeichnet. In Texttaf. 1 bedeutet so *Sub. I—IV* die Fasern des N. subdorsalis, in Texttaf. 3 *Sub. 1* usw. N. subventralis sinist. und *Sub. a* usw. N. subventralis dexter; im gleichen Bild sind die Fasern des Bauchnerven mit *B* 1, 2, 3 usw. bezeichnet, die der großen Commiss. cephalic. ventrolateralis sinistr. mit *L* 1, 2, 3 usw. und desgleichen dextra mit *L a, b*, usw. Im gleichen Bild bedeutet *CO* den Fortsatz, den die dicke Faser der Commiss. ventrodors. I in den Ring schiebt. Endlich ist eine in den Rückennerv eintretende Faser in Texttaf. 2 als *N. d* bezeichnet.

Wie weit die Vollständigkeit bzw. Unvollständigkeit der Rekonstruktion innerhalb des Ringes geht, wurde bereits besprochen. Was die ein- und austretenden Fasern betrifft, so ist ihre Vollständig-

¹ Man erleichtert sich die Lektüre durch Benutzung eines rechtwinkligen Dreieckes, dessen Katheten mit den jeweiligen beiden Zahlen in Deckung gebracht werden.

keit nach den einzelnen Regionen verschieden. Dorsal (Texttaf. 2), wo ja nur die Fortsätze von zwei Zellen eintreten und einer austritt, ist natürlich in dieser Beziehung Vollständigkeit erreicht. Im Bereich der Rekonstruktion I (Texttaf. 1) gelang dieselbe Vollständigkeit, obwohl nicht weniger wie 31 Elemente in den Ring eintreten. Dagegen war es unmöglich, das gleiche bei der ventralen Rekonstruktion zu erzielen. Hier treten ja in den Ring ein: die Fortsätze von 33 direkten Ganglienzellen; von ihnen wurden nur 12 festgelegt. 55 größtenteils motorische Nervenfasern treten in den Bauchnerven aus; von ihnen sind auf der Texttafel 31 zu finden. Den beiden Subventralnerven gehen 6 direkte Fasern zu, nur 5 von ihnen zeigt die Rekonstruktion; endlich führt die große Comm. cephal. ventrolat. dem Ring 39 Nervenfasern zu, von denen 22 sensible Fasern sind, 14 indirekte Ganglienzellfortsätze und 3 Commissurenfasern. Von diesen sind 21 rekonstruiert, aber nur von einem kleinen Teil können wir die Herkunft aus diesen drei Gruppen festlegen, wie sich weiterhin zeigen wird. Dazu kommt dann noch der im Bild enthaltene Fortsatz der Faser der Comm. ventrodors. I. Also von 134 ein- oder austretenden Fasern wurden nur 70 mehr oder minder weit verfolgt. Wie die Wirklichkeit an dieser Stelle aussieht, wenn man auch noch die nichtberücksichtigten feinen Verästelungen addiert, läßt sich da kaum ausmalen.

Zum Schluß sei nochmals darauf hingewiesen, daß das, was sich in den Rekonstruktionen findet, sicher vorhanden ist, soweit sorgfältige Arbeit Sicherheit gibt, daß aber deshalb das, was nicht festgestellt oder wiedergegeben werden konnte, trotzdem existieren kann.

III. Allgemeine Charakteristik des Nervenringes.

Der Nervenring bildet ein von der öfters erwähnten Scheide begrenztes Band, das der Außenwand des Oesophagus dicht anliegt. Sein Querschnittsbild variiert je nach der Stelle, die wir betrachten. Den kleinsten Querschnitt findet man an den Stellen, die am weitesten von dem Eintritt irgend einer Nervenfaser entfernt sind, also vor allem in der Mitte zwischen dem Eintritt der Papillennerven und den vier Hauptlinien des Körpers. Unter diesen Punkten ragen dann wieder die dorsal gelegenen durch ihren kleinen Durchmesser hervor, wie überhaupt die ganze dorsale Hälfte des Ringes schwächtiger ist. Anschwellungen finden sich dann an allen Nerveneintrittsstellen, und zwar entspricht ihr Umfang der Zahl der eintretenden Fasern, so daß sie dorsal am schwächsten, lateral stärker und ventral so bedeutend sind, daß hier

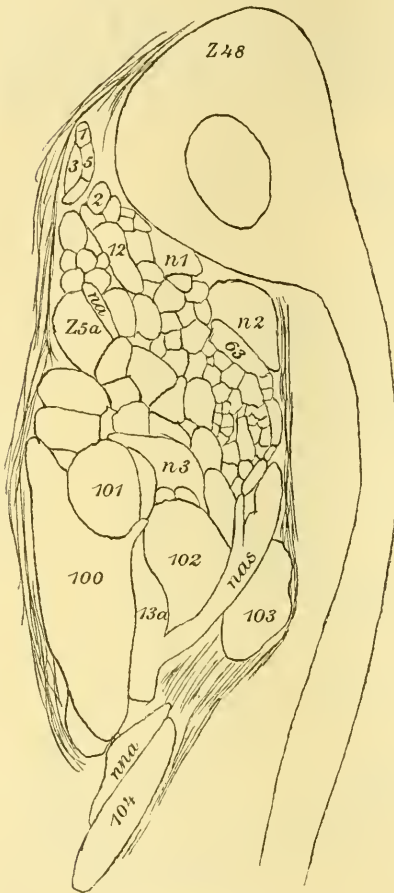
Massen von Glia, die, wie später geschildert wird, von außen in den Ring gelangt. Textfig. 7 gibt von dem Aussehen einer derartigen Stelle einen Begriff; sie entspricht dem Schnitt 47 der Rekonstruktion Texttaf. 1. Wohl die größte Masse derartiger fein verflochtener Fäserchen findet sich an der Eintrittsstelle des Bauchnerven. Daß sie aber selbst hier im Verhältnis zu den starken Fasern keine Rolle spielt, geht aus Textfig. 8 hervor, die den Schnitt 40 der Rekonstruktion Texttaf. 3 wiedergibt.



Textfig. 7.

Dies sind also vor allem die Teile, auf die wir in unsrer weiteren Schilderung keine Rücksicht nehmen können, da sie nicht rekonstruierbar sind. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Teile recht eigentlich der Punktsubstanz anderer Wirbellosenganglien entsprechen. Es läßt sich auf das klarste feststellen, daß es sich um ein dichtes Geflecht und nicht etwa ein diffuses Netz feinsten Fäserchen handelt, ähnlich wie es vor allem von RETZIUS für andre Wirbellose verfochten wird. Allerdings endigen die Fäserchen nicht isoliert, sondern gehen schließlich

in andre oder in dicke Nervenfasern ein, so daß das Ganze im feinen das Bild wiederholt, das wir für die dicken Fasern entwerfen müssen. In Fig. 9 ist ein kleines Stück des Neuropils, wie wir diesen Teil auch



Textfig. 8.

hier nennen können, herausgezeichnet und auch ausnahmsweise die Neurofibrillen eingetragen. Man sieht, daß in der Tat die Neuropilstruktur genau die gleiche ist wie die des übrigen Nervenringes und es auch keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Fäserchen nach denselben Gesetzen miteinander in Verbindung treten wie die dicken Fasern. Was den Ursprung dieser Punktsubstanz anbelangt, so ist es der gleiche wie auch anderwärts. Hauptsächlich sind es Seitenäste von in den Ring eintretenden Nervenfasern, die zu ihrem Aufbau beitragen, dagegen ist es sehr selten, daß ganze Nervenfasern sich so fein verästeln, daß sie sich völlig in diese Fasermasse auflösen. Die Hauptsache bleiben bei diesem Nervensystem die Verbindungen von starken Nervenstämmen. Die feinen Verästelungen kommen nur als sekundärer und weniger wichtiger Teil hinzu. Bei der weiteren Darstellung ist also



Textfig. 9.

dem zu Beschreibenden stets noch diese Punktsubstanz zu addieren und vorzustellen, daß wenigstens an den Hauptnerveneintrittspunkten ein großer Teil der Fasern auf diese Weise noch weiterhin in Konnex steht.

Was die Lage der Fasern innerhalb des Ringes betrifft, so ist sie oft auf große Strecken hin festgelegt. So findet sich z. B. in der ventralen Region eine Gruppe kleinerer Fasern, die von der rechten Seite nach der linken unverästelt durchlaufen und dabei stets dicht

zusammengedrängt den vordersten Rand des Ringes einnehmen. Andre aber wechseln ihre Lage, indem andre Fasern sich über sie hinweg-schieben, ohne dabei vielfach ihren Zusammenschluß zu Gruppen auf-zugeben. Im einzelnen herrscht da eine so große Mannigfaltigkeit, daß eine Einzelbeschreibung ermüdend wäre, um so mehr, als dem ja keine besondere Bedeutung zukommt.

Was das Verhalten der Nervenfasern beim Eintritt in den Ring betrifft, so gilt im allgemeinen die Regel, daß sie sich nach dem hinteren inneren Rand begeben, wo sie ihre Verbindungen eingehen. Haben sie feine Verästelungen zur Punktsubstanz, so werden diese sofort nach dem Eintritt in den Ring abgegeben. Andre allgemeine Charakteristika lassen sich nicht angeben; nur die von vorn eintretenden Nerven zeigen noch ein typisches Verhalten. Die Faser verliert nämlich alsbald nach ihrem Eintritt ihr Volumen und schrumpft zu einem feinen, dafür aber sehr stark färbbaren Strang zusammen, der sich zwischen den andern Fasern durchzwängt. An seinem definitiven Platz angelangt, nimmt der Strang dann wieder sein ursprüngliches Volumen an.

Bekanntlich nimmt auch der Nervenring bei den Nematoden an der Muskelnervierung Anteil, indem die ihm zunächst liegenden Muskelzellen ihre Innervierungsfortsätze — bei den Nematoden kommt ja der Muskel zum Nerv und nicht umgekehrt — zum Ring schicken und sich ihm in Gruppen zwischen den Abgangsstellen des Nerven anlegen. An diesen Stellen treten dann einzelne Fasern des Ringes zu seinem Hinterrand, und indem dort die den Ring umhüllende Scheide unterbrochen ist, kann die Vereinigung mit den Muskelfortsätzen stattfinden. Derartige Innervierungspunkte sind in den Rekonstruktionen mit $\oplus$ bezeichnet.

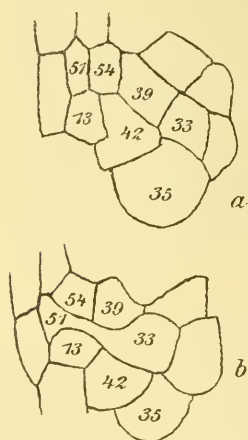
IV. Einzelbetrachtung des Faserverlaufs.

Wenn wir nunmehr den Versuch machen wollen, die Ergebnisse unsrer Rekonstruktionen darzustellen, so sei von Anfang an darauf hingewiesen, daß es kaum möglich sein dürfte, das, was die Bilder lehren, zu beschreiben. Für den, der dem Gegenstand Interesse entgegen bringt, gibt es keine andre Möglichkeit der Information, als das genaue Studium der Texttafeln. Sollte ihm dabei mancherlei aufstoßen, dessen hier keine Erwähnung getan ist, so wäre auch das bei der Komplikation des Gegenstandes nicht zu verwundern. Vielleicht ist am leichtesten in das Verständnis des Ganzen einzudringen, wenn wir mit dem Allgemeinen beginnen und erst allmählich zum Speziellen vordringen. Es sei deshalb zuerst beschrieben, welche Arten von

gegenseitigen Beziehungen durch direkte Verbindungen zwischen den einzelnen parallel verlaufenden Fasern des Ringes bestehen. Auf Struktur, Funktion oder Herkunft dieser Verbindungen sei dabei zunächst gar keine Rücksicht genommen, also auch in keiner Weise darauf, ob die Verbindungen unter den Begriff der leitenden oder nichtleitenden Verbindungen APÁTHYS gehören, bzw. ob dieser Begriff überhaupt hier anwendbar ist.

a. Die Art der Verbindungen zwischen einzelnen Komponenten des Nervenringes.

Bei einem Blick auf die Texttaf. 1 und 2 fallen vor allem die zahlreichen feinen Fäden auf, die senkrecht das Bild durchsetzend die verschiedensten Fasern miteinander verbinden. Sie sind die graphische Darstellung für eine Art von Verbindungen, die für die Fasern des Nervenringes äußerst charakteristisch ist: zwei Fasern werden durch einen sehr feinen Seitenast, von ganz gleichmäßigem Kaliber und drehrundem Querschnitt, der sich zwischen den benachbarten Fasern hindurchdrängt, verbunden. Der Verlauf des Ästchens liegt meist so



Textfig. 10.

genau in der Querschnittsebene des Ringes, daß es gewöhnlich in einem Schnitt getroffen ist. Nur selten durchsetzt es das Faserbündel so schräg, daß mehrere Schnitte nötig sind, um es zu verfolgen. In Wirklichkeit sind diese feinen Querbrücken nur sehr kurz, und nur die Rekonstruktionsmethode trägt Schuld daran, daß sie in den Bildern meist so lang erscheinen. Die größte Länge, die möglich wäre, nämlich der Durchmesser des Ringes, kommt selten vor. Meist liegen die so verbundenen Fasern nicht weit voneinander entfernt, so daß das Fäserchen nur um eine oder wenige Fasern herumbiegt. Wie sich dies Verhalten in Wirklichkeit darstellt, zeigen die Teile von Querschnitten, die in Textfig. 10 dargestellt sind; *a* und *b* sind zwei aufeinander folgende Schnitte, und in *b* sind die Fasern 33 und 51¹ durch eine feine Brücke verbunden, die zwischen 54 und 73 hindurchtritt. Die betreffende Stelle findet sich in Texttaf. 2, Quadrat 32 : 49; die Faser 33 ist

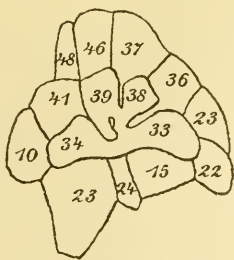
¹ Die hier und weiterhin in den Querschnitten verwandten Zahlen beziehen sich auf meine zur Rekonstruktion verwandten Zeichnungen und haben im übrigen keinerlei Bedeutung.

hier rechts mit 43 bezeichnet, und von ihr geht nach oben eine Brücke zur Faser 51, die links und rechts mit 13 bezeichnet ist. Besonders häufig findet man, daß eine Faser dicht beieinander mehrere derartige Brücken abgibt, also in mehreren Schnitten hintereinander oder gleichzeitig nach verschiedenen Seiten. In Fig. 11 ist ein Stück eines Schnittes abgebildet, in dem die Faser 24 gleichzeitig rechts und links eine Brücke nach 27 bzw. 42 hat. Die entsprechende Stelle der Rekonstruktion findet man auf Texttaf. 2. Im Quadrat 30 : 25 gehen von der dicken Faser, die links die Nummer 25 trägt und der Faser 24 des Schnittes entspricht, zwei senkrechte Verbindungen nach unten, einer zu der links mit 32 bezeichneten Faser, die gleich 42 des Querschnittes ist, eine zu der links mit 34 beschrifteten gleich 27. Im gleichen Schnitt sieht man übrigens auch 42 seinerseits mit 35 verbunden und 23 mit 33. In ähnlicher Weise sind also alle Stellen zu verstehen, in denen derartige Brücken eingetragen sind.

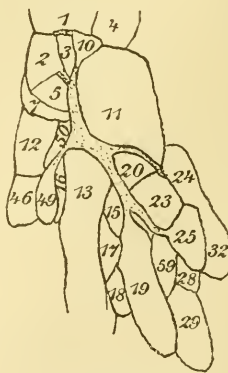


Textfig. 11.

Nicht selten läßt sich auch beobachten, daß ein Seitenästchen einer Faser sich gabelt und so eine Brücke zu zwei andern Fasern herstellt. Textfig. 12 zeigt eine solche Stelle: von Faser 33 geht nach oben (vorn) ein Ästchen ab, das sich spaltet und so 33 mit 38 und 39 verbindet. Gleichzeitig aber hat 33 links noch eine Brücke zu 34. In der Rekonstruktion konnte dies Verhalten natürlich nicht richtig wiedergegeben werden. Die Stelle liegt in Texttaf. 2 im Quadrat 50 : 49. Faser 33 ist hier rechts mit 43 signiert und schießt nach oben zwei Brücken, von denen die eine zu Faser 23 von rechts gleich 34 des Schnittes geht, die andre zu 32 und 16 von rechts gleich 38 und 39 im Schnitt. Schließlich kommt es sogar vor, daß ein solches Seitenästchen



Textfig. 12.



Textfig. 13.

sich reich verästelt und auf diese Weise eine größere Zahl von Fasern gleichzeitig mit einer verbindet. Auch dieser Fall sei an einem Querschnitt illustriert in Textfig. 13. Das punktierte Verzweigungssystem

geht in dem vorhergehenden, nicht abgebildeten Schnitt von Faser 14 aus und verbindet hier damit die Fasern 49, 19, 25, 24, 2. Da im vorausgehenden Schnitt noch weitere Verbindungen lagen, so werden hier gleichzeitig mit der Faser 1 nicht weniger als sieben andre Parallelfasern verbunden. Die betreffende Stelle ist in Texttaf. 3 rekonstruiert, der Abgang von Faser 1, hier ebenfalls links mit 1 bezeichnet, liegt im Quadrat 4 : 1, und man sieht das Fäserchen, nach unten verlaufend, die Verbindung mit sieben Fasern herstellen. Als eine Modifikation der hier besprochenen Brückenbildung sei schließlich noch die Verbindung zwischen zwei dicht beieinander liegenden Fasern erwähnt. In diesem Fall findet man einfach in einem Schnitt die beiden Fasern ineinander übergehend, dagegen im vorhergehenden und folgenden voneinander getrennt, z. B. die Fasern 24 und 32 in Textfig. 13.

Was nun die Verbreitung dieser Art von Verbindungen betrifft, so scheinen sie im Nervenring eine große Rolle zu spielen. Denn es sind unter den verfolgbaren Fasern kaum solche anzutreffen, die auf eine größere Strecke glatt verlaufen, ohne irgendwelche Brücken zu zeigen. In unsern Rekonstruktionen sind solche Fasern in größerer Zahl nur dorsal zu finden auf Texttaf. 2, wie die dort links und rechts mit 1, 3, 6, 7 bezeichneten Fasern, ferner 11, 17, 24, 48 und 53 von links, in Texttaf. 1 ist es nur 10 und 33 von links. Es scheint dabei, als ob für einzelne Fasern diese Art der Kommunikation mit andern eine besondere Rolle spiele, da sie in einem Niveau dicht beieinander eine große Zahl von Brücken aufweisen. Eine solche ist z. B. Faser 4 von rechts und links, Texttaf. 2, die im Verlauf von 13 Schnitten, d. h. 65μ , nicht weniger als zwölf Brückenäste abgibt (Texttaf. 2, Quadrat 5 : 52—66). Es ist interessant, zuzusehen, welche Art von Zusammenhängen auf diese Weise erzielt werden. Die Faser 4 zeigt also hier direkte Verbindung mit den Fasern 14, 21, 22, 27, 28, 29, 31, 34 von rechts, darunter allein vier Brücken zu 29 und zwei zu 28. Verfolgen wir nun wieder die Verbindungen dieser Fasern, so kommen wir von 31 z. B. zu 20, 24, 9, 32, 33, 43 von rechts, von 43 wieder zu 13, 16, 23, 26, 36, und führt man dies weiter, so zeigt sich, daß auf diese Weise von den 50 bzw. 53 gezeichneten Fasern alle außer den neun ganz glatt durchlaufenden Fasern miteinander Kontinuität haben. Also schon bei Betrachtung nur dieser einen Art von Verbindungen, der Brücken, zeigt sich, daß schon auf so kleinem Raum, wie ihn der in Texttaf. 2 rekonstruierte Teil des Nervenringes einnimmt, in letzter Linie alles mit allem kontinuierlich verbunden ist.

Das eben erwähnte Beispiel der Faser 4, Texttaf. 2 zeigte auch, daß

es durchaus nicht die Regel ist, daß zwei Fasern nur durch eine Brücke verbunden werden können; im Gegenteil ist es eine sehr häufige-Erscheinung, daß ziemlich nahe beieinander mehrere Verbindungen zwischen den gleichen Fasern liegen, wie die Faser 4 von Texttaf. 2 ja auf dem kurzen Raume von 65μ vier Verbindungen mit 29, zwei mit 28 und 31 aufwies. Dies an den verschiedensten Punkten des Nervensystems zu beobachtende Verhalten könnte seine einfache Erklärung darin haben, daß die beiden Fasern Gabeläste einer Faser sind, deren Längstrennung nicht völlig eingetreten ist. Bei dem angeführten Beispiel sind wir aber imstande nachzuweisen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr die betreffenden Fasern ganz verschiedenen Systemen angehören. Faser 4 von Texttaf. 2 läßt sich nämlich direkt nach links in die Faser 5 von rechts der Texttaf. 1 verfolgen (die beiden Texttafeln schließen ja aneinander an!). Diese gehört aber, wie ihre später zu besprechenden Verbindungen mit den centralen Fortsätzen der Zellen 60 und 62 beweisen, dem System dieser Sinnesganglienzellen an. Faser 28 von rechts (27 von links) entspricht dagegen in Texttaf. 1 der Faser 25 von rechts, die, wie ihr Verfolgen lehrt, dem interessanten System der Commissurenzelle 46 zugehört. Die betreffenden mehrfachen Brücken verbinden also in der Tat die Gebiete verschiedener Neurone miteinander, wenn wir diesen Begriff zunächst ohne weitere Diskussion in seinem ursprünglichen Sinne anwenden dürfen. Um diesen Punkt völlig sicher zu stellen, sei noch ein Beispiel — weitere sind in den Texttafeln leicht zu finden — angeführt. Die Faser 43 von rechts, Texttaf. 2, ist doppelt verbunden mit 46 ebenda. 43 setzt sich in ihrem links mit 50 bezeichneten Gabelast in Texttaf. 1 als 49 von rechts fort. Diese setzt sich nach links fort, gabelt sich im Quadrat 58 : 59, und der untere Ast tritt dann in Schnitt 54 zu Zelle 41 des Gangl. cephal. lat. ext. med., während der obere Ast nach vorn geht und, mit der Faser 37 von rechts vereinigt, in Schnitt 36 oben austritt, um zu Zelle 23 des Gangl. cephal. lat. int. zu treten. Faser 46 dagegen setzt sich ganz direkt in Faser 46 von rechts der Texttaf. 1 fort, die in Schnitt 34 unten austritt und zu Zelle 43 des Gangl. cephal. lat. ext. med. läuft.

Um die Betrachtung dieser feinen Querverbindungen abzuschließen, sei schließlich noch festgestellt, daß sie nicht regelmäßig über den Ring verteilt sind, sondern stets stellenweise dichtgedrängt in großer Zahl auftreten. Solche Stellen finden sich auf Texttaf. 1 in den Schnitten 2 bis 12 oder 90—110, auf Texttaf. 2 vor allem 48—70, Texttaf. 3 zwischen 2 und 10. Ein Blick auf die Bilder lehrt aber, daß sie auch den dazwischen liegenden Partien zukommen und nur an großen

Nerveneintrittsstellen ganz oder fast ganz zurücktreten, wie zwischen 42 und 60, Texttaf. 1, oder 40—50, Texttaf. 2.

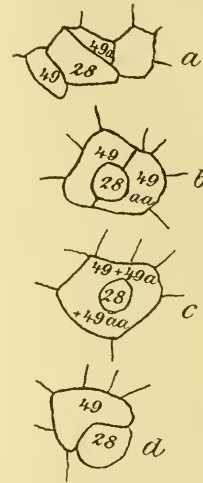
Eine zweite Art von Verbindungen zwischen den Komponenten des Nervenringes stellen die feinen Verästelungen dar, die der Punktsubstanz entsprechen. Sie wurden bereits oben gewürdigt und scheiden infolge der angewandten Methode aus unsrer Betrachtung aus. Die wichtigsten und interessantesten Kommunikationen sind aber die, die durch starke vollwertige Fasern vermittelt werden; daß sie innerhalb des Centralnervensystems eine so große Rolle spielen, ermöglicht ja allein, daß es gelang, mittels der Rekonstruktionsmethode so weit zu kommen. Es äußert sich vor allem darin das relativ einfache Verhaltens unsres Objekts, das so die günstige Chance liefert, die elementare Frage der Verbindung der Nervenelemente zu entscheiden. Die Arten, wie nun solche Verbindungen zwischen verschiedenartigen Fasersystemen stattfinden können, sind außerordentlich mannigfaltige. Da an jedem Punkt, an dem zwei Fasern sich miteinander verbinden, auch eine Verbindung zwischen den Fasersystemen zweier Neuronen liegen kann, so seien zunächst einfach die verschiedenen Arten gegenseitiger Beziehung zweier beliebiger Fasern aufgezählt. Der einfachste Fall ist natürlich der, daß sich eine Faser in zwei gabelt (bzw. zwei zu einer verschmelzen) und die Tochterfasern parallel weiter laufen. Merkwürdigerweise ist diese dichotomische Verzweigung gar nicht so häufig wie gewöhnlich. In Texttaf. 2 sieht man die Faser 9 von rechts im Quadrat 54 : 7 sich in zwei etwa gleich große Fasern teilen, bei der Faser 43 von rechts sind die beiden Gabeläste im Quadrat 10 : 49 schon im Volumen ungleich, und in Texttaf. 1 sieht man im Quadrat 4 : 47, wie sich von der dicken Faser 32 von links ein ziemlich dünner Ast abspaltet. Ein recht merkwürdiges Verhalten dieser Art zeigt uns die Faser 5 von rechts in Texttaf. 1, die sich im Quadrat 88 : 61 in zwei Fasern spaltet, von denen jede einzelne viel dicker ist als sie selbst. Es ist dies eben einer der auffälligen und häufigen Fälle des plötzlichen Kaliberwechsels. Sehr merkwürdig ist ferner eine Art der Vereinigung zweier Fasern, die mir innerhalb des Nervenringes nur einmal begegnet ist, aber auch in peripheren Nerven zur Beobachtung kam. Sie ist in Texttaf. 2, Quadrat 18 : 55 wiedergegeben und betrifft die Fasern 97 und 49 von links. Aus dem Projektionsbild erhält man keine richtige Vorstellung, weshalb in Textfig. 14 vier Schnitte abgebildet sind. Sie zeigen im ersten Schnitt (8 der Rekonstruktion) die Fasern 47, 49, 51 von links, hier bezeichnet als 49, 49*a*, 49*aa*, welche die Faser 48 der Texttafel, hier 28, umlagern. Einige Schnitte weiter sind 49 und 49*a* vereinigt (Schnitt 14), und

diese Faser, ebenso wie 49aa ist halbröhrenförmig eingekrümmt, und so umschließen sie die Faser 28 völlig (Textfig. 14b). Im 16. Schnitt (Textfig. 14c) ist 49 mit 49aa verschmolzen, die Faser bildet eine vollständige Röhre, in deren Innern 28 liegt. Ein paar Schnitte weiter endlich (d) hat sich die Röhre geöffnet, und 49 (gleich 49 + 49a + 49aa) liegt neben 28.

Noch weniger häufig sind drei- und mehrfache Aufteilungen von Fasern. Sie finden sich wohl nur in der Bauchgegend, wie ein Blick auf Texttaf. 3 lehrt, z. B. im Quadrat 50 : 47. Der typischste Verbindungsmodus scheint aber der leiterförmige zu sein. Eine Faser gabelt sich in zwei, und die eine begibt sich nach mehr oder minder kurzem selbständigen Verlauf, den Ring durchsetzend, zu einer andern Faser, um mit ihr zu verschmelzen. Man betrachte z. B. die Faser 35 von links Tab. 2, von der im Quadrat 35 : 32 eine Hälfte abgeht um wenige Schnitte weiter mit 22 von links zu verschmelzen.

Als eine merkwürdige Verbindungsart sei ferner die erwähnt, daß eine dickere Faser sich in eine oder mehrere dünne spaltet. Diese verlaufen aber nicht etwa getrennt im Ring weiter oder vermitteln verschiedenartige Verbindungen, sondern münden dann sämtlich in eine und dieselbe Nervenfasern ein. Ein derartiger Fall ist z. B. in Texttaf. 3 zu sehen. Die bandartige Faser 10 von links spaltet sich im Quadrat 10 : 9, 11 in mehrere Fasern, deren oberste sich in Schnitt 18 wieder in drei gabelt. Von diesen liegen die beiden oberen bald nach unten und münden im Quadrat 20 : 21 in den obersten Ast der Faser 19 von links. Noch merkwürdiger ist ein in Texttaf. 1 wiedergegebener Fall, der sich im Quadrat 28 : 61 findet. Hier spaltet sich die von links kommende dicke Faser in drei feine Äste, die dann gleichzeitig in den eintretenden dicken Fortsatz der Zelle 24 münden.

Noch eine charakteristische Form sei aus der Fülle der Verbindungsmöglichkeiten angeführt; sie wurde nur in der Ventralregion des Ringes angetroffen. Ihr Wesen besteht darin, daß sich mehrere Fasern zu einer dicken plasmatischen Masse vereinigen, die nun nach allen Seiten Fasern und Verbindungen entsendet, nach Verlauf von sechs bis zehn Schnitten, also 30—50 μ , sich aber wieder in verschiedene Fasern aufsplittet. Auf den ersten Blick könnte man glauben, hier einge-



Textfig. 14.

schaltete Zellkörper vor sich zu haben; es kann aber davon nicht die Rede sein, es handelt sich vielmehr ausschließlich um eine stark verdickte Kommunikationsstelle vieler Fasern, eine Art von Umschaltstation. In Texttaf. 3 sind in typischer Weise zwei solche Stellen zu sehen, die eine in 44—50:45, die andre im Quadrat 54—64:51. Welche Fülle von Verbindungsmöglichkeiten durch solche Stellen geschaffen werden, ist leicht auf dem Bild zu verfolgen. So werden durch ersteres System hier miteinander in direkte Kontinuität gebracht die Fortsätze der Ganglienzellen 2, 3, 5, 12, die Bauchnervenfasern *B* 6, 8, 13, 15, 17, 18, 19, 21, 27, die Fasern des Nervenringes 14, 17, 36, 39 von links, gar nicht von allen den Elementen zu reden, die indirekt so verbunden sind oder die durch feine Fäserchen, die nicht rekonstruiert werden konnten, mit dem System zusammenhängen.

Noch ein merkwürdiges Verhalten von Nervenfasern innerhalb des Ringes sei zum Schluß erwähnt, dem wir später bei unsern allgemeinen Erörterungen eine prinzipielle Bedeutung zuerkennen müssen, das Vorkommen rückläufiger Fasern. Eine solche ist die Faser, die in Texttaf. 1 mit 35 bzw. 36 von links bezeichnet ist. Sie verläuft im Bild bis zum Schnitt 48 und biegt hier in eine Schlinge um die eintretenden dicken Fasern des Subdorsalnerven (*subd. I*) herum. Die beiden rücklaufenden Teile der Faser liegen im Querschnitt dicht beisammen.

Wollen wir aus diesem Überblick der Verbindungsarten innerhalb des Nervenringes einen allgemeineren Satz herauschälen, so könnten wir sagen: Der Nervenring hat den Charakter eines Plexus, insofern das Wesen eines Netzes, daß alles in letzter Linie mit allem zusammenhängt, gegeben ist. Der Plexus ist aber weder regellos noch diffus, sondern es treten ganz bestimmte, nach Länge, Volumen, Herkunft und Lokalisation festgelegte Bestandteile miteinander in bestimmte Verbindungen, aus denen sich an bestimmten Stellen bestimmte Einzelfasern zum Austritt ablösen oder von außen eintreten.

b. Bestimmung der Zelltypen.

Bekanntlich unterscheidet man gewöhnlich im Nervensystem drei Typen von nervösen Elementen, sensible, motorische und Assoziationszellen. Bei den mit Methylenblau oder GOLGI-Färbung untersuchten Objekten lassen sie sich im allgemeinen leicht auseinander halten, da die Methoden ja gleichzeitig das Verzweigungsgebiet einzelner Systeme darstellen, die so als Totalität hervortreten. Die sensiblen Elemente

liegen meist an der Peripherie, und in das Centralorgan tritt nur ihr centripetaler Fortsatz ein, hier die Reflexübertragung zu bewirken. Die motorischen Elemente spielen die Hauptrolle; sie senden stets wenigstens einen ihrer Äste direkt oder indirekt in einen peripheren motorischen Nerv, während die andern den Konnex mit andern Elementen des Centrums herstellen. Die Assoziationselemente liegen in ihrer Totalität im Centralorgan und verbinden dessen einzelne Teile untereinander.

Natürlich lassen sich auch hier bei *Ascaris* diese drei Typen unterscheiden, nur ist ihre Umgrenzung infolge der angewandten Methode der Rekonstruktion etwas erschwert. Aber nicht nur die Methode, sondern auch die Eigenheiten des Objektes tragen dazu bei. Denn bei dem vorwiegend parallelen Verlauf der Fasern im Ring und der Unipolarität der meisten ja außen dem Ring ansitzenden Ganglienzellen ist es meist unmöglich, zu entscheiden, welche Fasern cellulipetal oder cellulifugal verlaufen. Für die prinzipiellen Fragen der elementaren Zusammenhänge im Nervensystem ist dies ja zunächst auch gleichgültig. Denn bei der Art der Verbindung der einzelnen Neurone, die wir weiterhin schildern werden, spielt es gar keine Rolle, was wir zum einen oder andern rechnen.

1) Die sensiblen Elemente. Bekanntlich sind bei Wirbellosen zwei Möglichkeiten des Verhaltens der sensiblen Zellen verwirklicht. Entweder liegen die Sinneszellen in der Epidermis oder doch wenigstens an der Peripherie und senden nur ihren centripetalen Fortsatz in das Centralorgan, oder aber an der Peripherie liegen freie Nervenendigungen, und der centripetale Nerv führt zu einer allerdings schwer nachzuweisenden central gelegenen Sinneszelle. (Literatur bei BETHE, 1903.) Ersterer Typus wird seit LENHOSSÉKS bekannten Untersuchungen im allgemeinen als der primitivere betrachtet. Hier bei *Ascaris* ist der letztere vertreten, den ich meinerseits geneigt bin, für den ursprünglichen zu betrachten. Die mit spezifischen Differenzierungen verbundenen freien Nervenendigungen wurden schon früher beschrieben, ebenso die Beziehungen dieser Sinnesnerven zu den Zellen der Sinnesganglien, die ja in gleicher Weise um die Centralcommissur gruppiert sind wie die andern Ganglien auch und so Teile des Centralorgans repräsentieren. Wir können diese im ersten Teil der Arbeit beschriebenen und abgebildeten Zellen sämtlich als centrale Sinneszellen bezeichnen. Da der Begriff der Sinneszelle aber gewöhnlich mit dem der peripheren Lage verbunden erscheint, ist er besser nicht hier anzuwenden, vielmehr einfach von sensiblen Elementen zu reden. Sie sind, wie auch sonst,

bipolar, mit Ausnahme der merkwürdigen collateralen Zelle 38. Alle andern senden ihren centralen Fortsatz direkt oder auch auf Umwegen in den Nervenring, und nur jene eine hat die beschriebene merkwürdige Doppelverbindung zum Ring. Das Verhalten im Ring wird bei Besprechung des Reflexbogens geschildert.

2) Die Assoziationselemente sind sozusagen der Maßstab für die Höhe eines Nervensystems, dessen reichere Reflexmöglichkeiten hauptsächlich auf ihrer Anwesenheit beruhen. Ein Blick auf den Bauplan des *Ascaris*-Nervensystems und der Muskulatur zeigt, daß hier nur so wenige Koordinationen in Betracht kommen, daß ihnen auch keine komplizierte morphologische Grundlage nottut: sechs motorische Längsnerven des Hautmuskelschlauches müssen zusammenarbeiten und maximal mit 19 Paar symmetrischer Sinneszellen in Reflexverbindung stehen. Dazu kommt noch die Verbindung mit dem durch eigne Gangliensysteme relativ selbständigen Hintertier, vermittelt durch im ganzen zehn Fasern. Wenn man dazu noch die charakteristische Eigenschaft der Nematoden, kleine Zahl bei bedeutender Größe der Zellen nimmt, so wird man nicht weiter erstaunt sein, nur wenige Elemente zu finden, die mit Sicherheit als Assoziationszellen angesprochen werden können.

Die Assoziationsbedürfnisse sind, soweit ich sehen kann, nun folgende: 1) Die sensiblen Centren des Hinterendes, die im wesentlichen im Dienst des Begattungsaktes (beim ♂) stehen, bedürfen einer Verbindung mit den Centralorganen des Kopfes. 2) Auch die motorischen Centren des Hinterendes bedürfen einer derartigen Möglichkeit der Koordination mit den Kopfganglien. 3) Die sechs motorischen Hauptlängsnerven, deren Tätigkeit die Längsmuskulatur zu den Kontraktionen veranlaßt, die die typischen Wurmbewegungen bewirken, benötigen eine die Koordination ihrer Tätigkeit gewährleistende Einrichtung. Sie muß aber eine mehrfache sein, nämlich Koordination des ganzen Innervierungsgebietes (Schlängeln), Koordination bestimmter Abschnitte (Pendelbewegungen eines Körperabschnittes), Koordination innerhalb eines oder mehrerer Querschnitte (Bohrbewegung).

Von geringem Interesse sind die Assoziationselemente für das erste Bedürfnis, nämlich die beiden bipolaren Zellen 35 und 43 im Ganglion cephal. lat. ext. ant. und med., deren peripherer Fortsatz ja im N. lateral. nach hinten verläuft und eine Verbindung mit den Centren des Hintertieres vermittelt. Central tritt, wie im ersten Teil geschildert, der Fortsatz von 43 lateral in den Ring. Wir sehen seinen Eintritt in Texttaf. 1, Schnitt 34; die Faser verläuft ohne weitere Verbindungen nach

der Dorsalseite, hört in dem Bild rechts als Faser 46 auf, ist aber in Texttaf. 2 wieder als Faser 46 von links weiter zu verfolgen, überschreitet die Mittellinie und beginnt erst dann einige Seitenäste abzugeben. Diese Assoziationszelle stellt also die Verbindung zwischen den sensiblen Centren des Hinterendes und den dorsalen Teilen des Centralorgans der gekreuzten Seite dar. Der centrale Fortsatz der Zelle 35 tritt dagegen durch die Comm. ceph. ventrolat. zum Bauchteil des Nervenringes. Sein Verhalten hier konnte nicht eruiert werden.

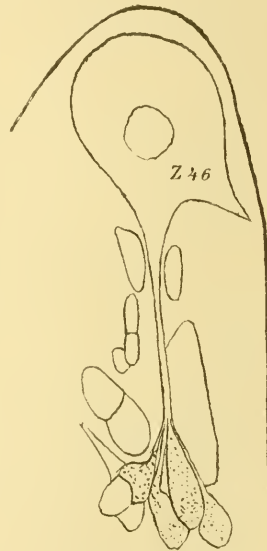
Die wichtigsten Assoziationszellen aber liegen innerhalb des Nervenringes und repräsentieren die Elemente für die zweite und den Hauptteil der dritten Funktion, soweit sie vom Centralorgan aus geleitet werden. Es sind die einzigen Zellen, die sich hier finden und die wir früher als die beiden lateralen Commissurenzellen 46, die dorsale 47 und die ventrale 48 kennen lernten. Sie gehören funktionell paarweise zusammen, indem die beiden lateralen ihr Verzweigungsgebiet vollständig auf das Innere des Nervenringes beschränken, während die dorsale wie die ventrale je eine kräftige Nervenfasern in den Rücken- bzw. Bauchnerv nach hinten schicken. Ich habe zwar diese Fasern nicht weiter nach rückwärts verfolgt als die andern, glaube aber nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß sie die Verbindung zu den wichtigen motorischen Centren des Hintertieres herstellen. Dementsprechend verhalten sich die beiden Systeme auch innerhalb des Nervenringes verschieden, indem die Zellen 47 und 48 nur relativ wenige Verbindungen vermitteln, während die Systeme 46 ein ganz außerordentliches Maß von Verästelung erreichen und allein die Verbindung zwischen so vielen Elementen herstellen, daß man annehmen darf, daß sie schließlich eine Umschaltstation darstellen, durch deren Vermittlung jeder Punkt des gesamten Netzes von jedem andern angesprochen werden kann.

Was zunächst die dorsale Zelle 47 betrifft, so hat sie wohl die einfachsten Aufgaben. Sie ist eine einfache tripolare Zelle, von deren Fortsätzen zwei Verlängerungen des spindelförmigen Zelleibes darstellen, während der dritte, senkrecht dazu entspringende, die ersterwähnte, in den N. dorsalis eintretende Faser darstellt (Texttaf. 2 *N.d.*). Die beiden im Ring verbleibenden Fortsätze geben in der dorsalen Region nur einige der bekannten Verbindungsbrücken ab und dienen sichtlich dazu, die Verbindung zu den lateralen und wohl auch ventralen Hauptganglien herzustellen. Den linken Stamm, der in Texttaf. 2 links mit 37 bezeichnet ist, können wir lateralwärts verfolgen und sehen ihn da sich direkt in die Faser 38 von rechts Texttaf. 1 fortsetzen, welche wir sogleich

als Hauptbestandteil des lateralen Assoziationssystems kennen lernen werden. Reichere Aufgaben scheint dagegen die entsprechende ventrale Zelle 48 zu haben (Texttaf. 3). Außer dem mit *B* bezeichneten Ast, der senkrecht von der Zelle entspringt und direkt in den Bauchnerven eintritt — in der Figur ist er der Übersichtlichkeit halber oben austretend gezeichnet in Schnitt 38 —, geht die Zelle jederseits in zwei ungleich starke parallele Äste über, von denen die beiden rechten im rekonstruierten Bereiche außer einer Verbindungsbrücke nichts Besonderes zeigen. Die links abgehenden Äste zeigen uns dagegen die Funktion der Zelle, indem sie in verschiedener Weise Verbindungen mit andern Systemen herstellen. So hängt der obere Ast durch verschiedene Gabelungen und Seitenäste mit einer ganzen Reihe von Hauptfasern zusammen (1, 2, 5 von links), die zu den wenigen, die Ventralseite des Ringes glatt durchsetzenden Fasern gehören (die feineren Verbindungsbrücken ausgenommen) und somit die Verbindung zu den Lateralseiten herstellen. Der andre links von der Zelle abgehende Hauptast vermittelt dagegen die Verbindungen in loco. Neben zahlreichen nicht näher verfolgbaren kleinen Ästen — siehe z. B. im Quadrat 23 : 26 — hat er vor allem kräftige Verbindungsfasern zum System der dicken bandartigen Faser 10 von links, die wir gleich als zum lateralen Assoziationssystem gehörig kennen lernen werden. Zwei früher schon einmal erwähnte Fasern, die dicht beieinander entspringen im Quadrat 21 : 20, stellen die Verbindung zum oberen Spaltast der Faser 10 (in 9 : 18) her. Der andre Hauptteil aber trägt zur Bildung der dicken Faser 19 von links bei, die sich an dieser Stelle aus drei Stämmen bildet, von denen der zweite ein Hauptast der Zelle 4 ist. Da die Faser 19 dicht neben der Vereinigungsstelle einen Innervierungspunkt hat, so liegt hier ein Punkt der Kontinuität zwischen motorischer und Assoziationsbahn vor.

Entschieden die kompliziertesten Verhältnisse zeigen aber die beiden symmetrischen lateralen Assoziationszellen 46, deren Aufgabe sichtlich in der Herstellung der Koordination zwischen den einzelnen Elementen des Centrums besteht, eine Art Kommandant in der Nomenklatur UEXKÜLLS. Die beiden Systeme umgreifen den ganzen Ring und dürften jedenfalls auch miteinander in Kontinuität sein. Texttaf. 1 zeigt uns die Zelle 46 der rechten Körperseite. Sie ist im wesentlichen bipolar spindelförmig, und ihre beiden Hauptfortsätze ziehen dorsal wie ventral glatt durch. Den ventral gerichteten können wir mit Sicherheit weiter verfolgen und werden ihn später gesondert betrachten. Der dorsale ist leider nicht sicher zu identifizieren. Wahrscheinlich ist, daß er glatt

die Dorsalseite passiert und die halbkreisförmige, geschlossene Verbindung mit dem entsprechenden Ast der symmetrischen linken Zelle herstellt. Der Zelle 46 gehört nun ein System von verschiedenen dicken Fasern an, das im Querschnittsbild des Ringes sofort hervortritt, da sämtliche Komponenten sich durch charakteristische körnige Struktur wie durch besondere Färbbarkeit auszeichnen. Das System besteht aus den parallelen Fasern 22, 23, 25 und 31 von links, die sowohl untereinander als mit der Zelle 46 in charakteristischer Weise verbunden sind. Am merkwürdigsten ist die Faser 31. Die Faser 23 spaltet sich im Quadrat 31 : 8 in vier Hauptäste auf, von denen drei zur Faser 31 treten und mit ihr verschmelzen. Nunmehr fängt die Faser 31 an, sich in mehrere kleinere zu teilen, die bald wieder miteinander verschmelzen oder sich von neuem gabeln und auf diese Weise einen längsgestreckten Plexus darstellen, der sich in der ganzen Ausdehnung der Seitenlinie erstreckt. In der Texttaf. 1 ist, um die schwierige und unnötige Rekonstruktion dieses Teiles zu vermeiden, dieser Plexus einfach durch weiße Strichlung der Faser 31 angedeutet. Mit diesem Plexus aber ist die Zelle 46 auf das engste verbunden. In der Zeichnung sieht man von ihr vier dicke Fasern herunterziehen. Sie stellen aber nicht das wirkliche Verhalten dar, das sie, da kaum darstellbar, nur repräsentieren. In Wirklichkeit gehen von der Zelle in ihrer ganzen Ausdehnung zahlreiche feine Fäserchen ab in der Art, wie es bereits im ersten Teil angegeben wurde und aus den Querschnitten Textfig. 7 und 15 hervorgeht, in welch letzterer die dem Plexus angehörigen Fasern punktiert sind. Das Verhalten läßt sich am besten mit dem der Myoblasten der Platoden zu ihren contractilen Fibrillen vergleichen.



Textfig. 15.

Viele der Fortsätze dürften aber auch in die hier befindlichen feinen neuropilartigen Auffaserungen übergehen. In solcher Weise setzt sich dann der Plexus durch die Seitenregion fort, um schließlich wieder zu einer Faser zu verschmelzen, der Faser 38 von rechts, die, wie schon erwähnt, kontinuierlich in Faser 37 von links Texttaf. 2 übergeht. Die drei andern Fasern des Systems bieten weiter kein Interesse; 12 und 23 von links vereinigen sich im Quadrat 50 : 31 zu einer Faser, sie erscheinen

im Bild rechts als 25 und 28 und setzen sich in Texttaf. 2 als 27 und 30 von links fort.

Welche Teile des Centralorgans verbindet nun diese Assoziationszelle miteinander? Zunächst ist hervorzuheben, daß von den Bestandteilen dieses Systems besonders viele der feinen Verbindungsbrücken abgegeben werden. In Texttaf. 1 und 2 zählt man deren nicht weniger als 64, und da kamen doch zweifellos nicht alle zur Beobachtung, so daß sicherlich auf diese Weise das System schon direkte Verbindung mit sämtlichen Fasern der Region hat. Natürlich fehlt es auch nicht an Ästen in die Neuropilteile. Dazu konnten noch zwei direkte stärkere Verbindungen mit motorischen Ganglien nachgewiesen werden. Die eine liegt im Quadrat 31 : 104 der Texttaf. 1, wo einer der Hauptgabeläste der Zelle 21 des Gangl. cephal. subdors. in die Faser 25 von rechts einmündet. Die andre Stelle ist die breite Verbindungsbrücke, die in Texttaf. 2 der Faser des Systems 27 von links ein Teil des Hauptastes 35 von links der Zelle 20 des Gangl. cephal. dors. zuführt (Quadrat 27 : 12). In welcher Weise sich die ventral bzw. lateral weiterziehenden Stämme verhalten, entzieht sich leider meiner Kenntnis.

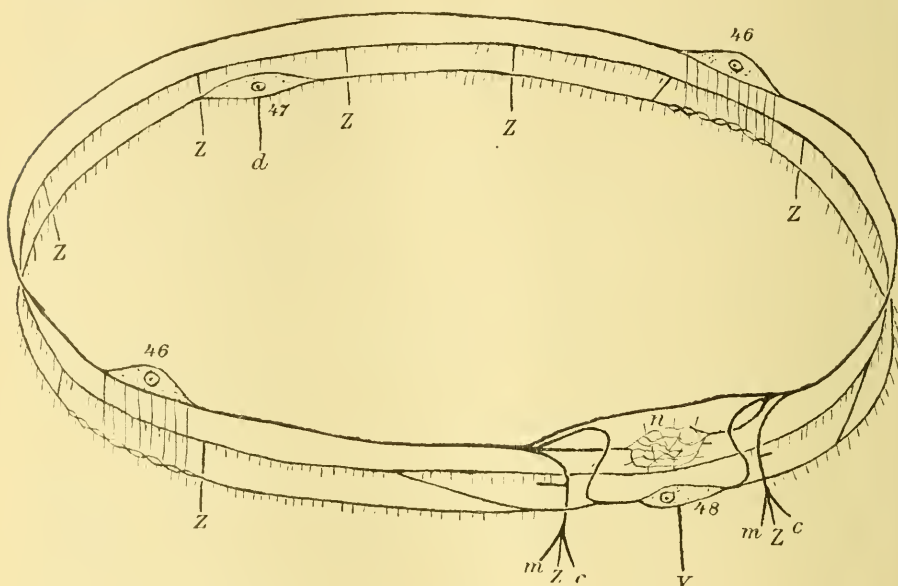
Dagegen läßt sich der direkte Hauptstamm der Zelle 46 (s. Texttaf. 1), wie erwähnt, ventralwärts verfolgen und zeigen in welch bedeutendem Umfang er hier seiner Eigenschaft als Assoziationselement entspricht. Nicht weit vom Zellkörper der Zelle 46 entfernt plattet sich die Faser ziemlich stark ab und schmiegt sich von innen der Hülle des Nervenringes an. So verläuft sie nach der Ventralseite, wo sie sich wieder stark verbreitert und so schließlich zu der mächtigen bandartigen Faser anschwillt, die wir in Texttaf. 3 schon mehrmals als Faser 10 von links kennen lernten. Ihre Lage zeigt nebenstehende Textfig. 16 im Querschnitt, entsprechend Schnitt 2 der Rekonstruktion (10). Ein Blick auf die Texttafel lehrt, daß sie eines der kompliziertesten Verzweigungssysteme dieser Region darstellt. In der Gegend des Haupteintritts der peripheren Nervenfasern in den Ring spaltet sich die Faser in vier Hauptäste (Quadrat 9, 11 : 10, 12), deren jedes zahlreiche Verbindungen vermittelt. Nur ein relativ kleiner Teil von ihnen konnte rekonstruiert werden, und wie das Bild zeigt, entzogen Textfig. 16. sich sogar relativ dicke Äste häufig der weiteren Verfolgung. Dazu kommt, daß hier, wo sich auf der Texttafel der große leere Raum findet, reichere Neuropilmassen vorhanden sind, in die sich viele Äste des Systems aufsplintern. Betrachten



wir aber, welche Menge von Verbindungen selbst das wenige Rekonstruierte aufweist. Der unterste Ast, der in Schnitt 12 absteigt, nimmt in der Horizontallinie 47 je einen Hauptast der eintretenden Fasern *L* 6, 8, 10 auf und tritt dann in Schnitt 36 als Faser *B* 7 aus. Die Fasern *L* gehören der Commiss. cephal. ventrolateral. an, lassen sich aber leider nicht mit den einzelnen, im ersten Teil beschriebenen Komponenten dieser Commissur identifizieren. Sicher nicht sind es die sensiblen Fasern des N. papill. lat. maj. und nicht die Faser der Comm. ventrodors. ant. sinistra, so daß nur die Fortsätze der den Lateralganglien angehörigen Zellen 30—36 in Betracht kommen. *B* 7 aber ist eine motorische Faser des Bauchnervs.

Der dritte Ast der Faser 10 ist es, der den Hauptteil der Faser fortsetzt. Er überschreitet nach einer Gabelung in zwei Äste die Mittellinie, wobei er zahlreiche Äste in das Neuropil abgibt, und stellt so die Verbindung zur rechten Körperhälfte her. Vorher geht er nun zahlreiche Verbindungen ein. In Schnitt 18 nimmt er die Faser *L* 2 aus der Commiss. cephal. ventrolat. auf; in Schnitt 22 gibt er einen starken Seitenzweig zur Faser 15 von links ab, die ebenfalls aus der Commissur stammt und deren dickste Nervenfasern darstellt, die ihr aus der Commiss. ventrodors. ant. sin. zukommt. Man betrachte nun einmal auf Taf. IV des ersten Teiles das rot gezeichnete System dieser Faser, um zu erkennen, was durch diese eine Verbindung allein mit dem Assoziationssystem zusammenhängt: fünf motorische Fasern des Rückenervs, drei des Bauchnervs, eine des N. subdors. dextr., die Gebiete der Zellen 36 links und 89. An vier Stellen treten sodann Fasern dieses roten Systems in den Nervenring ein, wo sie wieder unendliche neue Verbindungen eingehen. Nun betrachte man aber noch die Verbindungen, die die Faser *L* 7 selbst nach dem Eintritt in den Ring eingeht. In 22 : 33 gabelt sie sich in zwei Hauptäste, deren einer als Faser 15 von links lateralwärts zieht, während der andre in ein reiches Verzweigungssystem übergeht. Wenn wir nur die Hauptäste berücksichtigen, so zeigen diese schon direkten Konnex mit den Zellen 2, 8, 18, den Bauchnervenfaser *B* 4, 8, 15, 19, den Commissurenfasern *L* 13 und *L* e der rechten Seite, dazu Verbindungen zu den beiden Hauptverzweigungsinseln des Bildes usw. Sind diese und alle andern Verbindungen leitend, so ergibt sich da eine Assoziationsmöglichkeit, die schon hier auf so niederer Stufe des Tierreichs das Maß des Begreifbaren übersteigt. Ich kann wohl billig darauf verzichten, in gleicher Weise für alle weiteren Äste des Assoziationssystems die Verbindungen zu besprechen. Sie sind ja leicht auf der Texttafel zu verfolgen, und alle zeigen ja immer und

immer wieder dasselbe Prinzip. Wie man sich das aus vier Zellen bestehende Assoziationssystem des Ringes auf Grund obiger Tatsachen wohl vorstellen muß, zeigt untenstehendes Schema Textfig. 17. Jede Faserart ist nur einmal dargestellt, *z* bedeutet Verbindung mit einer Anzahl motorischer Ganglienzellen, *m* solche mit motorischen Nerven, *C* solche mit Commissurennervenfaser, *n* mit dem Neuropil, *v* und *d* sind die dorsalen und ventralen Assoziationsfasern zum Hintertier, die feinen Striche deuten die Verbindungsbrücken zu allen Fasern des Ringes an.



Textfig. 17.

Bei der Art der Innervierung der *Ascaris*-Muskulatur, indem die einzelnen den Längsnerv zusammensetzenden Fasern in verschiedenen Querschnittsebenen ihre Innervierungspunkte haben, läßt es sich sehr wohl vorstellen, daß die Koordination bestimmter Abschnitte für die Pendelbewegungen, ebenso wie die innerhalb eines Querschnittes für die Bohrbewegung, allein durch die Verbindungen des centralen Assoziationssystems erreicht wird. Es scheint aber, daß für diese Funktionen noch besondere Assoziationselemente vorhanden sind. Als solche fasse ich die im ersten Teil beschriebenen Zellen auf, die dem Bauchnerv in seiner ganzen Länge eingelagert sind, und deren vorderste Gruppe, die Zellen 79—91, von uns noch zum Centralorgan gerechnet wurde. Einige

dieser Zellen, nämlich die größten, haben den charakteristischen histologischen Bau der Assoziationselemente, wie ihn vor allem im Ring die Zellen 47, 48 zeigen und hier im Gangl. ventr. I die Zellen 86—88. Die absonderliche Art ihrer Verbindungen läßt sie auch ohne weiteres den besprochenen Zellen homologisieren. Näheres über die Gebiete, die sie in Verbindung setzen, vermag ich leider nicht anzugeben. Andre Zellen des gleichen Ganglion stehen aber mit der Ventrolateralcommissur in Verbindung, und es ist so wahrscheinlich, daß hier Assoziationselemente für die Hälfte eines Querschnittes zwischen zwei aufeinander folgenden Commissuren gegeben sind. Die Verbindungen (Zelle 85, 89) sind aber alle schon im ersten Teil besprochen. Hierher ist auch die Zelle 36 jederseits zu rechnen, welche die Verbindung zwischen dem Ventralteil des Nervenringes und der Comm. ventrodors. II. bzw. obliqu. herstellt, wie bereits im ersten Teil Taf. IV abgebildet wurde. Im ganzen also können wir als Assoziationselemente ansprechen die Zellen: 46 (r., l.), 47, 48, 79—91, 36 (r., l.), 35 (r., l.), 43 (r., l.).

3) Motorische Zellen. Alle nunmehr übrig bleibenden Zellen müssen als motorische Elemente aufgefaßt werden. Zwar kann nicht für jede einzelne der Beweis erbracht werden. Die unipolaren Zellen senden ja ihren Fortsatz in den Ring, wo er sich erst gabelt. Liegt nun der Austritt einer motorischen Faser in der Nähe oder ein Innervationspunkt im Ring, so kann die betreffende Faser zur Zelle bezogen werden, andernfalls entzieht sie sich der Bestimmung infolge der Untersuchungsmethode. Dazu kommt, daß bei Wirbellosen überhaupt die motorische Faser nicht einfach wie der Achsencylinderfortsatz der Wirbeltiere hervortritt, daß eine Zelle mehreren motorischen Fasern, eventuell weit von ihrem Körper entfernt, den Ursprung geben kann. Ursprünglich glaubte ich durch die histologische Struktur wie den Zelltypus die motorischen Elemente bestimmen zu können. Die charakteristische Radiärstreifung — Näheres darüber im dritten Teil — kommt ja vorzugsweise den ganz großen Zellen zu, die ja schon von vornherein sich als motorische Elemente präsentieren. Wir können sie aber auch bei zuverlässig sensiblen Elementen nachweisen, so daß die Struktur kein Unterscheidungsmerkmal gibt. Das gleiche gilt für den Zelltypus, indem sich die Annahme, nur die großen Elemente seien motorisch, als irrig erweist. Als zuverlässige Bestimmung motorischer Elemente dürfte wohl nur die gelten können, daß sie mit einer Ausnahme sämtlich dem Typus der direkten oder indirekten Centralzellen angehören, d. h. unipolaren Zellen, die ihren einen Fortsatz geradeswegs oder auf Umwegen zum Nervenring senden. Die einzige Ausnahme bilden die

vier Zellen, die dem Ursprung einer der vier Fasern der Nn. subdorsales und subventrales eingelagert und tripolar sind, nämlich einen Fortsatz in den Ring senden, einen in den motorischen Nerven und einen zu einer sensiblen Verbindung; es sind die eingangs dieser Arbeit besonders besprochenen Zellen 3 (r., l.) und 49 (r., l.). Eben wegen ihrer Beziehung zum Sublateralnerven möchte ich sie als motorisch betrachten, kann es aber nicht ausschließen, daß sie vielleicht doch nur assoziativ sind. Dagegen spricht allerdings, daß ein Hauptgabelast des centralen Fortsatzes der Zelle 3 im Ring alsbald zu einem Innervationspunkt führt. Es ist der in Tab. 3 an der Faser 33 von links markierte Punkt; die Verbindung zur Zelle 3 liegt im Quadrat 39 : 22, und ein weiteres Verfolgen dieser Faser zeigt, daß ihre beiden andern Äste in die zuverlässig motorische dicke Subventralfaser (*Sub. 1*, Schnitt 26) münden. Das centrale Verhalten der Zelle 49 war nicht zu eruieren. Ihr Fortsatz ist die in Texttaf. 1, Schnitt 46 eintretende Faser *Subl. IV.*, die aber nicht weiter verfolgt werden konnte.

Was nun die übrigen motorischen Zellen betrifft, so sind es die sämtlichen Zellen des großen Ganglion cephalicum ventrale, also Zelle 1—15 (r., l.), 16, 17, 18, die Zellen 19, 20 des Gangl. cephal. dors., 21 und 22 (r., l.) des Gangl. cephal. subdors., 23—29 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. int., 30—32 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. int. post., 33—34 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. ext. ant. (r., l.), 40—42 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. ext. med., 44—45 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. ext. post. Also mit den schon besprochenen vier Zellen 3 und 49 (r., l.) gibt es im ganzen 77 motorische Ganglienzellen. Wirft man einen Blick auf die im ersten Teil S. 109 befindliche Tabelle, so ergibt sich, daß nahezu sämtliche dort verzeichneten Zelltypen dabei vertreten sind. Bei den typischen Größen- und Strukturdifferenzen dürfte es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die einzelnen Typen auch einen bestimmten Anteil am Aufbau des Nervensystems nehmen. Ihn festzustellen ist aber mit der eingeschlagenen Methode nicht möglich, die die Abgrenzung der Neuronengebiete nicht darstellen kann, wie es Methylenblau- oder GOLGI-Präparate bei kritischer Benutzung vermögen. An diesem Punkt liegt bisher noch die empfindlichste Lücke meiner Untersuchung. Wenn sie auch für die Lösung der prinzipiellen Frage gleichgültig ist, so haftet dadurch der Arbeit eine Unvollständigkeit an, die zu beseitigen mir hoffentlich später einmal gelingen wird.

c. Weitere Tatsachen in ihrer Beziehung zu den Problemen.

Wenn wir nun weiterhin zusehen wollen, was uns die Rekonstruktionen Texttaf. 1—3 über die Grundfragen der Nerven-anatomie lehren, so geschieht dies am besten an Hand der bekannten vieldiskutierten Probleme. Es kann dabei keineswegs unsre Aufgabe sein, umfangreiche Literaturbesprechungen einzuschalten; die betreffenden Fragen sind in den letzten Jahren so vielfach in Spezialarbeiten, Vorträgen, Zusammenfassungen und polemischen Schriften diskutiert worden, daß die Fragestellung sowohl, wie die Hauptuntersuchungen, die sich mit ihnen befassen, als bekannt vorausgesetzt werden dürfen. Es sind ja vor allem die Arbeiten von APÁTHY, BETHE, GOLGI, HELD, KÖLLIKER, LENHOSSÉK, NISSL, RAMÓN Y CAJAL, RETZIUS, SCHIEFFERDECKER aus neuerer Zeit. Die ältere Literatur findet man mit großer Vollständigkeit zusammengetragen bei RETZIUS (1890), die neuere wird teils aufbauend, teils polemisch besprochen bei BETHE (1903), NISSL (1903), SCHIEFFERDECKER (1906), APÁTHY (1907), RETZIUS (1908) (s. vor allem auch die vortrefflichen Berichte SCHIEFFERDECKERS in SCHWALBES Jahresbericht).

Von vornherein scheiden für uns hier alle Fragen aus, die sich auf die Neurofibrillen und ihre Bedeutung beziehen. Eine Zeitlang schien es ja, als ob die Frage nach den letzten Zusammenhängen im Nervensystem untrennbar mit der Neurofibrillenfrage verbunden sei. Gerade für unser Objekt hatte ja APÁTHY die im ersten Teil wiedergegebene Schilderung gegeben, nach der die letzten Verbindungen nur durch Neurofibrillen bewirkt würden. Auch in seiner Hauptarbeit war seine Darstellung so, daß selbst seine begeistertsten Anhänger daraus entnahmen, daß er die letzten Verbindungen durch nackte Fibrillen bewirkt vorstelle. Neuerdings hat er aber (APÁTHY, 1907) mit aller Deutlichkeit erklärt, daß es nach seiner Anschauung keine nackten Fibrillen gebe. Sie seien stets von einer dünnen Schicht Interfibrillärsubstanz umhüllt. Daß er letztere für vom Protoplasma verschieden hält, ist eine histologische Spezialfrage, die uns hier ebenso wenig beschäftigt wie das Verhalten der Neurofibrillen. Ob wir von einer dünnen Nerven-faser oder von einer Neurofibrille mit Interfibrillärsubstanz reden, ist für die hier zu behandelnden Probleme der mikroskopischen Anatomie gleichgültig, es sind Probleme der Histologie. Wir können deshalb die wichtigsten Fragen der mikroskopischen Nerven-anatomie hier unbekümmert um das erst später zu schildernde Verhalten der Neurofibrillen besprechen.

1. Das Kontinuitätsproblem.

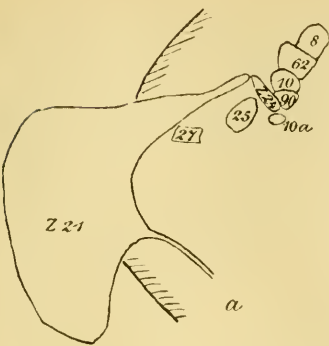
Bekanntlich spaltet seit Jahrzehnten die Frage, ob Kontinuität zwischen den einzelnen Elementen des Nervensystems herrscht oder Kontiguität, bloße Berührung an den Grenzen der Neurone, die Neurohistologen in zwei Lager, deren Kontroversen einen bereits unerfreulichen Grad von Heftigkeit erreichten. Die Punkte, an denen vor allem die Entscheidung gesucht wird, sind, wenn wir von den durch die ungeheure Komplikation der Umgebung der Klärung meines Erachtens unzugänglichen Centralorganen der Wirbeltiere mit ihren strittigen Endfüßen, GOLGI-Netzen, nervösem Grau absehen, einmal die Plexusbildungen, sodann die markhaltigen Nerven der Wirbeltiere und schließlich das Neuropil der Wirbellosen. Im ersteren Punkte dürfte das Vorkommen von von Zelle zu Zelle kontinuierlichen Netzbildungen wohl nicht mehr zu leugnen sein. Neben den zahlreichen Angaben darüber aus älterer Zeit liegen dafür vor allem die — allerdings nicht unbestritten gebliebenen — Untersuchungen von APÁTHY (1897), BETHE (1903) und O. SCHULTZE (1906) vor. Ich selbst habe des öfteren Gelegenheit gehabt, an Macérationspräparaten von Hydroiden (s. auch M. WOLFF, 1903), deren Beweiskraft ja unerschütterlich ist, mich von deren Existenz zu überzeugen. Was den zweiten Punkt betrifft, so ist er ja für die Kontinuitätsfrage nicht ausschlaggebend, bzw. nur in dem Falle, daß der Aufbau der peripheren Marknerven aus Zellketten erwiesen wäre. Neuerdings scheinen aber hier die Tatsachen unbedingt für die alte Auswachsungslehre zu sprechen (DOHRN [1907], HELD [1906], HARRISON [1907]), während in der damit im engsten Zusammenhang stehenden Regenerationsfrage sich die Beobachtungen und Experimente von BETHE (1907), LANGLEY und ANDERSON (1904), RAMÓN Y CAJAL (1905) usw. diametral gegenüberstehen. Die Kontinuitätslehre kann aber natürlich von der Entscheidung zugunsten des Auswachsens in keiner Weise berührt werden. Endlich der dritte Punkt, der entscheidendste von allen, der Bau des Neuropils der Wirbellosen. Die älteren Anschauungen, denen im wesentlichen die Idee der Kontinuität zugrunde lag, finden sich, wie erwähnt, bei RETZIUS registriert. Letzterer Forscher, dem zweifellos die größte Erfahrung auf dem Gebiet zur Seite steht und der durch die außerordentliche Vielseitigkeit seiner histologischen Studien besonders zu kritischer Betrachtungsweise befähigt erscheint, ist in allen seinen zahlreichen Studien, deren kritisch-polemisches Fazit er erst neuerdings zog (1905, 1908), zum Schluß gelangt, daß das Neuropil, also die Stelle, wo die letzten Verbindungen zwischen den feinen Endästen

der Neuronen stattfinden müssen, ein reines Flechtwerk darstellt, zwischen dem niemals Verbindungen stattfinden; die Beziehungen der Enden erfolgen vielmehr durch Kontakt. Der Gegenpol dieser Anschauungen ist in APÁTHY verkörpert, dessen berühmte Untersuchungen — was Freund wie Gegner des Neurofibrillenmonopols anerkennen muß —, abgesehen von der technischen Höhe, die die Entdeckung der Neurofibrillen ermöglichte, eine sicher einzig dastehende Kenntnis des Objekts und Kritik in ihrer Anwendung zeigen. Nach ihm stellt das Neuropil ein diffuses Elementargitter feinsten Nervenfäserchen (wenn wir von obiger Richtigstellung bereits Gebrauch machen) dar, in dessen Maschen sich eintretende Fasern auflösen, aus denen austretende hervorgehen. Den gleichen Standpunkt vertritt bekanntlich vor allem BETHE (1898), PRENTISS (1903), nur daß er nichts von einem diffusen Gitter wissen will, sondern einer bestimmten und mehr oder minder beschränkten Zahl von Netzverbindungen. (Auch er spricht ja meist nur von den Fibrillen; nach seiner Mitteilung hat übrigens auch APÁTHY den Ausdruck »diffus« nicht so gemeint, wie er aufgefaßt wird.) Die RETZIUSsche Anschauung wird neuerdings vor allem von RAMÓN Y CAJAL (1905) vertreten.

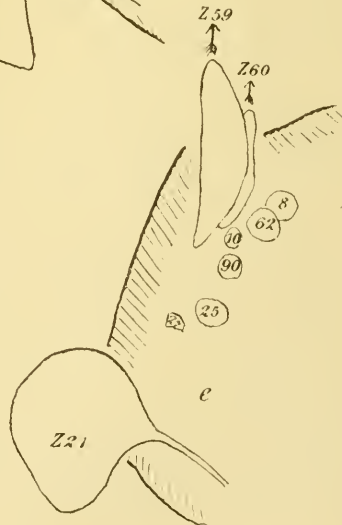
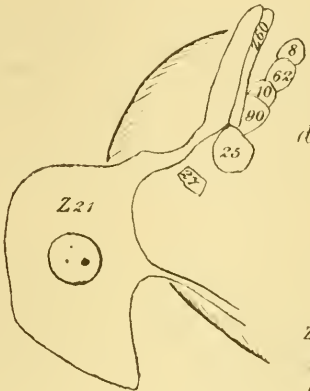
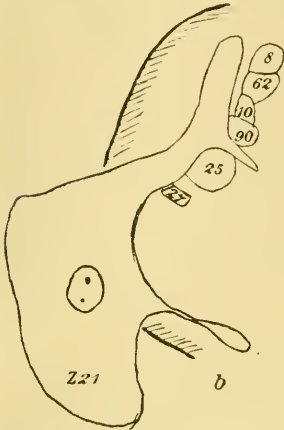
Schon aus dieser nur andeutenden Übersicht erhellt, daß der Gegenstand, der so viele hervorragende Forscher zu unversöhnlichen Gegensätzen führte, von ganz besonderer Schwierigkeit sein muß. Ein Blick auf ein Neuropilpräparat eines *Hirudo* oder Arthropoden nach den Methoden von EHRLICH, APÁTHY, BETHE, RAMÓN Y CAJAL, zeigt in der Tat, wie schwierig es ist, sich aus der ungeheuren Menge feiner und feinsten Fäserchen herauszufinden. Hier bei *Ascaris* haben wir nun ein Objekt, welches relativ mühelos erlaubt, in dieser wichtigsten aller Fragen der Nervenhistologie Stellung zu nehmen. Denn *Ascaris* zeigt, wie aus dem vorhergehenden schon hervorgeht, noch den relativ primitiven Zustand, daß nur ein kleiner Teil der Verbindungen durch das Neuropil vermittelt werden, während mindestens eine ebenso große Rolle die direkte Verbindung vollwertiger, zum Teil ungewöhnlich mächtiger Nervenfasern spielen. Die bisherige Schilderung hat so bereits zur Evidenz erwiesen, daß in den Centralorganen hier vollständige plasmatische Kontinuität herrscht. Die verschiedenen Wege, auf denen diese hergestellt wird, seien hier an weiteren Beispielen betrachtet, wobei zunächst wieder alle Neuropiläste ausgeschaltet seien.

Die einfachste Form der Kontinuität ist die der direkten Brückenbildung zwischen zwei nicht weit voneinander entfernten Ganglienzellen. Abgesehen von den echten Plexusbildungen finden sich solche Fälle besonders in der älteren Literatur hier und da beschrieben, z. B.

von BÉLA HALLER (1889) für *Lumbricus*. (Einige neuere Angaben s. bei BETHE, 1903.) In solchem Maßstab wie hier bei *Ascaris* dürften sie aber wohl selten auftreten. Ein besonders prägnantes Beispiel wurde im ersten Teil für die Zellen 80, 86—88 des Gangl. ventr. I. beschrieben. Andre Fälle sind aus unsern Rekonstruktionen zu entnehmen, wenn auch hier die Brückenstrecken schon etwas länger sind. So sieht man auf Texttaf. 1 die Zelle 29 in Schnitt 2 durch die schon erwähnte dicke Nervenfasern mit Zelle 24 in Schnitt 30 verbunden. Oder der centrale Fortsatz der Zelle 57 in Schnitt 118 oben verläuft quer durch den Ring, geradeswegs in die Zelle 21 unten. Oder in Texttaf. 3 geht der dritte rechte Gabelast der Zelle 3 (Schnitt 24 unten) im Bogen direkt zur Zelle 12 im Schnitt 42, Beispiele, die aus den Abbildungen leicht vermehrt werden können. Betrachten wir gar nun Verbindungen, die auf kleinen Umwegen durch dicke Fasern zwischen zwei Zellen hergestellt werden, so können wir leicht für jede einzelne Zelle sie statuieren. Eine Anzahl von ihnen kam ohnedies im Laufe der Arbeit bereits zur Besprechung, weitere vermag jedermann leicht auf den Texttaf. 1—3 aufzufinden, so daß eine weitere Aufzählung überflüssig ist. Das gleiche gilt schließlich für indirekte Zusammenhänge durch Vermittlung der feinen Verbindungsbrücken oder der Assoziationsfasern. Es wurde ja bereits gezeigt, daß auf diese Weise in letzter Linie alles mit allem zusammenhängt. Die angeführten Beispiele lehren aber auch mit Deutlichkeit, daß die direkten Verbindungen gleichartige wie ungleichartige Zellen miteinander in Beziehung setzen können. So zeigt uns Texttaf. 1 oben rechts direkte Verbindungen zwischen zwei sensiblen Zellen. Der centrale Fortsatz der Zelle 60 verbindet sich im Quadrat 120 : 9 mit der Faser 5, 6 von rechts, die sich in Schnitt 130 als der eine Gabelast des centralen Fortsatzes der ebenfalls sensiblen Zelle 62 erweist. Dasselbe für zwei motorische Zellen zeigte uns bereits Zelle 29 und 24 in Texttaf. 1 und zeigen vielleicht noch schöner die auch demselben Größentypus angehörigen Zellen 9 und 10 des Bauchganglions in Texttaf. 3. Den in Schnitt 48 eintretenden Fortsatz der Zelle 9 sieht man in 50 : 49 sich gabeln, und in die nach rechts weiterlaufende Faser mündet in 54 : 49 die Hälfte des centralen Fortsatzes der Zelle 10 ein. Aber auch für ungleichwertige Zellen trifft das gleiche zu. Das oben angeführte Beispiel der Zellen 57 und 21 zeigte ja den Übergang von einer sensiblen zu einer motorischen Zelle. Das gleiche können wir sehen, wenn wir von Zelle 60 im Schnitt 120 der gleichen Texttafel ausgehen, deren centraler Fortsatz zum großen Teil in die Faser 10 von rechts einmündet. Diese Faser erweist sich aber in Schnitt 68 als



der Gabelast des centralen Fortsatzes der motorischen Zelle 26. Den andern Gabelast sieht man im Quadrat 46 : 9 sich wieder gabeln, und der nach rechts wieder verlaufende Teil (Faser 7 von links) ist es, der in Schnitt 120 und 130 zu den sensiblen Zellen 60 und 62 führt. Oder betrachten wir den centralen Fortsatz der motorischen Zelle 28 in Schnitt 48. In ihn mündet im Quadrat 23 : 48 von rechts eine Faser, die sich in Schnitt 62 wieder gabelt. Der



Textfig. 18.

obere Ast führt in Schnitt 64 zur sensiblen Zelle 65, während der untere in Schnitt 58 unten zur Zelle 38, wahrscheinlich einer Assoziationszelle, tritt. Die angeführten Beispiele und alle weiteren aus den Abbildungen zu entnehmenden Tatsachen zeigen also mit absoluter Sicherheit, daß hier im Nervenring zwischen sämtlichen Elementen des Nervenringes auch ohne Vermittlung des Neuropils direkt oder indirekt vollständige Kontinuität herrscht. Die Methode der Rekonstruktion ließe es wohl im einzelnen Fall als möglich erscheinen, daß solche kontinuierliche Verbindungen auf fehlerhafter Arbeit beruhen; die Zahl der Vorkommnisse schließt aber auch wohl für den Skeptiker alle Zweifel aus. Zum Überfluß seien von einer besonders entscheidenden Stelle, die nur in wenigen Schnitten liegt, in Textfig. 18 die einzelnen Schnitte wiedergegeben. Es ist die Verbindung der sensiblen Zelle 57 mit der motorischen Zelle 21 in Texttaf. 1, Schnitt 114—118. Es sind nur die in Betracht kommenden Teile des Schnittes gezeichnet. Schnitt *a* (113 der Rekonstruktion) zeigt die Zelle 21 angeschnitten, ebenso zwei ihrer in den Ring eintretenden Fortsätze; Schnitt *b* zeigt den oberen Fortsatz, mit dem sich die Faser *z* 24 und 10 *a* (Bezeichnung ohne Bedeutung) vereinigt haben (Rekonstruktion Ordinate 31 und 25). Schnitt *c* zeigt den großen Fortsatz ganz getroffen, ebenso noch Schnitt *e*; hier beginnt er bereits nach oben aus dem Ring auszutreten, und neben ihm liegt der hier eintretende Fortsatz der Zelle 60. In den folgenden Schnitten sieht man dann die beiden Fasern austreten. Schnitt *f* = 118 zeigt sie im Moment des Durchtrittes durch die Scheide des Ringes. Den weiteren Verlauf bis zur Zelle 59 brauche ich wohl nicht wiederzugeben, da jede der nach vorn in dieser Region austretenden Fasern zu einer Zelle führt und außerdem diese Faser durch ihre besondere Dicke sich bereits auf den ersten Blick als zu Zelle 59 gehörig erweist.

Dürfen wir nun aus den so erwiesenen Verhältnissen einen Schluß auf die Verbindungen im Neuropil ziehen? Sie aufzulösen ist ja mit der angewandten Methode nicht möglich. Betrachtet man aber die Schnitte durch diese Teile, so zeigen sie nichts andres, als dasselbe Bild im kleinen, das der Querschnitt des ganzen Ringes im großen bietet, dicht gedrängte Querschnitte feinsten Fasern, von denen hier und da einige eine andre Verlaufsrichtung einschlagen oder sich gabeln. Ich halte es für gänzlich ausgeschlossen, daß für dicke Fasern und feine Aufteilungen verschiedene Gesetze des Zusammenhanges bestehen sollen und glaube daher, daß die Faserverlaufsbilder unsrer Rekonstruktionen ohne weiteres auch die vergrößerten Verhältnisse im Neuropil darstellen. Wenn wir die Neurofibrillen ganz beiseite lassen, so ist

also das, was wir direkt für größere Nervenfasern erwiesen haben, indirekt für die feinsten erschließen müssen, nichts anderes als das, was BETHE (1903, S. 44, s. auch 1898, S. 406) folgendermaßen ausdrückt, indem er die Fibrillen in den Vordergrund stellt, für die wir aber ruhig Nervenfasern einsetzen können: »Ein diffuses Gitter oder Netz (in der herkömmlichen Bedeutung des Wortes diffus) liegt nach meiner Meinung nicht vor. Die Fibrillen, welche aus den receptorischen Fasern austreten, gehen nicht sofort an der Austrittsstelle in Netzwerk über, wenn auch an der Austrittsstelle solches vorhanden ist, sondern winden sich häufig auf lange Strecken zwischen Fasern, Fibrillen und Netzwerken hindurch, um sich erst dann zu teilen und mit andern Fibrillen netzige Verbindungen einzugehen. Ebenso verhält es sich mit den Seitenfibrillen der motorischen Elemente. Auf diese Weise tritt immer nur eine beschränkte Anzahl von Fibrillen in nähere Beziehungen, und es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß solche lokale Gitterbildungen manchmal ganz isoliert sind oder nur ganz wenige Verbindungen mit benachbarten Gittern eingehen. Auf irgend einem näheren oder weiteren Wege werden aber wohl schließlich alle Fibrillen eines Ganglions und des gesamten Nervensystems miteinander in Verbindung stehen . . .«

2. Das Neuronenproblem.

Worin das eigentliche Neuronproblem besteht, wie sein Verhältnis zur Kontakttheorie ist und auf welchem Wege die Entscheidung für oder gegen die Richtigkeit der Neuronenlehre zu fällen ist, können wir diesen Abschnitt einleitend nicht besser definieren, als mit den eignen Worten eines der heftigsten Gegner der Neuronenlehre, den Worten NISSLS. Nach Darstellung der zwei ersten Etappen in der Geschichte der Neuronenvorstellung schreibt er (NISSL, 1903, S. 340 ff.)¹: »Schon WALDEYER hat klipp und klar die Beziehungen der Neuronenlehre zur Kontaktfrage charakterisiert, indem er ausführte, daß die Neuronenlehre nicht aufgegeben zu werden braucht, auch wenn wir mit GOLGI und B. HALLER Nervennetze annehmen würden. Theoretisch hat also der Neuronenbegriff mit der Frage, ob Kontakt oder Kontinuität gar nichts zu tun; letztere Frage bringt lediglich die Anschauungen zum Ausdruck, welche die Art und Weise der Beziehungen der Neurone untereinander betreffen; die eine dieser Anschauungen läßt die Neurone miteinander substantiell verlötet sein; die andre leugnet eine jede

¹ Gesperrte und fett gedruckte Stellen sind hier nicht hervorgehoben.

substantielle Vereinigung. Praktisch aber liegt die Sache ganz anders. Wie wir gesehen haben, war der Inhalt der Kontaktvorstellung der Gedanke, der in FOREL beim Studium der GOLGISchen Präparate auftauchte, und dessen Weiterführung und Konsequenz diesen Forscher auf die Neuronenhypothese brachte. Und weiterhin steht fest, daß man allgemein die Neuronhypothese stillschweigend als eine erwiesene Tatsache betrachtete, als RAMÓN Y CAJAL die Richtigkeit der Kontaktlehre ad oculos zu demonstrieren vermochte. Selbstverständlich wurden zur Stütze der Neuronenvorstellung noch eine Anzahl anderer Daten genannt: so in erster Linie die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HIS, ferner eine Anzahl von Arbeiten aus dem Gebiete der vergleichenden Anatomie, endlich die Erfahrungen der Degenerationslehre und die Ergebnisse der GUDDENSchen Methode. Nichts ist leichter, als darzutun, daß diese drei Reihen von Daten zwar die Neuronenlehre zu stützen scheinen, niemals aber beweisen können. So wie zurzeit die Sachlage ist, kann die Neuronenvorstellung nur dadurch bewiesen werden, daß man überzeugend zu demonstrieren vermag, daß alle Nervenfasern nur Bestandteile je eines Nervenzellenleibes sind, daß das gesamte Grau, abgesehen von seinen nicht nervösen Bestandteilen, ausschließlich nur aus den Nervenzelleibsfortsätzen je eines Zellindividuums besteht, und daß außer den Nervenzellen und ihren Ausläufern unmöglich noch ein anderer nervöser Bestandteil am Aufbau des Nervensystems teilnimmt. In der Beweisführung dieses Satzes spielt natürlich die Frage, ob die Nervenzellen zueinander im Verhältnis eines Kontaktes oder einer Kontinuität stehen, eine hochwichtige Rolle. Wie kann uns heute jemand von der Richtigkeit der Neuronenlehre überzeugen, als durch den einwandfreien Beweis, daß das Nervöse des Centralorgans Zellen und nur Zellen sind? Die exakte Feststellung der ausschließlich zelligen Natur des Nervösen ist aber nach dem heutigen Stand der Zellenlehre ein äußerst schwieriges Problem. Ist es nicht möglich, den ausschließlich zelligen Charakter des Nervösen dadurch zu beweisen, daß man die einzelnen Bauelemente des Centralorgans als räumlich wohl begrenzte Gebilde feststellt, welche einen Kern enthalten, und von deren kernhaltigen Teilen kurze, lange und sehr lange Ausläufer abgehen, so kenne ich keinen andern Weg, der zum Ziele führt. Trifft diese Auffassung zu, so ergibt sich die selbstverständliche Folgerung, daß die Richtigkeit der Zusammensetzung des Nervensystems aus Neuronen zur Zeit überhaupt nicht exakt bewiesen werden kann, wenn dieselben kontinuierlich untereinander zusammenhängen. Die unzweideutige scharfe örtliche

Abgrenzung der einzelnen Baueinheiten oder, mit andern Worten, das Fehlen von kontinuierlichen Substanzbrücken zwischen ihnen ist demnach die unabweisbare Voraussetzung für denjenigen, der in überzeugender Weise die Richtigkeit der Neuronenlehre beweisen will. Denn wenn die Nervenzellenausläufer nicht blind endigen, sondern mittels Substanzbrücken kontinuierlich ineinander übergehen, so ist er, falls diese Substanzbrücken, wie es an sehr vielen Stellen tatsächlich der Fall ist, einen vielmal größeren, ja zum Teil einen im Verhältnis zu dem winzigen Umfang des kernhaltigen Teiles der Nervenzellen, geradezu unvergleichbar mächtigen Raum einnehmen, nicht berechtigt, ohne weiteres zu behaupten, daß diese gewaltigen Substanzmassen nur die aneinanderstoßenden und an der Verwachsungsstelle miteinander verschmolzenen Zelleibsfortsätze der einzelnen Nervenzellkörper sind, sondern er muß dem objektiven Befunde Rechnung tragen und zunächst davon ausgehen, daß das nervöse Gewebe sich aufbaut erstens aus Nervenzellen, aus deren unzweideutigen Fortsätzen und zahllosen Nervenfasern, zweitens aber aus Substanzmassen, die zwischen den Nervenzellen und Nervenfasern sich befinden und die z. B. in der menschlichen Hirnrinde nur zu einem Bruchteile aus nicht nervösem Gewebe bestehen. Will er die Richtigkeit der Neuronenlehre beweisen, so muß er mit dem Nachweis beginnen, daß die zwischen den Nervenzellkörpern befindlichen Substanzmassen sowie die Nervenfasern keine Substanzen *sui generis*, keine vom Protoplasmaleib der Nervenzellen verschiedene Substanzen sind, sondern wirkliche, wahrhafte Nervenzellsubstanz, welche zu je einer der im Gewebe vorhandenen Nervenzellen gehört.

Man halte Umschau unter den uns heute zur Verfügung stehenden Methoden für die morphologische Analyse des Centralorgans und lege sich einfach die Frage vor, mit Hilfe welcher Methoden wohl am besten die ausschließliche Zusammensetzung des Nervensystems aus Nervenzellen festgestellt werden kann. Wenn wir die einzelnen Präparationsweisen auf ihre Leistungsfähigkeit prüfen und den geschilderten Tatbestand im Auge behalten, so ist die Antwort nicht zweifelhaft: keine einzige Methode reicht für unsern Zweck aus. Auch die GOLGISCHE Methode versagt. Wir wissen, daß der Erfinder dieser Methode jahrelang an einem richtigen Netzwerk zwischen den Nervenzellen festgehalten hat. Insbesondere aber beruhen die großen Vorzüge der Silberimprägnierung auf ihrer Launenhaftigkeit. Infolge dieses Umstandes ist es aber ausgeschlossen, die zwischen den Nervenzellen gelegenen Substanzmassen und die zahllosen Nervenfasern, welche wir

mit verschiedenen Methoden darzustellen vermögen, mit den entsprechenden Gewebsbestandteilen im GOLGISchen Präparate sicher und zuverlässig identifizieren zu können. Davon will ich gar nicht sprechen; daß man nicht weiß, was bei der GOLGISchen Methode sich schwärzt. Tatsächlich besitzen wir also kein Hilfsmittel, um die Richtigkeit der Neuronenvorstellung beweisen zu können.

Jedenfalls sind wir darüber im klaren, daß dieser Umstand die Beziehungen der Neuronenlehre zur Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, nicht ändert. Nach der Definition des Neuronenbegriffes besteht das Wesen desselben in der Vorstellung der Zusammensetzung des Nervensystems aus Nervenzellen und nur aus solchen. Wir haben uns überzeugt, daß der Schöpfer des Neuronenbegriffes sich zwar dafür entschieden hat, daß die Baueinheiten auf dem Wege des Kontaktes miteinander in Beziehung treten, daß er aber doch keineswegs das Prädikat »untereinander anatomisch nicht zusammenhängend« als einen integrierenden Bestandteil der Neuronenvorstellung betrachtet. Geht man davon aus, daß der Neuronenbegriff die bestimmte Antwort auf das wichtigste Problem der Anatomie des Centralorgans in sich schließt, so tritt die untergeordnete Bedeutung der Frage, ob die Neurone im Verhältnis des Kontaktes oder der Kontinuität zueinander stehen, noch schärfer zutage. Eine wesentlich höhere Bedeutung würde der Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, zukommen, wenn gleichzeitig gesagt wäre, wie sich der Kontakt und wie sich die Kontinuität im jeweiligen Falle äußert.

Die an sich untergeordnete Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, erhält mit einem Schlage ein ganz andres Aussehen, wenn nicht der definierte Neuronenbegriff zur Diskussion steht, sondern der Beweis für die Richtigkeit desselben erbracht werden soll. Wie tiefgreifend die Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, in diesem Falle ist, ergibt sich ohne weiteres aus der Tatsache, daß nach dem derzeitigen Stande der Zellenlehre der wissenschaftliche Nachweis für die Richtigkeit des Neuronenbegriffes ausschließlich unter der Voraussetzung erbracht werden kann, daß die Neurone untereinander anatomisch nicht zusammenhängen. Der Umstand, daß wir heute selbst unter der Voraussetzung blind endigender Neurone keine geeigneten Methoden für die Beweisführung besitzen, ändert an der Sachlage nicht das geringste.

Solange sich die derzeitige Sachlage nicht ändert, ist die Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, für den bereits definierten Neuronenbegriff gleichgültig und nebensächlich; für die erst zu beweisende

Neuronenvorstellung hat sie zwar praktisch dieselbe Bedeutung, theoretisch aber ist ihre Beantwortung von großer Wichtigkeit. Unter allen Umständen steht fest, daß der Neuronenbegriff und die Kontaktvorstellung zwei grundverschiedene Dinge sind.«

Also die Neuronenlehre ist unabhängig von der Kontaktlehre und ist dann bewiesen, wenn gezeigt wird, daß das Nervensystem aus Nervenzellen und ihren Ausläufern und nur aus ihnen zusammengesetzt wird. Hierfür aber vermag ich den Beweis zu erbringen; allerdings nicht auf die Art, wie NISSL es sich vorstellt, durch eine Methode, die die einzelnen Zellterritorien scharf abgrenzt. Denn im großen und ganzen vermag ich innerhalb des Nervenringes ebenfalls nicht anzugeben, wo ein Neuron aufhört und ein andres anfängt. Immerhin gibt es aber solche Stellen, deren eine, die Grenze zwischen den Gebieten der Zellen 36 und 89, im ersten Teil besprochen wurde. Doch läßt sich diese Stelle nicht ohne weiteres mit der Grenzstelle im Neuropil oder nervösen Grau vergleichen. Auch innerhalb des Ringes gibt es derartige Stellen, die dem Vergleich eher zugänglich sind und wo, in gleicher Weise wie dort, an der Vereinigungsstelle zweier Nervenfasern unvermittelt die charakteristische Struktur der einen in die der andern übergeht. Eine solche liegt z. B. Texttaf. 1, Quadrat 48 : 23, wo eine Neurongrenze zwischen den Zellen 28 und 65 vorliegt. Doch steht mir noch ein Beweismittel zur Verfügung, das wesentlich zuverlässiger ist, sich auf das ganze Nervensystem bezieht und wohl kaum erschüttert werden kann.

Man erinnert sich aus dem ersten Teil dieser Arbeit, daß in dem Centralnervensystem von *Ascaris* genau 162 Ganglienzellen vorhanden sind. Von diesen scheiden für die folgende Betrachtung die 13 Zellen des Ganglion ventrale I, als einem peripheren Nerven eingeschaltet, aus. Wir sind nun in der Lage, sämtliche Zellen des Vorderendes von *Ascaris* einzeln festzulegen, wie ich es in meinen früheren Arbeiten zur Histologie dieses Wurmes tat (GOLDSCHMIDT, 1903, 1905, 1906). Wenn wir dabei aus gleich zu ersehenden Gründen Epidermis, Muscularis und Oesophagus fortlassen, so haben wir: 149 Ganglienzellen, 40 Stütz- und Geleitzellen der Lippenpapillen und einige wenige Gliazellen und Isolationszellen, d. h. ungefähr 200 Zellen. Nun ist bekanntlich *Ascaris* ein Tier, das sich dadurch auszeichnet, daß sein Wachstum im wesentlichen nicht durch Zellvermehrung, sondern Zellwachstum erfolgt, so daß das ausgewachsene Tier in seinen meisten Geweben genau ebensoviel Zellen besitzt, wie der reife Embryo. Die Tatsache ist sowohl durch meine histologischen Untersuchungen wie durch die embryono-

logischen zahlreicher Forscher (BOVERI, 1899, ZUR STRASSEN, 1896) außer jedem Zweifel. Neuerdings hat nun MARTINI (1906, 1908) dem Gegenstand eine Reihe höchst sorgfältiger Arbeiten gewidmet, in denen er aber auf das Nervensystem keine Rücksicht nahm. Nun findet er aber im Vorderende der Nematodenlarve außer den Zellen, die den von ihm betrachteten Geweben angehören, noch ungefähr 200 Zellen, die sich nur auf die oben erwähnten Gewebe verteilen können. Das ist aber genau die Zahl, die wirklich vorhanden ist — MARTINI kannte den ersten Teil dieser Arbeit noch nicht —, und somit für jeden mit dem Objekt bekannten der unwiderlegliche Beweis erbracht, daß das ganze Nervensystem nur aus so vielen Zellen seine Entstehung nimmt als zeitlebens auch Ganglienzellen vorhanden sind. NISSLS Forderung für den Beweis der Neuronenvorstellung ist somit erfüllt.

Ich brauche wohl nicht besonders hinzuzufügen, daß die histologischen Befunde dem vollständig entsprechen. Denn innerhalb des Nervenringes gibt es außer den vier Assoziationszellen, den vier Hüllzellen des Ringes und zwei lateral, zwei ventral und einer dorsal gelegenen Gliazellen keine Spur irgend eines Zellkernes, der sich meiner Beobachtung unmöglich immer hätte entziehen können. Es bliebe als Einwand gegen meine Beweisführung nur somit möglich, daß ein Nematode etwas ganz anderes sei, als ein anderes Tier. Es könnte ihn zwar nur jemand erheben, der aus der einseitigen Kenntnis irgend einer kleinen Tiergruppe, z. B. der Säugetiere, heraus das Recht schöpft, dem Gegenstand, den er zufällig beherrscht, eine Sonderstellung einzuräumen. Bekannt ist ja der lächerliche Gegensatz, den zoologisch ungeschulte Neurologen zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen konstruieren wollten. Einem solchen Einwand möchte ich von vornherein die folgenden Sätze BETHES (1895, S. 589) entgegensetzen: »Wenn heutzutage Arbeiten über den feineren Bau des Nervensystems irgendwelcher Tiere gemacht werden, so tun das die ernsteren Arbeiter zu dem Zweck, wirklich Aufklärungen über den Bau dieser Gebilde zu geben, auf deren Grundlage es gestattet ist, Schlüsse über ihre physiologische Wirkungsweise zu ziehen, und nicht aus dem Grunde, zierliche Präparate herstellen und abbilden zu können. Diesem Zweck wird man aber am ehesten da folgen können, wo die Organisationsverhältnisse und somit die physiologischen Vorgänge noch möglichst einfacher und primitiver Natur sind und wo das Objekt durch seine Kleinheit und Einfachheit gestattet, große Teile oder gar das ganze Nervensystem mit einem Male zu übersehen. Aus diesem Grunde kommen mir histologische

Arbeiten am Centralnervensystem der Wirbeltiere immer wie eine Sisyphusarbeit vor, welche es auch so lange bleiben wird, als nicht die Hauptprinzipien der Nervenleitung und der Centrenverbindung an niedrigeren und einfacheren Wesen aufgeklärt sind, denn ich bin der festen Überzeugung, daß in den Hauptzügen die anatomischen Verhältnisse und die physiologischen Vorgänge des Nervensystems der wirbellosen Tiere denen der Wirbeltiere ähnlich sind. «

3. Der Reflexbogen.

Die bisherigen Betrachtungen führten bereits an mehreren Stellen dazu, einen ganzen Reflexbogen darzustellen. Hier seien noch weitere Möglichkeiten besprochen und im Zusammenhang gezeigt, welche morphologischen Grundlagen für das Zustandekommen der Reflexe vorliegen. Es sei dabei wieder völlig von dem Neuropil abgesehen, da die Schwierigkeit, es zu analysieren, bisher stets zu Feststellungen mehr allgemeiner Natur an diesem Punkt führte. Da die Kontinuität starker Nervenfasern hier im *Ascaris*-Nervensystem es erlaubt, den Reflexbogen morphologisch festzustellen, so ist ja wohl auch anzunehmen, daß der gebahnte Weg physiologisch funktioniert. Auch von den Neurofibrillen kann ruhig abgesehen werden. Sie sind überall in den Nervenfasern vorhanden, und sind sie das Leitende, so gibt zweifellos ihre Anordnung die gleichen Möglichkeiten wie die der sie einschließenden Fasern. Die Receptoren, die den Ausgangspunkt des Bogens bilden, sind die Lippen- und Halspapillen. Ihre sämtlichen Nervenfasern sind vom freien Ende bis zum Nervenring früher genau geschildert worden. Die Effectoren sind die Längsmuskelfasern, die ihre Innervation sich bekanntlich bei den Längsnerven holen, so daß mit der Darstellung der Verbindung zwischen der in den Ring eintretenden sensiblen Faser und der austretenden motorischen Faser der gesamte Reflexbogen tatsächlich vollständig dargestellt ist.

In älterer Zeit glaubte man, daß die Reflexe einfach so zustande kommen, daß die sensible Faser durch das Centralorgan hindurchtritt und einfach in eine motorische übergeht. Die Anschauung erwies sich bekanntlich als irrig. Trotzdem möchte ich glauben, daß ein ähnlicher Vorgang im *Ascaris*-Nervensystem möglich ist. Und zwar möchte ich das für die Reize annehmen, die von dem Lateralsinnesorgan der Unterlippe kommen, die ja durch die elf Nervenfasern des Organs zu den Sinneszellen 68—78 geleitet werden und von da durch die Commiss. cephal. ventrolat. zu dem Nervenring. In ihn treten sie da ein, wo die großen motorischen Bauchnervenfasern austreten. Und da scheint

es eine Regel zu sein, daß jede der sensiblen Fasern einen Ast an eine austretende motorische Faser abgibt. Der Rest der Faser macht dann die mannigfachsten Verzweigungen durch, geht aber auch zu einem großen Teil ins Neuropil über. In Texttaf. 3 läßt sich die direkte Verbindung an mehreren Stellen zeigen. In der linken Hälfte sind solche sensible Fasern die Faser *L* 10, die einen Ast an die motorische Bauchnervenfaser *B* 7 abgibt, ebenso *L* 13 zu *B* 4, *L* 14 zu *B* 8, rechts ist es zu sehen von *La* mit *B* 16 und *B* 23, *Le* mit *B* 24, *Lf* mit *B* 25, *Lg* mit *B* 29. Diese Verbindungen ziehen direkt schräg durch den Ring von der weiter vorn und seitlich eintretenden Sinnesfaser zur hinten austretenden motorischen Faser, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß nicht auch auf diesem Wege direkt ein Reflex zustande kommen könne. Es wäre das dann das gleiche, was BETHE mit seinem bekannten *Carcinus*-Experiment zu beweisen bezweckte.

Eine zweite Möglichkeit, die ebenfalls in der älteren Literatur eine Rolle spielt, neuerdings aber wohl für ausgeschlossen gilt, ist der direkte Übergang einer sensiblen Faser in eine motorische Zelle. Auch sie ist hier verwirklicht. Ein eklatantes Beispiel dafür haben wir bereits kennen gelernt, der Eintritt des centralen Astes der sensiblen Zelle 57 in die motorische Zelle 21 in Texttaf. 1, Schnitt 116. Ein ähnliches Beispiel finden wir auf der gleichen Tafel, nur mit dem Unterschied, daß nicht die ganze sensible Faser, sondern nur ein Teil von ihr in die motorische Zelle eintritt. In Schnitt 52 tritt von unten die Faser *Z* 39 ein, also der centrale Fortsatz der merkwürdigen collateralen Sinneszelle der Lateralpapille, und dieser vereinigt sich zur Hälfte im Quadrat 62 : 41 mit dem centralen Fortsatz der riesigen motorischen Zelle 37, während die andre Hälfte nicht weiter verfolgt werden konnte. Dieselbe Zelle 39 zeigt uns aber noch eine zweite derartige Verbindung, die bereits auf Taf. IV des ersten Teiles abgebildet ist; denn ihr peripherer Fortsatz tritt ja durch die Commiss. cephal. ventrolateral. post. zum Bauchnerv, gabelt sich hier in zwei Äste, von denen der eine direkt in die Zelle 3 eintritt, die ja die motorische Zelle für die vierte Subventralnervenfaser ist. Verfolgt man übrigens, wohin so der von der Lateralpapille kommende Reiz auf direktem Weg weitergeleitet werden kann, so kommt man ventral auf die erwähnte Sublateral-faser, ferner durch Vermittlung der Zelle 3 (Texttaf. 3) auf die im Ring motorische Faser 33 von links, auf die dicke motorische Subventralfaser *Sub. I*, die motorischen Bauchnervenfaser *B* 2, *B* 3 und das Gesamtgebiet der motorischen Zelle 12 (s. Texttaf. 3), lateral ebenso auf das Gebiet

der motorischen Zelle 37, wozu ventral wie lateral die nicht weiter zu verfolgenden Gabeläste samt den feinen Verbindungen kommen.

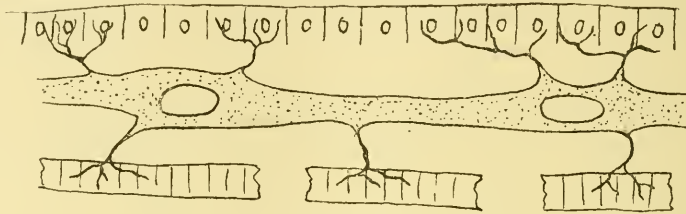
Was die Beteiligung des innerhalb des Ringes liegenden Assoziationsystems beim Zustandekommen des Reflexes betrifft, so halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß es irgendwie zwischen sensible und motorische Bahn eingeschaltet sein sollte, möchte es vielmehr ausschließlich mit der motorischen Koordination in Zusammenhang bringen. Nur an einer Stelle habe ich eine direkte Beziehung einer sensiblen Faser zu diesem System feststellen können. In Texttaf. 1, Schnitt 32 tritt von oben der centrale Fortsatz der Sinneszelle 66 ein und mündet dann im Quadrat 32 : 47 direkt in den Plexus des Assoziationssystems ein. Ich muß dem aber zufügen, daß die Faser nach Eintritt in den Ring sehr dünn wird, so daß eine Täuschung gar nicht ausgeschlossen ist und in Wirklichkeit eine Auffaserung in das Neuropil vorliegt. Soweit ich sehen kann, scheint das Zusammenwirken mehrerer sensibler Elemente direkt durch Kontinuität ihrer centralen Fortsätze gewährleistet zu sein. So wurde bereits der Zusammenhang der Sinneszellen 60 u. 62 (Texttaf. 1, Schnitt 120, 130) durch die Faser 5, 6 von rechts besprochen. Das gleiche läßt sich für die Zellen 61 und 65 nachweisen. Der centrale Fortsatz von 65 gibt im Quadrat 62 : 27 derselben Tabelle einen Ast ab, der sich T-förmig gabelt. Der nach rechts verlaufende Teil mündet dann im Schnitt 128 in die Faser 19 von rechts, d. h. den centralen Fortsatz der sensiblen Zelle 61.

V. Vergleichend Morphologisches.

An verschiedenen Stellen der vorstehenden Schilderung wurden bereits die Tatsachen zu einigen neurologischen Problemen in Beziehung gesetzt. Es läge nahe, nunmehr das Gesamtergebn zu ziehen, doch möchte ich das bis zum Schluß des dritten Teiles verschieben, da es ja nicht angängig ist, von der Neurofibrillenfrage, Ganglienzellenstruktur, Bedeutung der GOLGI-Netze usw. abzusehen. Auch eine Vergleichung der morphologischen Befunde mit den Grundergebnissen der Nervenphysiologie sei bis dahin verschoben: daß es sich dabei vor allem um eine Bezugnahme auf den Vorstellungskreis UEXKÜLLS (1903, 1905) handeln wird, ist ohnedies nicht schwer zu erraten. Hier sei zum Schluß nur noch skizziert, wie man etwa den histologischen Aufbau des *Ascaris*-Nervensystems zu dem anderer Tiergruppen in Beziehung setzen muß.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß der primitivste Typus von Nervensystem der vor allem bei den Cölenteraten vorhandene einfache

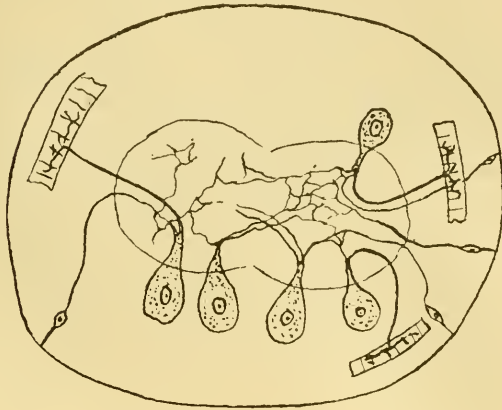
Plexus ist, in dem mittelbar alles mit allem verbunden ist, und zwar durch breite Brücken von Zelle zu Zelle. Schematisch ist dieser Zustand in Textfig. 19 im Anschluß an BETHE wiedergegeben, und zwar unter ausschließlicher Berücksichtigung der Nervenfasern unabhängig von deren Inhalt. Es ist schwer zu sagen, ob dieser Plexus von Anfang an diffus ist, oder ob nicht schon auf den einfachsten Zuständen bestimmte Verbindungen zwischen bestimmten nicht nebeneinander liegenden Zellen eine Art von Leitungsbahnen repräsentieren (s. darüber BETHES Versuche an Medusen). Jedenfalls aber muß postuliert werden,



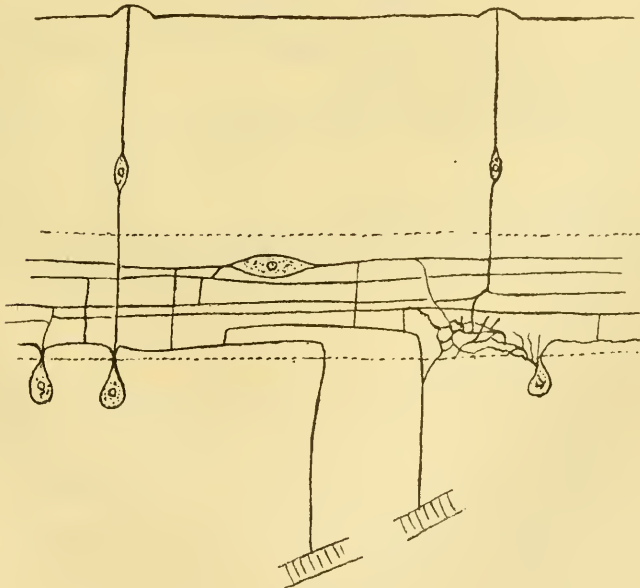
Textfig. 19.

daß der Übergang zu einer etwas höheren Stufe des Nervensystems, darin besteht, daß sich innerhalb des Plexus einige bestimmte längere Bahnen ausbilden und so bestimmte Teile in direkte Beziehung zu einander setzen. Die höhere Organisation der Tiere bringt nun bekanntlich Nervencentren zur Entstehung, d. h. zwischen Receptoren und Effectoren wird ein räumlich zusammengedrücktes nervöses Organ eingeschoben, in dem alle die notwendigen, bestimmten Verbindungen vor sich gehen, die die morphologische Grundlage für die Reflexe, ihre Koordination usw. bilden. Je höher das Tier, je komplizierter seine Sinnesorgane und seine Reaktionen, um so größer muß auch die Zahl der in bestimmten Bahnen verlaufenden Verbindungsmöglichkeiten sein. Die einzelnen oder wenigen Nervenfasern, die im primitiven oder auch schon etwas differenzierten Plexus die einzelnen Nervenzellen miteinander verbinden, müssen sich immer weiter aufteilen, um die mit der höheren Inanspruchnahme notwendigen zahlreicheren Verbindungen nah und fern zu bewerkstelligen. Daß dem bei einigermaßen steigenden Ansprüchen die breiten Bahnen, die Nervenfasern, nicht mehr genügen können, ist klar, und so werden die Verbindungen in immer feinere und immer zahlreichere feinste Ästchen verlegt. Ihre Gesamtheit aber nennt man die LEYDIGSche Punktsukstanz oder das Neuropil. Schon auf sehr niederer Stufe der tierischen Organisation,

den Gliederwürmern, sind so die wesentlichen Verbindungen ins Neuropil verlegt. Textfig. 20 gibt dies schematisch, mit Anlehnung an BETHE unter den gleichen Veränderungen wieder. Zwischen diesen beiden Zuständen aber vermittelt das Nervensystem von *Ascaris* und gibt uns dadurch die Möglichkeit, auch den höheren Zustand besser zu begreifen. *Ascaris* hat, wohl teils als primitives Merkmal, teils eine Folge seiner geringen Zellzahl und Reflexarmut, in seinem Nervensystem im großen noch den Charakter des Plexus mit breiten Brücken von Zelle zu Zelle. Der Plexus ist aber nicht mehr diffus,



Textfig. 20.



Textfig. 21.

sondern durch die Ausbildung eines Centralorgans bereits auf die

höhere Stufe der bestimmten Verbindungen und langen Bahnen gehoben. Die Verbindungen zeigen noch ihre primitive Form, indem sie mehr oder minder breite Brücken darstellen, zeigen aber auch bereits den höheren Zustand, indem sie durch komplizierte Aufteilung der Zellfortsätze und deren genau festgelegte Vereinigung untereinander im groben das Prinzip aufzeigen, nach dem im feinen die Verbindungen im Neuropil vor sich gehen müssen. Das ist es, was meiner Ansicht nach das *Ascaris*-Nervensystem so instruktiv gestaltet. Aber schon ist auch ein Schritt zur höheren Stufe geschehen, indem zu dem groben System von Verbindungen, das also schon auf dieser niederen Stufe nicht ausreicht, noch ein System feiner Verästelungen, im Neuropil, wenn auch nur in bescheidenem Maß, hinzutritt. Textfigur 21 stellt diese Verhältnisse in einem entsprechenden Schema dar, das sich ohne weiteres auf die bisherige Schilderung der Tatsachen beziehen läßt.

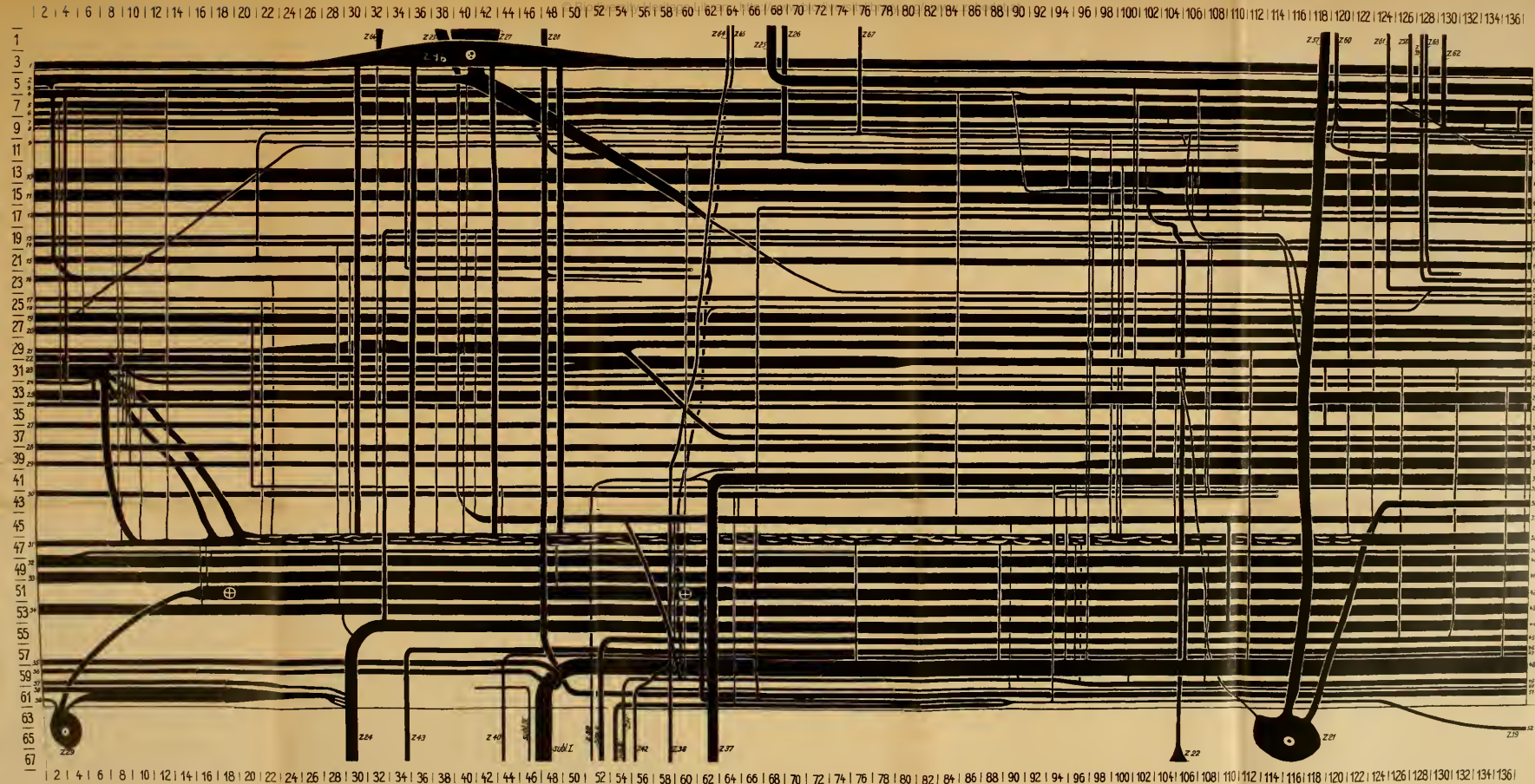
München, im September 1908.

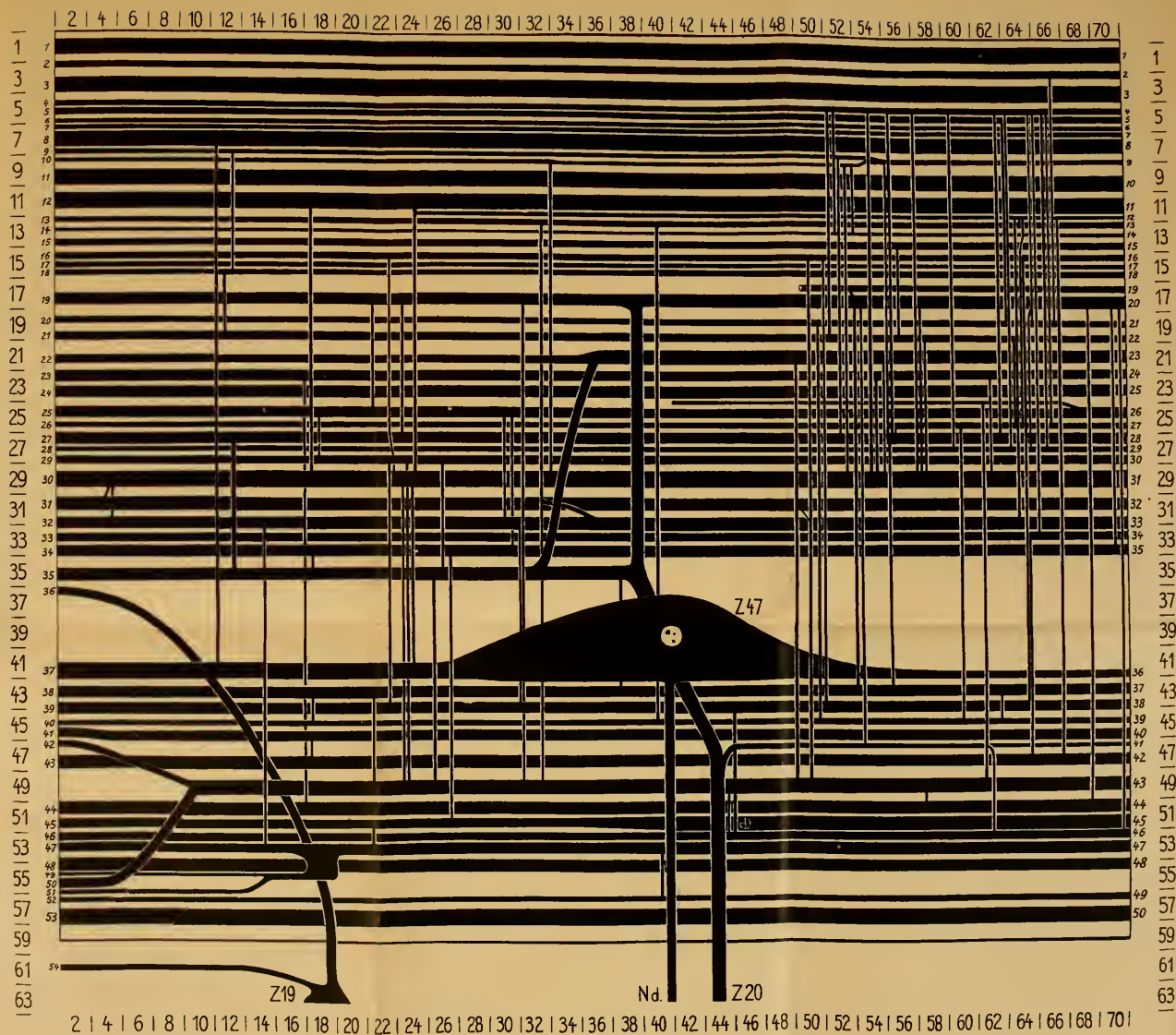
Zitierte Literatur.

- V. APÁTHY, ST. (1897), Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.
- (1907), Bemerkungen zu den Ergebnissen RAMÓN Y CAJALS hinsichtlich der feineren Beschaffenheit des Nervensystems. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.
- BETHE, A. (1895), Studien über das Nervensystem von *Carcinus maenas* usw. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIV.
- (1897, 1898), Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas*. Ibid. Bd. I, LI.
- (1903), Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, S. Thieme.
- (1907), Neue Versuche über die Regeneration der Nervenfasern. Arch. ges. Physiol. Bd. CXVI.
- BOVERI, TH. (1899), Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. KUPFFER, Jena.
- DEINEKA, D. (1908), Das Nervensystem v. *Ascaris*. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX.
- DOHRN, A. (1907), Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers 25. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVIII.
- GOLDSCHMIDT, R. (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XVIII.
- (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histol. Unters. an Nemat. II.) Zool. Jahrb. Bd. XXI.
- (1906), Mitteilungen zur Histologie von *Ascaris*. Zool. Anz. Bd. XXIX.
- (1908), Das Nervensystem von *Ascaris*. I. Diese Zeitschr. Bd. XC.

Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*. II. 357

- HALLER, B. (1889), Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arb. Zool. Inst. Wien 1889.
- HARRISON, R. S. (1907), Experiments in transplanting limbs etc. Journ. exp. Zool. Vol. IV.
- (1907), Observations on the living developing nerve fiber. Proc. Soc. experim. Biol. Med. Vol. IV.
- HELD, H. (1906), Zur Histogenese der Nervenleitung. Verh. Anat. Ges. 1906.
- LANGLEY u. ANDERSON (1904), On autogenetic regeneration in the nerves of the limbs. Journ. Phys. Cambridge. Vol. XXXI.
- MARTINI, E. (1906, 1908), Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I u. II. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI u. XCI.
- NISSL, F. (1903), Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena, Fischer.
- PRENTISS, C. W. (1903), Über die Fibrillengitter in dem Neuropil von Hirudo und Astacus. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII.
- RAMÓN Y CAJAL (1905), Une méthode simple pour la coloration etc. Bibliogr. anat. Vol. XIV.
- (1905), Mecanismo de la regeneración de los nervios. Trab. lab. invest. biol. Univ. Madrid. Vol. IV.
- G. RETZIUS (1890), Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Unters. N. F. Bd. I.
- (1905), Punktsubstanz. »Nervöses Grau« und Neuronenlehre. Biol. Unters. N. F. Bd. XII.
- (1908), The principles of the minute structure of the Nervous system as revealed by recent Investigations. Proc. R. Soc. Vol. LXXX.
- SCHIEFFERDECKER, P. (1906), Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig.
- SCHULTZE, O. (1906), Zur Histogenese der peripheren Nervenfasern. Verh. anat. Ges. 1906.
- ZUR STRASSEN, O. L. (1896), Embryonalentwicklung der *Ascaris megaloccephala*. Arch. Entwicklungsmech. Bd. III.
- VON UEXKÜLL, J. (1903), Studien über den Tonus. I. Zeitschr. f. Biol. Bd. XLIV.
- (1905), Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden, Bergmann.
- WOLFF, M. (1903), Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. allg. Phys. Bd. III.





B

