

3.

Das sensible Nervensystem der Crustaceen.

Tafel IV—VI.

Als ich vor einigen Jahren (im Sommer 1890) mit Untersuchungen über das Nervensystem der Crustaceen (Palæmon, Astacus) beschäftigt war, beabsichtigte ich vor Allem den Bau der Ganglien des Bauchstrangs, namentlich aber das Verhalten der Fortsätze der verschiedenen Arten von Nervenzellen und die eigentliche Beschaffenheit der Punktsubstanz zu erforschen.

Da die Zeit, die mir hierfür zu Gebote stand, wegen des am 1. October beginnenden Unterrichtssemesters sehr beschränkt war, konnte ich den Bau des peripherischen Nervensystems und der Sinnesorgane nicht eingehender untersuchen. In der am Ende des Jahres erschienenen Beschreibung¹ theilte ich deshalb in Betreff des Baues des peripherischen Nervensystems nur anhangsweise einen kurzen Abschnitt über einige von mir gelegentlich bei Palæmon gemachte Befunde mit. Durch die Methylenblaufärbung konnte ich meine schon früher (1888)² gemachte Entdeckung von Myelinscheiden und regelmässig angeordneten Einschnürungen an den peripherischen Nerven von Palæmon bestätigen. Die Endigungsweise der motorischen Nervenfasern wurde bei Astacus und Palæmon dargelegt. Das Verhalten der Nervenfasern zu den Chromatophoren habe ich bei Palæmon angegeben. Was aber die Endigung der sensiblen Nervenfasern betrifft, so konnte ich zwar bei Palæmon die Verzweigungen dieser Fasern in der Haut nicht selten wahrnehmen, vermochte mich aber von dem Vorhandensein der von LEYDIG, CLAUS u. A. beschriebenen, dicht unter den Borsten belegenen peripherischen Ganglien nicht zu überzeugen. Ich sah zwar hier und da eine Strecke vor der Endigung der Fasern ansitzende Kerne, fasste dieselben aber als Kerne der Scheiden der Nervenfasern und die Endigung selbst als eine fein verzweigte auf, dies sowohl in der Hypodermis (Epidermis) des Rückenpanzers, wie in den Borsten und Antennen, wovon ich einige Abbildungen mittheilte.

Bald nachher (1891) machte M. VON LENHOSSÉK die Entdeckung der sensiblen Zellen in der Haut von *Lumbricus*, und ich konnte dann (1892) bei erneuter Untersuchung diesen schönen Befund vollauf bestätigen. Es gelang mir auch (1892), eine entsprechende Einrichtung in resp. unter der Hypodermis der *Polychäten* und *Mollusken* aufs Deutlichste nachzuweisen.

Es erschienen mir nun meine oben erwähnten Befunde in Betreff der peripherischen Endigungsweise der sensiblen Nervenfasern der Crustaceen sehr zweifelhaft. Es lag nahe, anzunehmen, dass eine derjenigen der Würmer und Mollusken ähnelnde Einrichtung auch bei diesen Thieren vorhanden sei. In einer übersichtlichen Besprechung der neuen Prinzipien vom Bau des sensiblen Nervensystems³ äusserte ich in dieser Hinsicht Folgendes: »Aber auch bei den *Articulaten* ist unsere Kenntniss in dieser Richtung sehr mangelhaft. Bei *Insecten* und *Crustaceen* sind schon

¹ GUSTAF RETZIUS, Das Nervensystem der Crustaceen. Biologische Untersuchungen von GUSTAV RETZIUS, N. F. Vol. I, 1, 1890.

² Ich bemerke hier noch einmal, dass ich schon ein Jahr früher als FRIEDLÄNDER bei Palaemon diese Entdeckung gemacht und ausführlich beschrieben habe (s. Verhandl. des Biolog. Vereins zu Stockholm, 1888, Ueber myelinhaltige Nervenfasern bei Evertrebraten). B. FRIEDLÄNDER hat dies selbst zugegeben (s. seine eigene betreffende Arbeit: Ueber die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel, 9. Bd., 1889). Ich liebe Prioritätsstreitigkeiten zwar nicht. In einem solchen Falle, wie hier, wo die Daten so klar vorliegen, betrachte ich es jedoch als richtig, diese Thatsache zu betonen, um so viel mehr, als von einigen Seiten her FRIEDLÄNDER als der Erste angeführt worden ist, dem diese Entdeckung gebührt.

³ GUSTAF RETZIUS, Ueber die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biolog. Untersuchungen, N. F. IV, 1892.

längst von LEYDIG u. A. gewisse Sinneszellen im oder dicht unter dem Körperepithel beschrieben worden, welche viele Aehnlichkeit mit denjenigen der Polychäten und Mollusken darbieten. Bei den Crustaceen (Palæmon) sah ich indessen in Präparaten, die mit Methylenblau gefärbt waren, die peripherischen Enden der in der Hautschicht endigenden Nervenfasern reichlich verästelt; es ist nun möglich, dass die an diesen Fasern von mir dicht vor ihrer Endverzweigung beobachteten Kerne, welche ich als Scheidenkerne gedeutet habe, in der That die gesuchten sensiblen Nervenzellen sind. Bei den Crustaceen, wie bei den Articulaten im Allgemeinen, ist unsere Kenntniss vom *sensiblen* Nervensystem sehr mangelhaft. Hier müssen neue Untersuchungen vorgenommen werden, welche diese grosse Lücke ausfüllen. Gerade bei diesen Thieren ist wohl das Uebergangsstadium zwischen den Verhältnissen bei den Würmern (und Mollusken) einerseits und den Wirbelthieren andererseits zu suchen. Die von mir mit der Chromsilbermethode gemachten Versuche, diese Frage zu ermitteln, scheiterten leider bis jetzt; man muss, um auf diesem Gebiete Erfolge zu gewinnen, die verschiedensten Repräsentanten der fraglichen Thiere zur Verfügung haben.«

Ich beabsichtigte in der That, sobald ich dazu Gelegenheit finden würde, dieser interessanten Frage eine erneute eingehendere Untersuchung zu widmen. Ich suchte aber vergebens nach einem passenden Material, um die Methylenblau- und die Chromsilbermethode bei Crustaceen noch einmal zu prüfen und schliesslich zogen mich andere Fragen wieder zu anderen Untersuchungen hin.

Indessen erschien am Ende vorigen Jahres eine neue Arbeit von O. VOM RATH¹. Dieser Forscher, schon durch mehrere interessante Mittheilungen über die sensiblen Nervenendigungen der Arthropoden bekannt, hatte nun mittelst der eben genannten Methoden eine Reihe schöner Befunde erhalten, welche seine früheren Ansichten und Angaben bestätigen.

Sowohl mit der Methylenblau-, wie vor Allem mit der Chromsilbermethode gelang es ihm bei *Astacus* und bei einem Gammarid (*Niphargus puteanus*) schöne Bilder von den sensiblen Endigungen zu bekommen. Er untersuchte vor Allem durchsichtige Theile, wie die Abdominalbeine und die Telsonplatten, die Palpen und Taster der Mandibeln. Ueberall waren bipolare, unter der Hypodermis belegene Sinneszellen zu sehen, deren feiner proximaler Fortsatz centralwärts, und deren distaler nach einem Sinneshaare verlief, an dessen Spitze er unverzweigt endigte; nie war eine Verästelung dieses distalen Endes des Terminalstranges zu sehen. Die Sinneszellen können oft weit von der Hypodermis entfernt liegen und dem Centralorgan näher rücken. Aus jeder Gruppe von Sinneszellen hatte sich bald nur eine Zelle imprägnirt, bald waren zwei oder drei zu demselben Haare gehörende Zellen gefärbt. VOM RATH untersuchte auch andere Arthropoden, Insecten, Myriapoden und Spinnen und erhielt überall übereinstimmende Resultate.

In demselben Jahre beschrieb E. J. ALLEN² bei Embryonen von *Homarus* sensible Zellen im Abdomen, welche ausserhalb des Bauchstrangs lagen und Spindelform hatten; ihr distaler Fortsatz lief nach der Oberfläche des Körpers, ihr proximaler nach der Ganglienkette hin.

Schliesslich hat auch A. BETHE³ in der letzten Zeit gelegentlich einer Untersuchung der Otocyste (Statocyste) der Mysiden das fragliche Thema besprochen. Vermittelst der Methylenblaumethode erhielt er Resultate, »welche mit denen von VOM RATH völlig übereinstimmen«. Besonders gute Resultate erhielt er an den Antennen von *Pagurus*, *Mysis* und *Crangon* und an den äusseren Schwanzanhängen von *Mysis*. Die Fixirung der Präparate mittelst seiner neuen Fixirmethode (molybdänsaures Ammoniak und Wasserstoffsperoxyd) wurde in Folge sehr schweren Eindringens der Fixirflüssigkeiten nicht erzielt. Bei *Pagurus* und *Mysis* färbte sich immer (für je ein Haar) nur eine Zelle mit ihren Ausläufern, obwohl, wenigstens bei *Pagurus*, unter jedem Haare eine Gruppe von Zellen liegt. Bei *Mysis* hat er in den äusseren Schwanzanhängen und in der sog. Oberlippe immer nur eine weit vom Haar entfernte Sinnes- oder Ganglienzelle gefunden. Eine Verzweigung des peripheren Ausläufers sah er nie; derselbe dringt weit in das Haar hinein. An den Haaren der Otocyste zeigt sich dasselbe Verhältniss: der Nerv dringt bis in die Spitze des Haares hinaus; zu jedem Haar gehört nur je eine Sinnesnervenzelle. Seine vielen Versuche mit Methylenblau scheiterten bei der Otocyste vollständig, dagegen gelang es ihm bei ihr einmal mit der Golgi'schen Methode, ein befriedigendes Resultat zu erhalten.

In Zusammenhang mit der Anführung der Ergebnisse der neuesten Forschungen über das sensible Nervensystem der Crustaceen will ich noch erwähnen, dass NUSSBAUM in seinem Werke über die californischen Cirrhipedien

¹ O. VOM RATH, Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Ber. d. Naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. 9, 2, 1894.

² EDGAR J. ALLEN, Studies on the Nervous System of Crustacea. Quart. Journ. of microsc. Science, N. S. Vol. 36, 1894.

³ ALBRECHT BETHE, Die Otocyste von *Mysis*. SPENGLER'S Zoolog. Jahrb., Bd. 8, 1895.

(1890) bei diesen Thieren ähnliche Verhältnisse wie die von LEYDIG bei anderen Arthropoden aufgefundenen beschrieben hat, und dass in letzter Zeit RINA MONTI¹ und EMIL HOLMGREN² bei verschiedenen Insecten auch vermittelst der Methylenblaumethode entsprechende Resultate bekommen haben.

Durch alle diese Untersuchungen ist also auch für die Arthropoden dasselbe Prinzip für die Einrichtung des sensiblen Nervensystems nachgewiesen, welches durch v. LENHOSSÉK's und meine Arbeiten für andere Evertibraten (Würmer, Mollusken) dargelegt worden ist. Es ist in der That durch diese neuesten Forschungen festgestellt, was LEYDIG bei den Arthropoden schon vor mehreren Decennien dargethan hatte, dass nämlich unter jedem Sinneshaar eine Gruppe von Sinneszellen, ein kleines peripheres Ganglion, belegen ist, welches sich mit je einem Nervenzweig verbunden zeigt. Diese wichtige Thatsache, welche CLAUS³ durch eine Reihe schöner Untersuchungen schon vor Jahrzehnten bestätigt und bereichert hat, ist nun im Lichte der neueren Nervenlehre prinzipiell erläutert worden und leicht zu erklären.

Zwischen den Angaben von LEYDIG und CLAUS besteht indessen eine Differenz, indem der erstere Forscher das Eindringen eines Fortsatzes der Sinneszellen in das betreffende Sinneshaar (die Borste) nicht sah, während CLAUS die Nervenfasern als Axenfäden tief in die Borste hinein verfolgen konnte.

Was nun das Verhalten der Nervenfasern zu dem Ganglion betrifft, so ist es wohl die Ansicht von LEYDIG und auch von CLAUS gewesen, dass diese Fasern mit den Ganglienzellen direct zusammenhängen und nicht nur einfach durch das Ganglion hindurchtreten. Es ist indessen vom RATH's Verdienst, dass das Verhalten der Ganglienzellen oder Sinnesnervenzellen genau präcisirt wurde. Er wies nämlich bestimmt nach, dass diese Zellen bipolar sind und dass jede einen proximalen Fortsatz an den Nervenzweig (das Centralorgan) und einen distalen (Terminalfaden) an die Peripherie, das Sinneshaar, abgiebt; der letztere Fortsatz dringt, in Uebereinstimmung mit CLAUS' Angaben, gegen die Spitze des Haares hinan.

Da mich das fragliche Thema, zumal es nach meiner ersten darauf bezüglichen Mittheilung (1890) durch die von v. LENHOSSÉK und mir bei anderen Wirbellosen erzielten Ergebnisse für die gesammte Nervenlehre vielfach an Bedeutung gewonnen hatte, sehr interessirte, habe ich in diesem Sommer gelegentlich eines Aufenthaltes in der Zoologischen Station auf unserer Westküste bei mehreren marinen Crustaceen die Methylenblau- und die Chromsilber-Methode von Neuem versucht, habe aber damit keinen befriedigenden Erfolg gehabt. Bei Palæmon und Mysis verhinderten u. A. die Chromatophoren die Verfolgung der sensiblen Elemente. Im Telson dieser Thiere gelang es mir zwar mehrmals bipolare Zellen imprägnirt zu erhalten, deren distaler Fortsatz bis in die Wurzel der Sinneshaare, deren proximaler eine Strecke centralwärts verfolgt werden konnte (Taf. VI, Fig. 10). Dass die sensiblen Zellen-elemente hier gefärbt vorlagen, war höchst wahrscheinlich, es waren aber zu wenige Bruchstücke, um daraus mit Sicherheit allgemeine Resultate herleiten zu können.

Ich wandte mich deshalb noch einmal zu dem alten Materiale, dem *Flusskrebse*, bei welchem ich mit der Methylenblaumethode früher hinsichtlich des Bauchstranges so gute Färbungen bekommen hatte. Ich prüfte hierbei die verschiedenen Anhänge und kam dadurch zu dem Ergebniss, dass die breiten Theile der Maxillen und Mandibeln und die Abdominalbeine für diese Untersuchung am besten geeignet sind. Aber auch die erste Antenne giebt hier und da interessante Bilder.

Ich injicirte die Krebse mit einer kleinen Spritze, in der Regel an der ventralen Seite des Abdomens; zuweilen wiederholte ich die Injection nach einer Viertelstunde noch einmal, liess die Thiere in einem Eisschrank 1 Stunde liegen, schnitt dann einige Abdominalfüsse ab und prüfte, ob die Färbung eingetreten war. In der Regel sah ich hier und da schon eine oder mehrere sensible Elemente, »Sinnesnervenzellen«⁴, mit ihren Fortsätzen schön blau gefärbt. Diese Färbung hielt sich bei dem im Eisschrank liegenden Krebse 1 Stunde lang; worauf sie gewöhnlich anfang zu erbleichen, um endlich ganz zu schwinden. Dieses frühe Auftreten und bald eintretende Verschwinden der Färbung der sensiblen Zellen erklärt es, dass ich dieselben bei meinen früheren Untersuchungen, im Jahre 1890, nicht auffand. Für die gute Färbung des Bauchstranges waren 8—20 Stunden erforderlich. Ich liess deshalb meine Versuchsthiere,

¹ RINA MONTI, Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli insetti. Bollet. scientif., No. 4, 1893—94.

² EMIL HOLMGREN, Studier öfver hudens och körtelart. hudorg. morfologi hos skand. makrolepidopterlarver. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. 27, No. 4, 1895.

³ In Betreff der Angaben von CLAUS kann ich auf seine eigene Mittheilung im Zoolog. Anzeiger (14. Jahrg., 19. Oct. 1891, No. 375) hinweisen, in welcher er diese Angaben selbst zusammengestellt hat.

⁴ BETHE, welcher in seiner letzten Mittheilung diese Benennung aufnimmt, äussert dabei, dass er nicht weiss, von wem sie stammt. In meiner Abhandlung über das Nervensystem der Lumbricinen (Biol. Unters. N. F. III, 1892) habe ich dieselbe angewandt, und ich glaube nicht, dass vorher Jemand diesen Terminus technicus für diese Zellen gebraucht hat.

Palæmon und Astacus, so lange Zeit liegen. Aber dann waren so gut wie keine peripherischen, sensiblen Zellen mehr zu sehen; dieselben waren schon längst wieder erbleicht. Uebrigens suchte ich die fraglichen, von LEYDIG und CLAUS bei Crustaceen beschriebenen Zellen dicht unter den Borsten, wo sie in den meisten Abbildungen dargestellt sind. Bei meinen Versuchsthiere, Palæmon und Astacus, waren keine solche Zellen in der Nähe der Borsten zu finden, und sie sind dort in der That im Allgemeinen nicht vorhanden, sondern sie liegen in der Regel *eine mehr oder weniger bedeutende Strecke von der Basis der Borsten entfernt*, d. h. *centralwärts gerückt*. Ich betone dies, weil diese Thatsache in Verbindung mit der früh eintretenden und schnell wieder verschwindenden Färbung der fraglichen sensiblen Zellen es leicht erklären kann, dass ich dieselben nicht wiederfand. Nunmehr, nachdem ich dies durch meine neuen Untersuchungen erfahren und bei geeignetem Material die hierfür anwendbaren Theile des Thieres geprüft habe, finde ich in der That, dass der Nachweis dieser sensiblen Elemente zu den leichtesten Methylenblau-Experimenten gehört und nur selten misslingt. Zwar ist die Launenhaftigkeit der Methode auch hier nicht ganz ausgeschlossen. Es giebt Fälle, wo man keine Färbung bekommt; dies ist aber selten. In der Regel bekommt man an jedem Stück einige gut gefärbte Elemente, und hin und wieder erhält man in einem und demselben Präparate eine ganze Reihe schön imprägnirter Zellen, deren Fortsätze sowohl proximal-, als distalwärts weit verfolgbar sind. Die Schönheit dieser Bilder ist sogar auffallend, und da durch die chitinöse Bedeckung das Austrocknen der Präparate recht lange verhindert wird und übrigens durch Hinzusetzung einer indifferenten Flüssigkeit (z. B. Salive) vermieden werden kann, so hat man im Ganzen Zeit genug, um von dem Bilde eine Zeichnung zu machen.

Da es aber von Interesse ist, diese Bilder zu fixiren, so versuchte ich auch hier die neue Bethe'sche Methode, welche ich bei Würmern, Mollusken und Wirbelthieren vortheilhaft gefunden hatte. Bei einer grossen Reihe von Versuchen misslang aber die Anwendung dieser Methode für Crustaceen fast vollständig. Nur hier und da erhielt ich einige passable Präparate. Sowohl die Fixirungsflüssigkeit, als u. A. auch der Alkohol und der Xylol drangen so langsam und so unzureichend in die Präparate ein, dass ich von der Anwendung der Methode abstand. Nun finde ich auch in der mir neulich durch die Güte des Verfassers zugeschickten Abhandlung von BETHE über die Otocyste von Mysis, dass der Erfinder der Methode selbst ganz ähnliche Resultate gehabt hat.

Ich versuchte deshalb die ältere Fixirmethode, pikrinsaures Ammoniak, und erhielt damit, besonders nach weiterer Erhellung mit Glycerin, sehr schöne Präparate, von denen sich mehrere einige Wochen ohne Erbleichen erhalten haben. Man muss aber einige kleine Einschnitte in den Chitinpanzer machen, damit die Fixirflüssigkeit schnell genug eindringen kann. Jedenfalls ist das frische Methylenblau-Präparat stets schöner und reiner als das fixirte.

Ich gehe jetzt zur Beschreibung meiner Befunde bei *Astacus* über. Auf den beiden Tafeln IV und V ist eine Anzahl meiner Abbildungen wiedergegeben, von denen einige nach frischen, die meisten aber nach den mit pikrinsaurem Ammoniak fixirten Präparaten gezeichnet sind.

In den platten Stücken der Mandibeln und Maxillen lassen sich die Nervenzweige oft in ihrem ganzen Verlaufe aufs Schönste verfolgen. Dasselbe ist aber auch oft in den Abdominalbeinen der Fall. Ueberall ist das Prinzip der Anordnungen ein und dasselbe. Die für die Muskelfasern und die Sinneshaare bestimmten Nervenfasern verlaufen oft gemischt; hier und da sieht man die motorischen nach der Seite hin umbiegen und zu den Muskelfasern ziehen, um sie, reichlich verästelt, mit freien, mehr oder weniger knotig-varikösen Enden zu umspinnen. Die Endverästelung ist bei den einzelnen Fasern oft eine wunderbar reiche.

Die sensiblen Nervenfasern sind in der Regel sehr fein und besonders beim frischen Objecte weniger varikös; man sieht an ihnen nie eine wirkliche Theilung oder Verästelung; dort, wo eine solche vorzukommen scheint, findet man bei genauer Untersuchung, dass zwei oder mehrere Fasern dicht zusammenlaufen, um sich später von einander zu trennen und nach verschiedenen Richtungen zu ziehen (Taf. IV, Fig. 6).

In demselben Präparate findet man nun bei gelungener Färbung sowohl einzelne Zellen, wie Gruppen von Zellen imprägnirt. Solche Präparate sind für die richtige Auffassung sehr lehrreich. In den Fig. 1 und 5 der Taf. IV und Fig. 1 der Taf. V sind einige solche Präparate wiedergegeben. Man kann eine Anzahl einzeln verlaufender Fasern in ihren ziemlich gestreckten Bahnen nach der Peripherie hin verfolgen. Andere bilden zusammen einen feinen Nervenast, von dem sich einzelne Fasern oder kleinere Bündel auf ihrem Verlaufe nach der Peripherie hier und da in spitzem Winkel von dem Aste abtrennen, um dann weiterzuziehen.

Alle diese Fasern schwellen nun, bald früher, bald später, zu einer spindelförmigen oder rundlich-birnförmigen Zelle mit grossem, rundlich-ovalem Kern und einem Mantel von Protoplasma an, das sich hauptsächlich an den beiden Zellenenden anhäuft; von dem distalen Ende jeder Zelle geht dann eine andere Faser nach der Peripherie hin. Diese

Zellen liegen, wie die Fig. 1 und 5 der Taf. IV und die Fig. 1 der Taf. V zeigen, ohne bestimmte Anordnung bald mehr centralwärts, bald mehr nach der Peripherie hin gerückt. Gruppen von diesen Zellen bilden an vielen Stellen lange, spindelförmige Anschwellungen, welche in der That als Ganglien imponiren (Fig. 1 der Taf. V). Die Zellen dieser gangliösen Anschwellungen liegen oft so dicht gedrängt, dass man ihre Gestalt und ihre Fortsätze einzeln kaum zu verfolgen vermag. Hier und da lösen sich aber Zellen oder Zellengruppen ab, um getrennt ihre Bahn fortzusetzen. In der Fig. 2 der Taf. V ist eine solche gangliöse Anschwellung, wo man diese Verhältnisse wahrnehmen kann, abgebildet. In der Fig. 1 der Taf. IV rechts und Fig. 1 der Taf. V sind ebenfalls solche Zellengruppen vorhanden. In vielen Fällen laufen aber die distalen Fortsätze der gangliösen Anschwellungen, zu einem strangförmigen Bündel vereinigt, aus (Fig. 1 der Taf. V, in der Mitte, und Fig. 3 der Taf. V). Die distalen Fortsätze der einzelnen Zellen liegen dabei oft so dicht zusammengedrängt, dass sie als ein gemeinsamer Strang imponiren; hier und da lassen sich in diesem Strange, besonders nach der Fixirung mit pikrinsaurem Ammoniak, die Fasern aber einzeln verfolgen, oder es trennen sich solche Fasern von ihm ab, um entweder getrennt nach der Peripherie zu verlaufen, oder sich wieder dem gemeinsamen Strange anzuschliessen.

Die soeben geschilderten langen, spindelförmigen, gangliösen Anschwellungen entsprechen offenbar den von den Autoren beschriebenen. Alle Sinneszellen liegen aber nicht zu solchen Anschwellungen vereinigt; manche sind auch vereinzelt belegen oder nur zu kleinen Gruppen von zwei, drei oder mehr Zellen zusammengefügt, wie es in der Fig. 1 der Taf. V wiedergegeben ist. Es sind also alle möglichen Uebergänge zwischen der einzeln gelagerten Zelle und den grösseren, spindelförmigen, gangliösen Anschwellungen vorhanden. Diese Gruppen von verschiedener Gestalt und Grösse liegen, wie oben angedeutet wurde, nicht auf einer Linie in derselben Entfernung von der Peripherie, sondern in verschiedenem Abstände von ihr. Ferner folgen nach dem Abschlusse einer spindelförmigen Anschwellung oft noch eine oder einige kleinere solche Anschwellungen (Fig. 1 der Taf. V), indem ein Theil der Nervenfasern ihre Zellkörper erst jenseits derselben erhalten. Hierdurch entsteht diese Anordnung, die früher von einzelnen Forschern in der Weise aufgefasst wurde, dass die Nerven „zwei Ganglien“ passiren.

Eine Scheidenumhüllung, wie sie VOM RATH früher an den Ganglien und ihren Ausläufern bei Arthropoden beschrieben hat, lässt sich bei der Anwendung der Methylenblaumethode nicht nachweisen; ich will indessen das Vorhandensein einer solchen Umhüllung keineswegs verneinen. Sie muss aber dann auch den kleinen Zellengruppen und den einzelnen Zellenelementen zugehören.

Wie endigen nun die distalen Fortsätze aller dieser Zellen?

Sie verlaufen, wie die Autoren beschrieben haben, ohne Theilung und Verästelung in ziemlich gestreckter Bahn nach den Sinneshaaren (Borsten) hin und treten in die Wurzeln derselben hinein. Eine Verästelung, wie ich früher annahm, ist, wie in neuerer Zeit u. A. VOM RATH und BETHE hervorgehoben haben, in der That nie vorhanden. An den einzeln gefärbten Zellenelementen ist dies oft leicht zu constatiren, besonders in den platten Anhängen der Mundwerkzeuge, wo man klare Profilansichten bekommt, wie z. B. in der Fig. 2 der Taf. IV. Es kommt nicht selten vor, dass sich an solchen Partien der weiche Inhalt vom Chitinpanzer etwas ablöst. Man sieht dann (Fig. 3 der Taf. IV), dass sich der zellig-protoplasmatische Strang, die sog. Matrix, welcher sich in die kuppelförmige Wurzel des Haares hineinsenkt, ebenfalls abgetrennt hat, und in diesem Strange lässt sich das stärker blau tingirte Bündel der distalen Zellenfortsätze bis zu seinem äusseren Ende verfolgen. Ein weiteres Eindringen der Nervenfasern bis in den eigentlichen Schaft des Haares liess sich in solchen Präparaten nie darlegen. Oft spitzt sich das Nervenbündel beim Eintritt in die Haarwurzel zu, um dann ohne Verdickung, oder auch mit einem Knötchen versehen, zu endigen. In einigen Fällen (Fig. 7 der Taf. IV und Fig. 3 der Taf. V) konnte ich bei stärkerer Vergrösserung die einzelnen distalen Fortsätze des Sinneszellenbündels scharf bis zum Ende in der kuppelförmigen Haarwurzel verfolgen.

Bei *Astacus* konnte ich also nie das Eintreten der Nervenfasern in das Sinneshaar darlegen. Ich sehe in der That in der stark entwickelten, dicken Chitinkuppel keinen Kanal, durch welchen dort ein Nerv in den Haarschaftraum eindringen könnte. Bei *Palæmon* und *Mysis* habe ich, wie oben erwähnt wurde, in den Telsonplatten die distalen Zellenenden mit der Chromsilbermethode in vielen Fällen gefärbt erhalten, aber in keinem Falle das Eindringen der Nervenfasern in den Haarschaftraum gesehen. Was ich früher in diesem Raume als verästelte feinste Nervenfasern beschrieben habe, ist wahrscheinlich etwas ganz Anderes. Nach der Fixirung mit pikrinsaurem Ammoniak habe ich im Haarschaftraum wieder solche verästelte Körnchenkettchen, welche Nervenfäserchen vortäuschen können, gesehen. Es sind wohl andere »Protoplasmabilder«, wahrscheinlich durch Granulanierschlag, im Sinne FISCHER'S, entstanden. Postmortal entstehen in der That solche Körnerniederschläge in Kettenform, welche durch pikrinsaures

Ammoniak fixirt und gefärbt werden und körnige, verästelte Nervenendigungen vortäuschen können. Offenbar bringt nun auch das pikrinsaure Ammoniak selbst solche Bilder hervor. Ich stimme deshalb BETHE darin bei, dass die von mir früher bei Palæmon angegebenen verästelten Nervenendigungen solchen postmortalen, resp. durch die Fixirung hervorgerufenen Gebilden entsprechen.

In Betreff des fraglichen Eindringens der Nervenfasern in den Haarschaftraum dürfte vielleicht von anderer Seite hervorgehoben werden, dass die Färbung der Fasern nicht vollständig, dass sie im Endstück ausgeblieben ist. Auch ich habe mir diesen Einwand gemacht und deshalb die Enden der Haare sowohl vor, als bald nach der Injection der Methylenblauflüssigkeit abgeschnitten, um den Luftzutritt zu erleichtern. Nie ist aber eine Färbung der fraglichen Fasern im Haarschaftraum eingetreten. Für die untersuchten Theile bei Astacus und Palæmon trete ich in dieser Frage also bis auf Weiteres der Ansicht LEYDIG's bei, dass die Nervenfasern in der Wurzel der Sinneshaare endigen.

Hiermit ist aber durchaus nicht gesagt, dass sie sich in allen Theilen und bei allen Crustaceen in gleicher Weise verhalten. Im Gegentheil, ich habe mich, wie unten näher beschrieben werden wird, auf das Sicherste davon überzeugt, dass bei anderen Crustaceen die Ansicht von CLAUS, welche vor Allem durch VOM RATH und BETHE bestätigt und erweitert worden ist, zutrifft.

Was die Lage des Zellenkörpers und die Länge des distalen Fortsatzes betrifft, so geht es schon aus der obigen Beschreibung hervor, dass dieselben vielfach wechseln. Indessen sah ich, wie erwähnt, die Zellenkörper nie in der directen Umgebung der Sinneshaare, sondern stets eine Strecke davon entfernt liegen. Der distale Fortsatz war in meinen Präparaten niemals weniger als 4—5mal länger als der Zellenkörper, und in der Regel übertraf er ihn 10—20mal oder mehr an Länge, ja er konnte sogar so lang sein, dass man seinen Zellenkörper erst weit unten in dem Gliede aufsuchen musste; man trifft nämlich hier und da die spindelförmigen Sinnesnervenzellen centralwärts in den dickeren Nervenstammzweig zurückgeschoben. Dass die Zellen bis in die Ganglien des Bauchstrangs zurückgezogen werden können, wie es VOM RATH bei anderen Crustaceen vermuthet, habe ich bei Astacus nie zu bestätigen vermocht, und ich glaube es auch kaum, da ich bei ausgedehnten Untersuchungen über den Bauchstrang dieses Thieres nie solche spindelförmig-bipolare Zellen wie die Sinnesnervenzellen der Crustaceen wahrgenommen habe. Dagegen halte ich es gar nicht für unmöglich, dass bei gewissen Ganglien, vor Allem dem Gehirnganglion, die Zellen bis in die unmittelbare Nähe des Centralorgans hinabrücken können wie es bei Vertebraten in der Regel geschieht. Für eine solche Annahme spricht ja auch das Verhalten, welches ich oben in der Mittheilung über das Kopfganglion und die Sinnesnervenzellen bei Nereis eingehender beschrieben habe, wo solche Zellen in bedeutender Zahl regelmässig bis dicht an das Ganglion hinabgerückt sind.

Eine Theilung oder Verzweigung des proximalen Fortsatzes scheint auf dem Wege nach dem Centralorgan nie vorzukommen. Zwar liessen sich beim Flusskrebs wegen der Grösse der Thiere die fraglichen Fasern nie bis an dieses Organ verfolgen; sie legen sich übrigens in der Regel dicht an einander, um Bündel und Nervenäste zu bilden, und die motorischen Bündel schliessen sich ihnen oft an, so dass eine genaue Verfolgung einzelner Fasern bis an das Centralorgan nicht möglich ist. Im Centralorgan erst tritt die bekannte dichotomische Theilung und Verzweigung ein. Alles spricht dafür, dass die sich am Rande der Ganglien zahlreich färbenden, getheilten feinen Fasern den proximalen (centralen) Fortsätzen der Sinnesnervenzellen entsprechen. Bei kleineren Crustaceen dürfte diese Frage viel leichter zum Abschluss zu bringen sein.

Die platten Partien der Mundwerkzeuge bieten auf ihrer flachen Oberfläche ausser den grösseren Randborsten hier und da kleine, kurze, stachelähnliche Haare dar, welche ebenfalls innervirt sind. Hier und da sieht man in ihrer Umgebung Nervenfaserbündel, oft in gewundenem Verlaufe, dahinziehen. Von diesen Bündeln zweigen sich bald einige Fäserchen ab, welche zu einem kleinen Ganglion anschwellen; diese Ganglien bestehen aus nur 2—5 Zellen, von deren distalem Ende ein neuer Nervenfaden entspringt, welcher nach verschiedenem, oft schlängelndem und zurückgehendem Verlaufe in die Basis je eines Haares eintritt, um dort spitz und unverzweigt zu endigen (Fig. 4 der Taf. V). Zuweilen liegen die kleinen Ganglien in unmittelbarer Nähe des Nervenastes; nie sah ich sie aber ganz dicht unter der Wurzel des Haares.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, dass in der Regel jedes Sinneshaar von mehreren Sinnesnervenzellen innervirt wird. Gewöhnlich entsendet ein ganzes Ganglion seine gesammten distalen Fortsätze, zu einem dickeren Strang vereinigt, in die Haarwurzel hinein. In anderen Fällen sieht man aber auch Zellenfortsätze von mehreren Seiten her zusammenströmen und in die Wurzel eintreten; die Ganglien lösen sich oft in verschiedener Weise auf;

ihre Zellenelemente liegen, zu kleineren Gruppen angesammelt, von einander getrennt; auch einzelne Zellen finden sich zerstreut liegend hier und da. Oft sieht man nun in den Methylenblaupräparaten nur einzelne Sinnesnervenzellen mit ihren gefärbten Fortsätzen in je ein Haar eintreten; aller Wahrscheinlichkeit nach ist hier aber nur ein einziges Zellenelement gefärbt worden; die übrigen sind ungefärbt geblieben. Bei längerer, gelungener Färbung sieht man immer eine Anzahl von Sinnesnervenzellen zu jedem Haare Fortsätze schicken.

Da CLAUS seine trefflichen Untersuchungen hauptsächlich an kleinen Crustaceen, *Entomostraceen*, ausgeführt hat, zog ich nun diese Thiere, zumal sie noch nicht mit den neuen Färbungsmethoden behandelt worden zu sein scheinen, in den Kreis meiner Untersuchungen. Die Versuche mit der Methylenmethode, welche Methode ich bei Copepoden und Ortracoden schon vor einigen Jahren vergeblich geprüft hatte, scheiterten auch diesmal. Mit der *Chromsilbermethode* erhielt ich aber bei verschiedenen *Copepoden* (*Diaptomus*, *Cyclops*) eine Reihe schöner Bilder, welche die früheren Angaben von CLAUS vollständig bestätigen. Vor Allem in den Antennen und in den Abdominalanhängen dieser Thiere bekam ich eine distincte Färbung sowohl einzelner Sinnesnervenzellen, als auch kleinerer oder grösserer Gruppen von solchen Zellen, deren proximale und distale Fortsätze auf mehr oder weniger lange Strecken verfolgt werden konnten.

In der Fig. 1 der Taf. VI ist eine Antenne abgebildet, in welcher man mehrere solche Sinnesnervenzellen in gefärbtem Zustande sieht; an einer dieser Zellen lässt sich der distale Fortsatz als unverzweigtes Fäserchen weit in ein Haar hinaus verfolgen, der proximale Fortsatz aber läuft unweit der Axe der Antenne als feine, ebenfalls unverästelte Faser durch die ganze Antenne nach dem Centralorgan hin.

In der Fig. 2 ist eine Gruppe von Sinnesnervenzellen gefärbt, welche dicht an dem Muskel der Antenne liegen; von einigen dieser Zellen lassen sich distale Fortsätze weit in die Sinneshaare hinaus verfolgen.

In den Fig. 3, 4, 5 und 8 sind kleinere Partien der Antennen abgebildet, in welchen Partien einzelne Sinnesnervenzellen dargestellt sind.

In der Fig. 6 sind die proximalen Partien der beiden Antennen desselben Thieres wiedergegeben, in welchen ebenfalls mehrere Zellen in gut gefärbtem Zustande vorliegen. In diesem Präparate sieht man auch gefärbte distale Fortsätze mehrerer Zellen, die sonst nicht imprägnirt worden sind; dies ist oft der Fall; man trifft schwarz gefärbte, in die Sinneshaare eintretende Fäden, welche offenbar den distalen Fortsätzen sonst ungefärbt gebliebener Zellen entsprechen.

In Fig. 7 ist das äussere Ende einer Antenne abgebildet, in dem drei Sinnesnervenzellen in imprägnirtem Zustande vorliegen.

Schliesslich ist in Fig. 9 ein Abdominalanhang wiedergegeben, in welchem zwei Sinnesnervenzellen zu sehen sind; an einer dieser Zellen kann man den distalen Fortsatz nur bis in die Wurzel des Haares verfolgen.

In den meisten Fällen tritt, wie CLAUS zuerst für die Copepoden angegeben hat und VOM RATH und BETHE bei mehreren anderen Crustaceen bestätigt haben, der distale Zellenfortsatz in das Sinneshaar hinein; er lässt sich in den Golgi-Präparaten in der Regel als ein etwas gekörnter und sogar verdickter Faden weit in das Haar hinein, oft sogar bis in seine Spitze, verfolgen; ob dies aber stets der Fall ist, kann ich nicht entscheiden, da die Färbung gewiss nicht immer bis in die Spitze reicht, sondern oft etwa an der Mitte des Haares oder etwas weiter nach oben aufhört.

Auch in den Beinen der Copepoden habe ich hin und wieder gefärbte Sinnesnervenzellen angetroffen.

Tafel IV.

Das sensible Nervensystem der Crustaceen (*Astacus fluviatilis*).

Fig. 1. Plattes Palpenende mit Sinnesnervenzellen, deren peripher verlaufende Enden an die Borstenwurzel hinausziehen.

Fig. 2. Randpartie einer ebensolchen Palpe mit 2 Sinnesnervenzellen, deren periphere Fortsätze in Borstenwurzeln endigen.

Fig. 3. Randpartie einer ebensolchen Palpe mit bündelförmig angeordneten Gruppen von Sinnesnervenzellen, deren periphere Fortsätze in Borstenwurzeln eintreten und dort endigen; links ist die Chitinschale theilweise abgelöst.

Fig. 4. Randpartie einer Palpe mit einem nervösen Plexus der Sinnesnervenzellen, die theils in Wurzeln von Borsten, theils in anderen Kanälen der Schale endigen.

Fig. 5. Vordere Partie eines Abdominalfusses mit Sinnesnervenzellen, die theils einzeln, theils gruppenweise angeordnet sind und den Borstenwurzeln zustreben, um in ihnen zu endigen.

Fig. 6. Hintere Partie eines Abdominalfusses mit einem gemischten Nervenbündel, aus Fasern von Sinnesnervenzellen und motorischen Fasern bestehend; motorische Fasern lösen sich links ab, zeigen spindelförmige Variositäten und endigen verzweigt an Muskelfasern (*m*).

Fig. 7. Borste eines Abdominalfusses mit einem Endbündel peripherischer Fortsätze von Sinnesnervenzellen, die in der Wurzel der Borste endigen.

Alle Figuren der Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, die mit Methylenblaulösung gefärbt waren; die Fig. 5 und 6 nach unfixirten, die übrigen nach sorgfältig mit pikrinsaurem Ammoniak fixirten Präparaten.

Die Fig. 1 ist bei Leitz's Obj. 3 und Ocul. 3 (halb ausgezog. Tubus), die Fig. 5 und 6 bei Vér. Obj. 2 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus), die Fig. 2 bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (eingesch. Tubus), die Fig. 3 bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (halb ausgezog. Tubus), die Fig. 4 bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 1 (eingesch. Tubus), die Fig. 7 bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet.

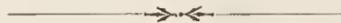


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 5.

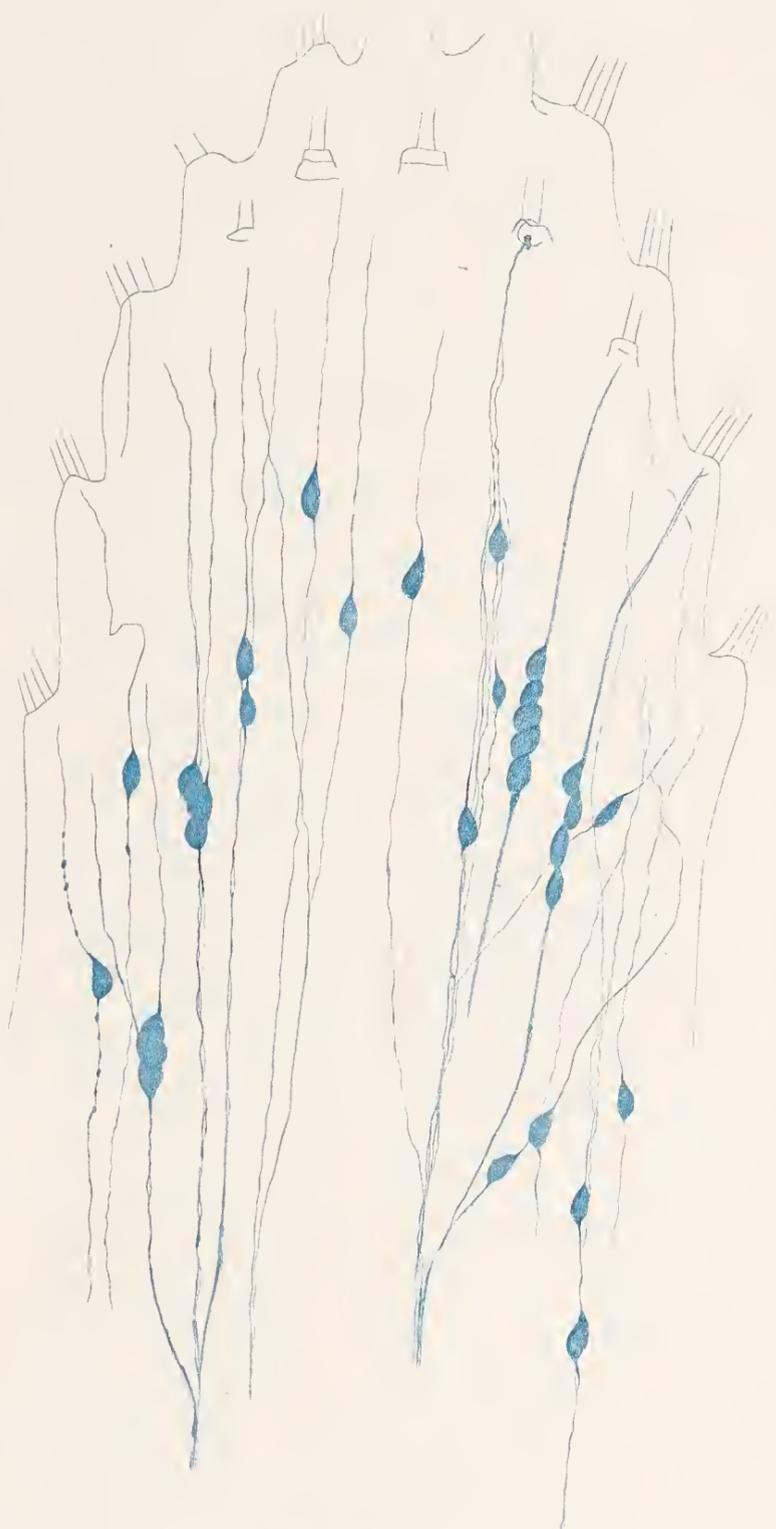


Fig. 4.

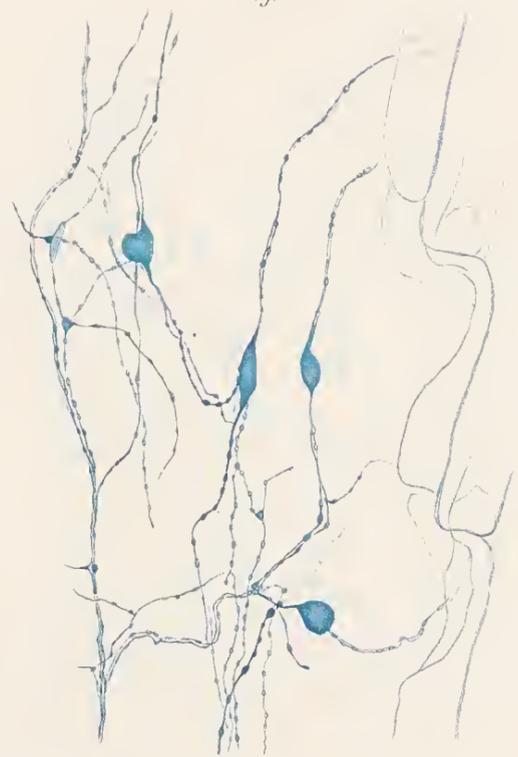


Fig. 3.



Fig. 6.

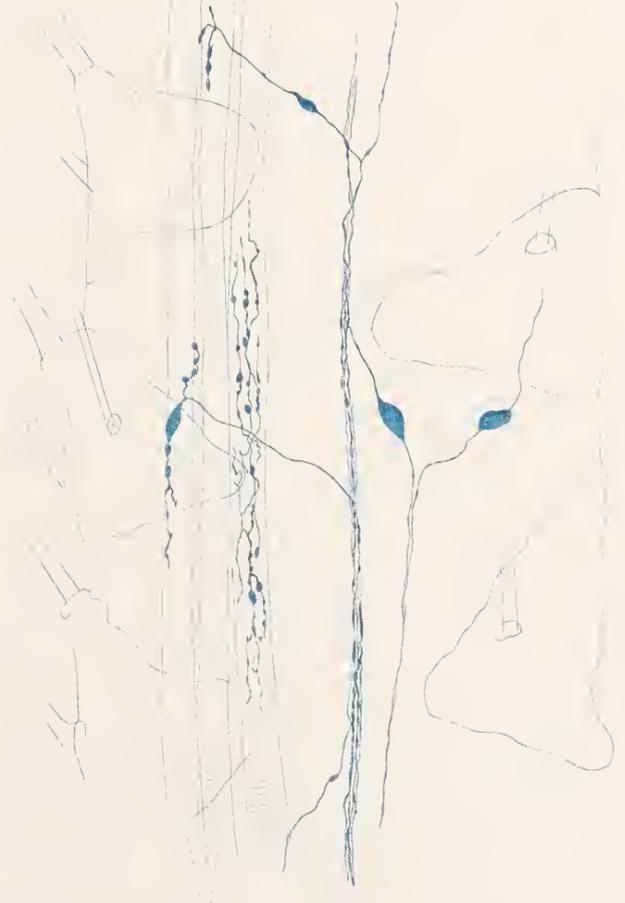


Fig. 7.



m

Tafel V.

Das sensible Nervensystem der Crustaceen (*Astacus fluviatilis*).

Fig. 1. Abdominalfuss, aus der Nähe der Spitze; rechts die borstentragende Kante. Sinnesnervenzellen, theils einzeln, theils bündelweise verlaufend. Vitale Methylenblaufärbung; pikr. Ammon. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 1 (halb ausgez. Tubus).

Fig. 2. Partie von Sinnesnervenzellen in plexusartiger Anordnung; aus einem Abdominalfusse. Methylenblaufärbung; pikr. Ammon. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (halb ausgez. Tubus).

Fig. 3. Ein Bündel von Sinnesnervenzellen, welche in die Wurzel einer Borste eintreten und dort endigen. Aus einem Abdominalfusse. Färb. und Vergr. wie in Fig. 2.

Fig. 4. Ein Bündel von Sinnesnervenzellen aus der platten Partie einer Branchialpalpe (von der Oberfläche gez.). 3 Bündelzweige trennen sich ab, um in kleine Borsten einzutreten und zu endigen. Vitale Methylenblaufärbung; pikr. Amm. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 1 (halb ausgez. Tubus).

Fig. 5. Ein Plexus von Sinnesnervenzellen von der Kante eines Abdominalfusses. Vitale Methylenblaufärbung; pikr. Amm. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (halb ausgez. Tubus).

Fig. 6. Ein Bündel von proximalen Fortsätzen der Sinnesnervenzellen nebst einer solchen Zelle aus dem proximalen Theil eines Abdominalfusses. Methylenblaufärbung; pikr. Amm. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (eingesch. Tubus).



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.



Tafel VI.

Das sensible Nervensystem der Copepoden (Fig. 1—9) und des Palæmon (Fig. 10).

- Fig. 1.** Partie einer Antenne mit Sinnesnervenzellen, welche in die Borsten eintreten und in ihnen endigen.
Fig. 2. Proximale Partie einer Antenne mit Bündeln von Sinnesnervenzellen; *m* Muskelbündel.
Fig. 3. Partie einer Antenne mit Sinnesnervenzellen.
Fig. 4. Partie einer Antenne mit einer Sinnesnervenzelle.
Fig. 5. Partie des distalen Endes einer Antenne mit einer Sinnesnervenzelle.
Fig. 6. Die proximalen Partien der beiden Antennen mit Sinnesnervenzellen.
Fig. 7. Antennenspitze mit Sinnesnervenzellen.
Fig. 8. Partie einer Antenne mit dem in den Borsten endigenden Sinnesnervenzellen; *m* Muskelbündel.
Fig. 9. Das letzte Abdominalsegment mit 2 Sinnesnervenzellen.
Fig. 10. Partie einer Telsonplatte mit den am Rande endigenden Sinnesnervenzellen; *a, a* verkürzte Theile der distalen Fortsätze.

Alle Figuren der Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, welche nach der Golgi'schen Methode behandelt worden sind.

Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 10 bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) und Fig. 4, 5, 8 bei Leitz's Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet.





Fig. 1-5, 8-10 gea v. Gustaf Retzius, Fig. 6 gea v. Hilma Burdson. G. Tholander lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologische Untersuchungen](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [NF_7](#)

Autor(en)/Author(s): Retzius Gustaf Magnus

Artikel/Article: [Das sensible Nervensystem der Crustaceen 12-18](#)