

chen, die auch fehlen können. Kern nicht sichtbar. Bewegung ruckweise und drehend ohne erkennbare Bewegungsorgane. Fortpflanzung wahrscheinlich durch Querteilung.

*Modderula hartwigi* n. sp. Mit den Charakteren der Gattung. [112]

## Das centrale Nervensystem von *Anodonta*.

Von T. Freidenfelt in Lund.

Vorläufige Mitteilung.

In meiner ersten Mitteilung über die Neurologie der Acephalen<sup>1)</sup> erklärte ich als meine Absicht, die Untersuchung auch auf das centrale Nervensystem dieser Tiere auszudehnen.

Das centrale Nervensystem der Acephalen schien mir nämlich eine eingehende Untersuchung mittels der neuen Methoden zu verdienen, mit denen uns die moderne Technik ausgerüstet hat. Es existiert zwar eine Untersuchung speziell über diesen Gegenstand, Rawitz' umfassende Arbeit „Das centrale Nervensystem der Acephalen“<sup>2)</sup>, seine Untersuchungen datieren aber aus der Mitte der 80er Jahre, ehe noch der große Umschlag auf dem Gebiete der Neurologie ganz durchgedrungen war, und sind mit Methoden vorgenommen, die, wie wertvoll sie auch an und für sich sein können, doch nicht im Stande sind, recht befriedigenden Aufschluss über die Fragen zu geben, deren Beantwortung als Ziel einer speziellen neurologischen Untersuchung im modernen Sinne aufgestellt werden muss.

Als Untersuchungsobjekt habe ich *Anodonta* gewählt, oder richtiger, ich bin durch die Verhältnisse gezwungen worden, diese Art zu wählen, da mir sonst während des Winters, wenn unsere Meeres-Acephalen nicht zu erhalten sind, keine andere größere Muschel in hinlänglicher Anzahl zu Gebote stand.

*Anodonta* ist keineswegs das beste Objekt, wenn es eine Untersuchung des centralen Nervensystems gilt. Die Golgi'sche Methode ist konstant fehlgeschlagen und die Färbung mit Methylenblau glückte mir nur in einer Minderzahl von Fällen wohl, und zwar wenn sie in einer besonderen Form benutzt wurde. In der beabsichtigten, ausführlicheren Publikation werde ich die angewandten Methoden genauer beschreiben, die ich erst nach längere Zeit fortgesetztem Experimentieren habe ausfinden können.

Natürlich sind außer der vitalen Methylenblaufärbung auch andere Methoden zur Anwendung gebracht, z. B. Isolationen (mit schwachem

1) Freidenfelt, Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen. I. Ueber das Nervensystem des Mantels von *Maetra elliptica* Brown., in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 9, 1896.

2) In: Jen. Z. Naturw., Bd. 20, 1887.

Alkohol und Kaliumbichromat) und gewöhnliche Schnitt- und Färbungsmethoden sowie auch die neueren Methoden zum Erforschen der Struktur der Nervenzellen. Was die Resultate der letzteren betrifft, muss ich jedoch auch auf eine kommende Publikation hinweisen.

Es scheint geraten die Darstellung des Baues des centralen Nervensystems der Acephalen mit einer Zusammenfassung der Ansichten zu beginnen, die der letzte Monograph, Rawitz, hierüber ausgesprochen hat. Im Folgenden werden sodann die prinzipiellen Verschiedenheiten zwischen meiner eigenen Auffassung und der seinigen hervortreten. Die Auffassung des erwähnten Verfassers kann folgendermaßen kurz zusammengefasst werden<sup>1)</sup>.

Die centralen Ganglien der Acephalen bestehen aus einer Rinde von Ganglienzellen und einer centralen Marksubstanz, der weißen Substanz der Vertebraten homolog. Die Zellenrinde wird aus uni- (am zahlreichsten), bi- (am seltensten) und multipolaren Zellen zusammengesetzt. Unter den unipolaren Zellen giebt es einige wenige, deren Fortsatz, ohne weiteres, direkt zur Peripherie geht. Die peripheren Fortsätze aller übrigen Zellen senken sich in die Marksubstanz ein und lösen sich hier auf. Die multipolaren Zellen sind Sammelzellen, deren Markfortsatz das Homologon des Deiterschen Fortsatzes ist.

Die Marksubstanz wird gebildet

- a) von dem centralen Nervennetz, welches durch die Verflechtung der Teilungsprodukte der Markfortsätze entsteht,
- b) von den Nervenfibrillen, welche sich aus den Maschen des Nervennetzes bilden,
- c) von einer dem Nervenmark der Wirbeltiere ähnlichen, die charakteristischen Myelinformen bildenden Substanz, welche die Fäden des Netzes und die Fibrillen von einander isoliert.

Rawitz schließt sich also ganz bestimmt der Auffassung an, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Fortsätzen der Nervenzellen besteht, und glaubt diese Ansicht durch sichere Beweise gestützt zu haben. Er meint Bilder gesehen zu haben, die jeden Zweifel ausschließen, dass in den resp. Fällen wirkliche Netzverbindungen zwischen Zellenfortsätzen vorlagen, und beschreibt ausführlich die verschiedene Art und Weise, in welcher die Zellen mit einander zusammenhängen. Die Bilder eines Zusammenhanges zwischen Zellen, die er für am meisten unzweifelhaft ansieht, sind von Isolationspräparaten geholt, aber S. 419 sagt er ausdrücklich, dass feine Schnitte (Längsschnitte) von völlig so großem Wert sind, wenn es gilt, darzulegen, in welcher Weise die verschiedenen Zellenformen mit einander in Verbindung treten; auch erklärt er (S. 429), dass „das centrale Nervennetz“ sich am besten an mit verdünnten Karmiolösungen gefärbten Längsschnitten studieren

1) l. c. S. 447—448.

lässt. Was den Bau des centralen Nervennetzes betrifft, hat er sich also im Wesentlichen, wenn auch nicht ausschließlich, auf Schnittpräparate verlassen, die nach den bei gewöhnlichen histologischen Untersuchungen gebräuchlichen Methoden fixiert und gefärbt waren. Nun verhält es sich aber offenbar so, dass solche Schnittpräparate, wie wertvoll, ja unentbehrlich sie auch für die Erkenntnis der rein topographischen Anordnung der Zellen und der Marksubstanz sind, doch sehr geringen Wert besitzen, wenn es eine Antwort gilt auf die Frage: Kontakt oder Netzverbindung? Denn an einem solchen Schnitte, mag er auch noch so dünn sein, wo die Zellfortsätze ja immer sehr schwach gefärbt sind, ist es auch mit starken Vergrößerungen nicht möglich, mit voller Gewissheit festzustellen, ob in einem gegebenen Fall eine wirkliche Netzverbindung oder nur eine Ueberlagerung oder Verflechtung von Fibrillen vorliegt. Auch Isolationspräparate sind in dieser Hinsicht nicht hinreichend maßgebend, da natürlich der verschiedene Macerationsgrad auf die Zähigkeit Einfluss üben kann, mit welcher zwei zusammengeflochtene oder neben einander parallel verlaufende Fibrillen mit einander zusammenhängen. Eine Fehlerquelle geben auch die zuweilen außerordentlich großen Varikositäten ab, die bei weniger genauer Beobachtung der Struktur Nervenzellen vortäuschen können. Ich habe selbst eine Menge Isolationsversuche angestellt, und unter den schon an und für sich prozentisch wenigen Fällen, wo ein Zusammenhang zwischen Ausläufern verschiedener Zellen sich zeigte, glückte es mir in der Mehrzahl von Fällen nachzuweisen, dass dieser Zusammenhang nur ein scheinbarer war. Doch will ich keineswegs leugnen, dass sich in einigen Fällen bei den Isolationen solche Bilder gezeigt haben, wo es nicht möglich war, diesen Nachweis zu führen, und ebenso wenig, dass ich an Methylenblaupräparaten ein paar Mal einen nach allem zu urteilen unzweifelhaften Zusammenhang zwischen Zellenausläufern beobachtet habe. Aber wie gesagt, diese Fälle sind Ausnahmen, vielleicht von halb pathologischer Natur, nicht Regel. Als Regel gilt im Gegensatz, wie es die in dieser Hinsicht ohne Vergleich zuverlässigsten Methylenblaupräparate zeigen, dass auch bei den Acephalen das centrale Nervensystem aus selbständigen, mit einander nur durch Kontakt in Verbindung tretenden Neuronen besteht, und dass die Marksubstanz keineswegs ein wirkliches Nervennetz im Rawitz-Bellonci-Béla Hallerschen Sinne darstellt, sondern ein „Neuropilem“ (His), d. h. sie entsteht aus den aus der Zellenrinde eintretenden Dendriten und den dieselbe in verschiedenen Richtungen durchsetzenden Inaxonen mit ihren Kollateralen, resp. den Telodendrien, die von ihnen gebildet werden.

Einen doppelten Ursprung der Nervenfasern kann ich also nicht zugeben. Jede von einem centralen Ganglion austretende



Fibrille kommt direkt von einer Zelle ohne Vermittlung eines Nervennetzes.

Ich gehe jetzt zur Besprechung der verschiedenen Zellenformen über, dabei ausschließlich die Verhältnisse in dem best untersuchten Visceralganglion referierend.

Im Visceralganglion von *Anodonta* finden sich die beiden Zellenkategorien, die man im centralen Nervensystem der Vertebraten unterscheidet, repräsentiert, d. h. Zellen des Deiters'schen und des Golgischen Typus. Erstere sind natürlich in großer Mehrzahl. Es finden sich sowohl uni- wie bi- und multipolare Formen. Die unipolaren,

Fig. 1.

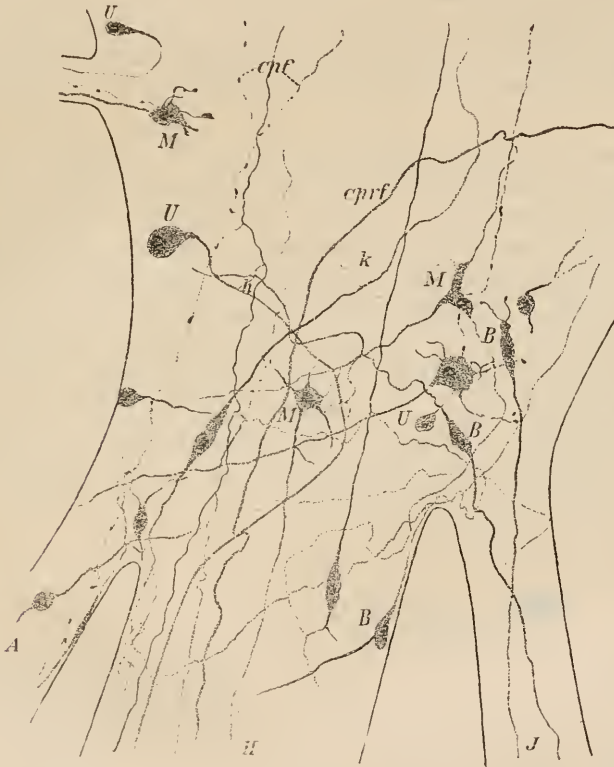


Fig. 1. Die Wurzel des Nervus pallialis posterior sin. mit ihren Neuronen, aus mehreren Präparaten schematisch zusammengestellt.

A äußerer, J innerer Ast, H Hauptstamm des Nerv. pall. post., C nach außen (zum Mantel) abgehender kleiner Nerv, cprf centripetale „Riesenfibrille“, cpf feine, zum Teil variköse, centripetale Fibrillen, k Kollaterale, U unipolare, B bipolare, M multipolare Zellen.

Deiters'schen Zellen (Fig. 1 U) sind die zahlreichsten; sie übertreffen in der That, wie es Rawitz (vergl. oben) konstatiert, alle anderen

Zellenformen an Zahl. Ihre Größe ist außerordentlich variierend: sie schließen sowohl die größten wie auch die kleinsten überhaupt im Ganglion vorkommenden Zellen ein. Ebenso herrscht eine große Verschiedenheit in Bezug auf Dicke und Aussehen der Inaxonen. Was jedoch in Betreff der Inaxonen der unipolaren Deiters'schen Zellen besonders hervorzuheben ist, ist, dass sie, oder wenigstens die stärkeren, nicht varikösen, während ihres Verlaufs durch das Ganglion, einen oder mehrere Kollateralen abgeben (Fig. 1*k*). Ihr Neurocyt kann unmittelbar an dem Nerven liegen, in den sich der Inaxon hinaus begiebt, oder auch weiter davon entfernt sein, so dass der Inaxon vor seinem Austritt das ganze Ganglion durchlaufen muss.

Die hierher gehörigen bipolaren Zellen (Fig. 1*B*) scheinen dagegen wenigstens in der Regel am oder in der Nähe des Ursprunges des Nerven zu liegen, in den sich der Inaxon begiebt. Sie finden sich bei allen peripheren Hauptnerven (einschließlich der Cerebralkonnectiven).

Die multipolaren Deiters'schen Zellen (Fig. 1*M*) sind wie die unipolaren von wechselnder Größe, sie wechseln aber auch außerordentlich in ihrer Form. Auf die verschiedenen Formen lasse ich mich jedoch hier gar nicht ein, umso mehr, da sie wohl kaum in morphologischer oder physiologischer Hinsicht irgend welches größeres Interesse besitzen. Was den Verlauf ihrer Inaxonen betrifft, gilt daselbe, was oben von den unipolaren gesagt wurde. Die betreffenden Zellenformen können im Großen gesehen als in gewissen Centren gruppiert betrachtet werden. Ein solches Centrum (Fig. 1) — es ist der Teil des Ganglions, der sich am allerleichtesten färbt — liegt an der Basis jedes Nervus pallialis posterior als eine dünne Rindenschicht um die dicke Fibrillenmasse.

Fig. 2.



Fig. 2. Associationsneuronen aus den lateralen Associationscentren im Visceralganglion von *Anodonta*.

Obj. 8, Oc. 1 von Leitz. Tubusl. 160 mm.

Die Neuronen der anderen Kategorie, die Golgi'schen (Fig. 2), um Kölliker's Ausdruck zu brauchen oder die Associationselemente,

befinden sich im Vergleich mit den oben besprochenen bedeutend in Minderzahl.

Die gewöhnlich aufgestellten verschiedenen Formen lassen sich auch hier unterscheiden, sie sind aber bedeutend weniger scharf von einander begrenzt. Einzelne Golgi'sche Zellen finden sich wohl fast überall in der Zellenrinde; in größerer Anzahl gesammelt liegen sie eigentlich nur an zwei Orten im Ganglion, wo sie bestimmte Centren bilden, die sich von der äußersten Schicht der Rinde bis zur und in die Marksubstanz hinein erstrecken.

Diese beiden lateralen Associationscentren, wie man sie wohl bezeichnen kann, erstrecken sich von der Basis des Nervus pallialis posterior zur Abgangsstelle des Nervus branchialis. Auch in der Basis des letzteren Nerven findet man Associationselemente; ich will aber bis auf weiteres dahingestellt lassen, ob sie als ein besonderes Centrum zu betrachten sind oder nur als die am weitesten vorgerückten Elemente des großen lateralen Centrums.

Rawitz giebt an <sup>1)</sup>, dass in den Cerebralganglien von *Unio pictorum* und *Anodonta anatina*, und nur hier, sich eigentümliche Bildungen finden, die er geschwänzte Kerne nennt. An beiden Seiten des eiförmigen, kugelrunden (*Anodonta*) oder spindelförmigen (*Unio*) Kernes läuft ein ungeteilter oder dichotomisch verzweigter Schwanz aus. Die Frage nach der Bedeutung dieser Bildungen und ihrem eventuellen Zusammenhang mit den übrigen Elementen des Ganglions will der Verf. ganz dahingestellt lassen. Er betont jedoch, dass eine Verwechslung mit den geschwänzten Kernen des Neurilemmas ganz und gar ausgeschlossen war, und da er an zwei Stellen (S. 431 und in den Schlussbetrachtungen S. 448) ausdrücklich hervorhebt, dass in den centralen Ganglien der Acephalen keine Bindegewebelemente, keine mit der Neuroglia der Vertebraten homologe oder analoge Bildungen vorhanden sind, ist es deutlich, dass er diese geschwänzten Kerne als Elemente nervöser Natur betrachtet.

Diese Bildungen sind jedoch keineswegs auf die Cerebralganglien von *Unio* und *Anodonta* beschränkt. Sie finden sich auch im Visceralganglion und ein genaues Studium ihres Vorkommens und Aussehens hat an die Hand gegeben, dass sie wahrscheinlich als Bindegewebelemente zu betrachten sind. Sie kommen in ganz derselben Form in den peripheren Nervenstämmen vor und zwar am zahlreichsten unmittelbar unter der Hülle. Vereinzelt finden sie sich auch im Innern der Nerven zwischen den Fibrillen; sie folgen sozusagen den Fibrillen der Nerven in die Ganglien hinein, wo sie in der Marksubstanz auftreten. Die Ausläufer sind ziemlich breit, nie varikös, gerade oder winklig gebogen, nicht geschmeidig gewunden wie die der Nervenzellen. Die eine Gruppe der

1) l. c. S. 422.

Bindegewebelemente der Acephalen, die von Kollmann<sup>1)</sup> und J. Thiele<sup>2)</sup> sogenannten Spindelzellen, können Formen annehmen, die eine Verwechslung mit bipolaren Nervenzellen sehr leicht hervorrufen<sup>3)</sup>.

Es erübrigt noch, einige Worte von dem sogen. Osphradium oder Spengel'schen Organ zu sagen. Dieses steht bei *Anodonta*, wie bei den Acephalen im Allgemeinen, in naher Verbindung mit dem Nervus branchialis [„Ganglion olfactorium“ Spengel<sup>2)</sup>]. Es besteht bei *Anodonta* aus einem breiten Streifen von Cylinderepithel an der inneren Seite der Basis der beiderseitigen Kiemen; es liegt also unmittelbar über dem hier verlaufenden Nervus branchialis. Die centralen Ausläufer der Osphradium-Sinnesepithelzellen begeben sich auch in den Nerven hinein. Der Nervus branchialis ist, wie

1) Kollmann, Die Binde substanz der Acephalen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 13.

2) Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchier, in: Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 44.

3) Ich will hier eine Berichtigung meiner ersten Mitteilung über die Neurologie der Acephalen anknüpfen. Ich beschrieb da subepitheliale, bipolare Zellen, deren peripherer Ausläufer zum Epithel verlief und in vielen Fällen zwischen den Epithelzellen bis zur Cuticula vordrang. Die Lage und das Aussehen dieser Bildungen, die frappant an die sensiblen Nervenzellen gewisser anderer Mollusken und Würmer erinnerten, schienen ganz bestimmt für eine nervöse Natur zu sprechen, umsomehr da epitheliale Nervenzellen (wie sie Rawitz bei anderen *Maetra*-Arten beschrieben hat) hier nicht aufzuweisen waren, ebensowenig wie andere subepitheliale Bildungen, die als nervös aufgefasst werden konnten, obgleich von den centralen Ganglien kommende Nervenfibrillen mit ihren Telodendrien gefärbt waren. Eine nach dem Publizieren dieser Mitteilung angestellte vergleichende Untersuchung des Mantelrandes anderer Acephalen, wo es Gelegenheit gab, an demselben Objekt unzweifelhafte Sinnesnervenzellen (Sinneshaare tragende und zum Teil epitheliale) mit Bindegewebelementen verschiedener Natur zu vergleichen, führte mich jedoch zu der immer bestimmteren Auffassung, dass die bei *Maetra elliptica* beschriebenen Bildungen in Wirklichkeit Bindegewebelemente sind, deren periphere Ausläufer, wohl um eine festere Verbindung zwischen den Geweben zu erzielen, zuweilen zwischen die Epithelzellen eindringen. Bei einem wiederholten Studium des Mantelrandes der *M. elliptica* glückte es mir auch, die wirklichen, äußerst spärlich und schlecht gefärbten Sinnesnervenzellen zu finden. Auch deren Zellkörper liegt, wenigstens in der Regel, subepithelial (im Mantelrande, nicht z. B. in den Mundlappen), wenn auch sein peripherer Ausläufer nicht so lang wie der der Bindegewebszellen ist. Er ist dünner und sozusagen geschmeidiger gebogen als bei diesen, und er endet mit einer kleinen Auftreibung. Ich werde im Zusammenhang mit meinen bald zu veröffentlichenden Untersuchungen über das Mantelnervensystem der Unioniden und Cycladen diese echten Sinnesnervenzellen näher beschreiben und abbilden und da auch auf die verschiedenen Bindegewebsformen der Acephalen und deren Differenzmerkmale von den Nerven elementen eingehen.



es schon Spengel<sup>1)</sup> gezeigt, gangliös. Die überwiegende Mehrzahl der darin liegenden Ganglienzellen sind unipolar, bi- und multipolare Zellen finden sich aber auch darin. Letztere stehen doch in ihrem Typus den unipolaren näher als den exquisit multipolaren Zellen in den centralen Ganglien. Wenn auch die Mehrzahl der Neuronen im Nervus branchialis dem Deiters'schen Typus angehören, fehlen doch die Golgi'schen keineswegs in demselben. Zellenformen, denen die oben beschriebenen lateralen Associationcentren des Visceralganglions zusammensetzenden ähnlich, habe ich jedoch nie im Kiemenerv gesehen, und sie kommen wohl auch dort nicht vor, ausgenommen im dem Ganglion am nächsten liegenden Teile.

Der Nervus branchialis ist ein selbständiges sensorisches Centrum. Von demselben gehen Fibrillen aus, die in der Muskulatur der Kiemen motorische Plexus bilden, sowie auch andere, sensible, die in die Epithelzellen umspinnende Telodendrien endigen sowohl außen in den Kiemen wie in der den Kiemenerv umkleidenden Hülle.

Was schließlich die eventuelle Funktion des sog. Osphradiums betrifft, worüber ich zahlreiche noch nicht beendete Versuche angestellt habe, will ich mich hier darauf beschränken als meine Ueberzeugung auszusprechen, dass dem Osphradium von *Anodonta* keine spezifische Funktion zuzuschreiben ist. Ich werde in einer, wie ich hoffe, bald erscheinenden Mitteilung, die Gründe hierfür vorlegen und zugleich zu zeigen versuchen, dass das Osphradium der höheren Acephalen als ein rudimentäres Organ zu betrachten ist, eine Ansicht die schon von früheren Verfassern angedeutet ist. [83]

Lund (Schweden), 1. Juni 1897.

## Korrelationsstudien an den Strahlzahlen einiger Flossen von *Acerina cernua* L.

Von Dr. phil. **Georg Duncker.**

(Zweites Stück und Schluss.)

In dieser Weise wurde ein großer Teil der für  $r$  berechneten Werte korrigiert und das Resultat der Korrektur dem empirischen in Klammern beigefügt. Ich untersuchte nach der dargestellten Methode zunächst bei 1900 Individuen die Korrelation zwischen den 18 nachstehenden Merkmalskombinationen (Kielflossen) und fand dabei die verzeichneten Werte für  $r$  und  $d$ :

1) Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, in: Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 35, 1881.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Freidenfelt Teodor (Theodor) Magnus Fredrik

Artikel/Article: [Das zentrale Nervensystem von Anodonta. 808-815](#)